

Die Principien der Gerüstbildung bei Rhizopoden, Spongien und Echinodermen.

Ein Versuch zur mechanischen Erklärung organischer Gebilde.

Von

Dr. Friedrich Dreyer in Jena.

Hierzu Taf. XV—XXIX.

Eine ausführliche Inhaltsübersicht befindet sich am Ende der Arbeit.

Vorwort.

Die Schalen und Skelette der Organismen sind in der biologischen Wissenschaft von alters her ein Gegenstand bevorzugten Studiums gewesen. Die bis zu einem hohen Grade der Vollendung ausgebaute Anatomie und vergleichende Anatomie der Wirbeltiere ist in erster Linie auf das Skelettsystem begründet, und auch bei den anderen Organismengruppen, bei denen Skelettbildung eine Rolle spielt, haben die Hartteile der morphologischen Forschung zum Angriffs- und Ausgangspunkte gedient. Die Morphologie der durch Skelettbildung besonders bevorzugten Typen der Mollusken, Arthropoden, Echinodermen, Spongien und Rhizopoden war im Anfang fast ausschließlich eine Morphologie der Hartteile und ist es zum Teil auch jetzt noch; die Skelette dienen nicht nur den Organismen selbst zur Stütze, sondern geben auch für die Erforschung derselben eine schätzenswerte Stütze und feste Handhabe ab.

Die Gründe für diese Erscheinung sind äußerlicher Natur, hier, wie verschiedentlich, kann man die Beobachtung machen, daß der geschichtliche Gang der wissenschaftlichen Forschung

durch praktische Momente beeinflußt wird. Schalen und Skelette sind feste, formbeständige, in ihrem morphologischen Aufbau klar durchschaubare, handgreifliche Objekte und daher leichter zu erforschen, als die in fortwährendem Wechsel und stetiger Entwicklung begriffenen, ungemein verwickelten und komplizierten, labilen und der postmortalen Veränderung und Zerstörung leicht anheimfallenden Weichkörper, denen man meist nur mit einer umständlichen Präparationstechnik beizukommen vermag. Der Weichkörper ist allerdings als das Primäre, als der eigentliche Lebensherd das für die Erforschung eines Organismus Wichtigste, aber auch die Hartteile sind schon imstande, wertvolle Aufschlüsse zu geben, wenn man nur die wissenschaftliche Fragestellung richtig zu handhaben und auszunutzen versteht. Schalen und Skelette sind zwar nicht selbst lebendig und aktiv lebensfähig; immerhin sind sie aber Produkte der Lebensthätigkeit, Werke des Organismus, die von den Fähigkeiten, dem Körperbau und den Bedürfnissen, kurz von der Natur desselben Zeugnis ablegen, ebenso wie ein menschliches Wohnhaus von den Fähigkeiten und Bedürfnissen seiner Erbauer, aber in noch viel höherem Grade, da die Verbindung von Skelett und Organismus eine noch viel innigere ist.

Am auffallendsten treten die Gerüstbildungen in den Vordergrund bei den Rhizopoden; während hier der Weichkörper auf einer denkbar niederen Entwicklungsstufe steht und sich durch einen Grad von Formenunbeständigkeit und Indifferenz, der oft an völlige Formlosigkeit grenzt, auszeichnet, entwickeln die Schalen und Skelette eine Formenmannigfaltigkeit und Zierlichkeit, wie sie im Reiche der Organismen sonst nicht wieder erreicht wird. Die Rhizopodengerüste bilden denn auch schon lange ein Gebiet, welches von Fachgelehrten sowohl wie von Laien mit besonderer Vorliebe gepflegt wurde; alles wetteiferte förmlich miteinander, immer neue und noch schönere Formen zu Tage zu fördern, zu beschreiben, abzubilden und die gehobenen Schätze in ein System einzureihen. Man kann beinahe sagen, daß über die kleinsten Wesen die umfangreichsten Arbeiten und größten Monographien abgefaßt worden sind. Und in der That vermag auch nur derjenige, der sie selbst gekostet hat, die künstlerische Freude und den Hochgenuß zu empfinden, den das Studium, das Wühlen in den überreichen Formenschatzen mit sich bringt. Stundenlang

kann man an das Mikroskop gefesselt sitzen und sich dem stillen Genusse einer wahren Gemüts- und Augenergötzung hingeben.

Neben der gemütlich-künstlerischen Betrachtung fordert aber auch die andere Seite des menschlichen Geistes, die der kausalen Erklärung ihr Recht. Trotz des ungeheuren, durch die emsige Arbeit mehrerer Generationen zusammengebrachten Materiales ist es aber auffallenderweise bis jetzt noch von keiner Seite unternommen worden, von allgemeineren Gesichtspunkten aus eine kritische Sichtung, vergleichende Zusammenfassung und, wenn möglich, kausale Erklärung des Gebietes der Rhizopodenmorphologie in seiner Gesamtheit anzubahnen. Dieses Unternehmen habe ich in der vorliegenden Arbeit gewagt. Ich habe in derselben in vorwiegend systematischer Form, unter kritischer Benutzung des von den früheren Autoren in der Litteratur niedergelegten Beobachtungsmateriales, die Ideen entwickelt, die in mir während dreijähriger Arbeit auf dem betreffenden Gebiete herangereift sind.

Das behandelte Problem und mithin auch die Arbeit zerfällt in verschiedene Teile. Zunächst waren, von der landläufigen Einteilung mehr oder wenig unabhängig, vier ihrem Wesen nach verschiedene Typen der Gerüstbildung ¹⁾ zu unterscheiden. Ihre Behandlung bildet den Hauptteil der Arbeit und füllt die ersten vier Abschnitte aus. Der V. Abschnitt bringt eine Gesamtübersicht über das Problem der Gerüstbildung.

Daß die einzelnen Abschnitte von verschiedener Wertigkeit sind, daß wir dem angestrebten Endziele einer mechanischen Erklärung in dem einen näher, in dem anderen weniger nahe gekommen sind, ist natürlich.

In den ersten beiden Abschnitten über die Gerüstbildungstypen der Cuticulaschale und des Axengerüstes wurde eine mechanische Erklärung im strengen Sinne des Wortes noch nicht erreicht. Wir hoffen jedoch die daselbst behandelten Befunde dem Verständnisse immerhin ein Stück näher gebracht zu haben, dadurch daß wir sie von dem allgemeinen Gesichtspunkt

1) Zwischen den beiden Begriffen „Schale“ und „Skelett“ besteht keine scharfe Grenze; ich brauche daher neben diesen beiden Worten als allgemeinen, beide Begriffe in sich fassenden Ausdruck, das Wort „Gerüst“.

der funktionellen Anpassung (ROUX), d. h. der zweckmäßigen Selbstgestaltung organisierter Körper auf äußere mechanische Einflüsse, aus betrachtet haben.

Den bei weitem größten Wert besitzt unserer Ansicht nach der III. Abschnitt. Wir glauben in demselben eine physikalische, exakte Erklärung des Vierstrahlertypus gegeben zu haben, gegen die sich wohl nichts Prinzipielles einwenden lassen dürfte. Durch den Vierstrahlertypus werden außerdem noch die Spongien- und Echinodermenskelette in unser Gebiet hineingezogen.

Der IV. Abschnitt handelt über die Mosaikschalen; er führt dieselben zum Teil auf bestimmte Bildungsfaktoren zurück, zum Teil muß er sie als ungelöstes Problem stehen lassen.

Der V. Abschnitt endlich giebt eine zusammenfassende Übersicht über das Problem der Gerüstbildung in seiner Gesamtheit, um zu zeigen, was auf dem Gebiete geleistet ist, und was noch zu thun übrig bleibt. Ausführlicher wird in ihm noch die mechanische Erklärung der Gesamtform behandelt, die einzelnen Ableitungen sind hier zwar nicht alle so fest begründet, wie die im III. Abschnitt, teilweise hoffen wir aber doch das Richtige getroffen und außerdem einige Anregung gegeben zu haben, in der betreffenden Richtung weiterzuforschen.

In der vorliegenden Arbeit, wie überall, bleibt das Erreichte hinter dem Erstrebten um ein gutes Teil zurück. Angestrebt haben wir eine exakte mechanische Erklärung unseres Gegenstandes; wie wir hoffen, haben wir dieselbe auch hie und da erreicht; für andere Fragen konnten wir ein Verständnis und eine Lösung nur anbahnen¹⁾; in vielen Punkten endlich werden wir uns geirrt haben, dies ist ja als selbstverständlich vorauszusehen und deshalb auch verzeihlich, denn Irren ist menschlich.

Nach diesen Vorbemerkungen empfehlen wir die Arbeit dem Studium und der nachsichtigen Kritik der Fachgenossen.

Gotha, 29. September 1890.

1) Oft haben wir uns, um zum weiteren Nachdenken und Arbeiten anzuregen, absichtlich nicht gescheut, etwas gewagte Gedanken auszusprechen.

I. Abschnitt.

1. Gerüstbildungstypus: Die Cuticulaschale.

I. Allgemeine Charakteristik.

Als ersten Gerüstbildungstypus wollen wir denjenigen der Cuticulaschale unserer Betrachtung unterziehen. Zu ihm gehören die Schalen der Thalamophoren und die Centralkapsel der Radiolarien. Die primitive Cuticulaschale ist eine aus organischer, dem Chitin ähnlicher Substanz bestehende Schalenhaut, wir begegnen ihr in dieser ursprünglichen Form in den Schalen der Süßwasserrhizopoden und der Centralkapsel der Radiolarien. Bei den marinen Thalamophoren, wo der cuticulare Gerüstbildungstypus zur höchsten Blüte gelangt, wird die primitive Cuticulaschale durch Einlagerung anorganischen Materiales verstärkt. Die Einlagerung ist entweder eine chemische, oder eine mechanische; im ersteren Falle kommt kohlen-saurer Kalk ¹⁾ in der Chitinschale massenhaft zur Ablagerung, im anderen Falle werden von den Pseudopodien aufgenommene Fremdkörper, Sandkörner u. dgl. in die Schalenwand eingekittet. Die Cuticulaschale ist dem Sarcoderkörper nicht, wie man zunächst vermuten könnte, auf-, sondern seinem Exoplasma eingelagert. Die äußere, sie überlagernde Exoplasmaschicht, die wir als extrakortikales Exoplasma bezeichnen können, ist bei den Thalamophoren als dünner Sarcodüberzug der Schale meist nur schwach entwickelt, spielt aber, wie wir sehen werden, bei dem Dickenwachstum der Schale eine bedeutsame Rolle, bei den

1) Nur in seltenen Fällen Kieselsäure.

Radiolarien hingegen ist das extracorticale Exoplasma durch die Gallertvakuolen des Calymma mächtig aufgebläht.

Es ist zu vermuten, daß die Gallertentwicklung zu der pelagischen Lebensweise in irgend einer Beziehung steht. Die Radiolarien sind ja bekanntlich typisch pelagische Rhizopoden, bei den pelagisch lebenden Thalamophorengeschlechtern, also besonders den Globigeriniden, findet sich auch Calymmabildung (Fig. 272), wie bei den Radiolarien. Daß die pelagischen Tierlarven durch Entwicklung hyaliner Gallerte stark aufgebläht zu sein pflegen, ist bekannt, bei der Verwandlung in das kriechende Tier (vergl. die Echinodermen-Entwicklung) erfolgt eine Rückbildung der Gallerte, wodurch der Organismus stark zusammenschrumpft. Es sind dies Befunde, die zum Nachdenken auffordern!

BERTHOLD¹⁾ vertritt die Auffassung, daß die Zellmembran — mit der wir ja die Cuticulaschale vergleichen können — ganz allgemein, auch bei den mehrzelligen Organismen, dem Sarcodkörper nicht auf-, sondern eingelagert sei. Wir halten diese Betrachtungsweise für beachtenswert, verhalten uns ihr gegenüber jedoch neutral, indem wir eine Beurteilung den Fachgelehrten überlassen. Bei den Einzelligen scheint die Einlagerung der Schale allerdings, auch abgesehen von den Rhizopoden, allgemeine Regel zu sein, worauf auch BERTHOLD aufmerksam macht. So wies schon MAX SCHULTZE darauf hin, daß die eigenartige Lokomotion der Diatomeen nur durch die Annahme eines äußeren Plasmaüberzuges verständlich sei, ebenso wie die Bewegung von der Oberfläche derselben anhaftenden Körnchen²⁾, und TH. W. ENGELMANN giebt an, bei Oscillarien, die einen ähnlichen Modus der Ortsbewegung zeigen, einen feinen äußeren Plasmaüberzug durch starke Induktionsschläge und Salpetersäure wirklich sichtbar gemacht zu haben³⁾. So sollen auch nach FISCH bei den ciliaten Infusorien die Cilien nicht, wie man bisher anzunehmen pflegte, das Cuticulahütchen durchbohren, sondern von einer das letztere überziehenden dünnen Plasmalage ausstrahlen⁴⁾.

II. Die Cuticulaschale der Thalamophoren.

a) Die primitive Chitinschale.

Im Reiche der organischen Bildungen tritt nichts plötzlich und unvermittelt auf, sondern überall herrscht als Regel die allmähliche Entwicklung. Besonders gilt dies für die Rhizopoden, bei denen entsprechend ihrer Stellung an der untersten Stufe or-

1) Siehe G. BERTHOLD, Studien über Protoplasmamechanik, Leipzig 1886. — Besonders Kap. I.

2) Arch. f. mikrosk. Anatomie, Bd. I, 1865.

3) Botanische Zeitung, 1879, S. 49.

4) Zeitschr. f. wiss. Zoolog., Bd. XLII, 1885.

} Citate nach BERTHOLD, loc. cit.

ganischer Entwicklung die Formverhältnisse sich noch nicht in so bestimmt fixierten Entwicklungsbahnen bewegen, wie dies bei den höheren Organismen der Fall ist. So lassen sich denn auch die in ihrer Mannigfaltigkeit ein wahres Formenlabyrinth bildenden und zum Teil außerordentlich hoch entwickelten Schalen der Thalamophoren in ihrer Entwicklung von Stufe zu Stufe zurückverfolgen und endlich auf Eigentümlichkeiten zurückführen, welche bereits den primitiven und indifferenten nackten Rhizopoden zukommen; das Gleiche werden wir in den folgenden Abschnitten auch von den anderen Skelettbildungstypen konstatieren können.

Die Veränderlichkeit der äußeren Form ist für den Körper der nackten Rhizopoden so charakteristisch, daß von Einigen sogar die völlige Formlosigkeit als Typus für denselben hingestellt wurde. Dies wäre jedoch zu weit gegangen, und ein aufmerksamer Beobachter kann auch bei jedem nackten Rhizopoden bei dessen fortwährender Formveränderung gerade in der Art und Weise dieser Veränderung eine gewisse Gesetzmäßigkeit erkennen, wodurch immer das für die einzelne Form charakteristische Gepräge bewahrt bleibt; wie hätten denn auch sonst, wenn dies nicht der Fall wäre, unter den primitiven schalenlosen Rhizopoden verschiedene Arten unterschieden werden können? Diese eigenartige Bewahrung eines spezifischen Formcharakters, welcher sich besonders in dem Modus der Pseudopodienbildung ausspricht, wurzelt in der aktiven Thätigkeit des lebenden Protoplasmas, ohne die Existenz eines Schalenhäutchens vorauszusetzen. Bei den meisten Rhizopoden läßt sich eine Sonderung des Protoplasmas in zwei hauptsächliche Parteen beobachten. Das Protoplasma des Inneren, welches den Kern und die sonstigen Einschlüsse des Zellkörpers enthält, ist körnig und daher meist von etwas dunklerem Aussehen und verhältnismäßig dünnflüssig. Dieses Entoplasma wird umgeben von einer Schicht des äußeren, sogenannten Exoplasmas, dasselbe ist meist hyalin und ohne Einschlüsse und beteiligt sich besonders an den Bewegungen des Körpers. Wo an dem Körper einer Amöbe eine aktive Bewegung stattfindet, läßt sich ein reichliches Zuströmen dieses hyalinen Exoplasmas beobachten. Die ausgestreckten Pseudopodien werden vom Exoplasma gebildet (Fig. 1), und wo, wie bei den einfachsten Amöbenformen, eine eigentliche Pseudopodienbildung nicht stattfindet, sondern der ganze Körper, einem einzigen Pseudopodium vergleichbar (wie BÜTSCHLI treffend bemerkt¹⁾), einer

1) BÜTSCHLI, Protozoa, S. 96.

Nacktschnecke ähnlich dahinfließt, ist der Körperpol, welcher bei der Bewegung vorangeht, mit einer Kappe von hyalinem Exoplasma überzogen (Fig. 4, 5). Das hyaline Exoplasma der Rhizopoden läßt sich am besten vergleichen mit einem Hautmuskelschlauche: wie ein solcher umfaßt es wie ein elastischer Sack das Körperinnere und hat die Aufgabe, die Bewegung des ganzen Körpers sowohl wie seiner einzelnen Partien zu bewirken. Von der Natur dieses aktiv beweglichen Protoplasmasackes und seiner spezifischen Thätigkeit ist der für die verschiedenen nackten Rhizopodenarten charakteristische, durch die Art und Weise der Pseudopodienbildung bedingte Formcharakter abhängig.

Innerhalb der Exoplasmaschicht wird nun wahrscheinlich bei primitiven Formen die erste Anlage eines Schalenhäutchens stattgefunden haben (Fig. 2). Es wird dies die Bedeutung haben, dem aktiv beweglichen Exoplasmaschlauche in seinen einzelnen Teilen und im Ganzen mehr Zusammenhalt und größere Festigkeit zu geben, das Schalenhäutchen nimmt in der Exoplasmaschicht die Stelle einer Stütz- und Skelettmembran ein. Dieses Verhalten entspricht vollständig den engen gegenseitigen Beziehungen, welche bei den Tieren zwischen Muskeln und Skelett obwalten, beide Organsysteme unterstützen und ergänzen sich gegenseitig bei der Funktion der Bewegung als die aktiven und passiven Bestandteile des animalen Bewegungsapparates. Die Übereinstimmung geht jedoch noch weiter, sie ist nicht nur eine vergleichend-anatomische, sondern auch eine kausal-genetische. Die passiven Elemente des Bewegungsapparates der höheren Tiere, die Sehnen, Bänder, der Knorpel und die Knochen sind das Sekundäre, die Muskeln dagegen als aktive Elemente das Primäre. Die Skelettteile sind unter dem Einflusse der Muskelthätigkeit nach den Prinzipien der zweckmäßig gestaltenden trophischen Wirkung der funktionellen Reize entstanden zu denken, sie bilden sich sowohl in ihrer äußeren Form als auch ihrer feineren inneren Struktur entsprechend der Mechanik des Muskelzuges und der in der Lage des Körpers zur Außenwelt bedingten Statik zweckmäßig aus¹⁾. In derselben Weise ist die bewirkende Ursache der Entstehung der Schalenhaut im Exoplasma in der aktiven Thätigkeit des letzteren zu suchen, während

1) Vergleiche die treffliche Darstellung dieser Theorie von Roux, *Der Kampf der Teile im Organismus*, Leipzig, 1881.

die weitere Gestaltung, die Annahme bestimmt fixierter Formen von elementaren mechanischen Momenten abhängt, mit denen wir uns in einem späteren (V.) Abschnitte ausführlich zu beschäftigen haben werden; hier soll zunächst nur die erste Entstehung des Schalenhäutchens plausibel gemacht werden. Wie man sich die Lage desselben im Zellkörper eines primitiven Rhizopoden zu denken hat, soll die Figur 2 veranschaulichen, dieselbe zeigt uns in das Exoplasma einer typischen Amöbe (der schon in der vorhergehenden Figur dargestellten *Amoeba princeps*) eine solche im ersten Entstehen begriffene Skelettmembran eingezeichnet. Wir denken uns also das Schalenhäutchen dem Zellkörper nicht auf-, sondern der äußersten Protoplasmaschicht desselben eingelagert. Wir sehen, daß sich hierdurch die Entstehung der Schalenhaut sehr natürlich erklären läßt, und aus dem weiteren Verlaufe unserer Darstellung wird hervorgehen, daß wir eine ganze Reihe von Erscheinungen, besonders des Schalenwachstums, überhaupt nur unter dieser Voraussetzung verstehen können. Wir haben daher guten Grund, anzunehmen, daß eine die Schale außen überziehende Plasmalage, wie sie in vielen Fällen tatsächlich beobachtet wurde und typisch ausgeprägt vorliegt (Fig. 7, 272), sämtlichen schalenträgenden Thalamophoren zukommt, und werden wir auch diese Voraussetzung den nachstehenden Auseinandersetzungen über den Bau der Thalamophorenschalen zu Grunde legen. Daß in vielen Fällen ein solcher äußerer Plasmaüberzug noch nicht nachgewiesen ist, ist sehr begreiflich, denn einmal wird eine solche dünne hyaline Plasmalage, wenn sie nicht gerade Pseudopodien aussendet, auf der Schale nur sehr schwer zu sehen sein (am ehesten wohl noch am Rande im optischen Querschnitt), dann haben auch die meisten Forscher diesem Punkte bis jetzt noch nicht anhaltend ihre Aufmerksamkeit zugewendet, und endlich sind überhaupt noch verhältnismäßig wenig gute Beobachtungen an lebenden Rhizopoden gemacht worden. Wie wir sehen werden, können wir uns nur auf die eben angedeutete Weise viele Entwicklungsvorgänge, besonders die Erscheinungen des Dickenwachstums der Schale, befriedigend erklären, und wir nehmen daher an, daß bei allen Thalamophoren die Schalenwand dem Protoplasma eingelagert ist, und zwar ist diese Einlagerung der eben gegebenen Theorie der Bildung der Schalenhaut entsprechend eine ursprüngliche, nicht etwa, wie von fast allen Beobachtern hierher gehöriger Fälle angenommen wurde, erst sekundär durch von der Schalenmündung aus-

gehende Umfließung der Schale hervorgerufen. Die Schalenhaut trennt nach ihrer Anlage das Exoplasma in zwei Schichten, eine äußere, extracorticale und eine innere, intracorticale, sie wird von diesen beiden Schichten in die Mitte genommen und beide Protoplasmalagen nehmen an ihrem Aufbau Anteil, ihr Bildungsmutterboden ist daher nicht einseitiger, sondern ein symmetrisch beiderseitiger.

Wir haben Grund, anzunehmen, daß die erste Anlage des Schalenhäutchens — das man hier vielleicht noch besser Stütz- oder Skelettmembran nennt — bei indifferenten Rhizopodenformen stattgefunden hat, die äußerlich noch keine festen Formen zeigten, wie dies die schematische Figur 2 zu veranschaulichen versucht. Die äußerst zarte Skelettmembran ist noch lange nicht stark genug, um dem Rhizopoden eine bestimmt fixierte äußere Form zu verleihen, sondern sie giebt als elastisches Häutchen, etwa einer Fascie vergleichbar, allen Bewegungen der Pseudopodien nach. Daß ein solches Häutchen direkt mikroskopisch gar nicht oder doch äußerst schwer zu konstatieren sein wird, ist von vornherein anzunehmen, gleichwohl scheint aber aus einigen gelegentlich von früheren Autoren gemachten Beobachtungen hervorzugehen, daß auch unter den uns bekannten Amöbenformen einige eine derartige intraplasmatische Stützmembran besitzen. So berichtet, um ein Beispiel zu erwähnen, CZERNY ¹⁾ über einen interessanten Fall. Derselbe wollte die Widerstandsfähigkeit der Amöben — als Versuchsobjekt diente ihm *Amoeba princeps* — gegen verschiedenprozentige Kochsalzlösung erproben und machte bei dem Absterben der Protisten infolge zu hoher Konzentrationsgrade folgende interessante Beobachtung, die ich mir nicht versagen kann mit den eigenen Worten des Autors wiederzugeben: „Bei Zusatz von $\frac{1}{4}$ -prozentiger Lösung ging keine Amöbe zu Grunde, aber viele nahmen momentan die Kugelform an. Bei $\frac{1}{3}$ Prozent starben schon viele, andere hielten mehr als 1 Prozent aus; keine aber widerstand einer zweiprozentigen Lösung. Im allgemeinen waren die trägeren Amöbenformen widerstandsfähiger als die lebhaften. Die Kugelform trat entweder sogleich ein, oder sie erfolgte erst, nachdem das Tier eine Zeit lang knollige, warzige Fortsätze hervorgetrieben hatte. Nach einiger Zeit

1) V. CZERNY, Einige Beobachtungen über Amöben. Arch. f. mikroskop. Anat., Bd. V, S. 158. — 1869.

platzten die Amöben häufig, wobei sich ein feinkörniger Inhalt aus dem Leibe des toten Tieres ergoß und meist in lebhafter Molekularbewegung in der umgebenden Flüssigkeit sich zerstreute, während von dem Leibe des Tieres oft bloß die äußerste Schichte wie ein zartes Säckchen zurückblieb.“ — Diese Erscheinungen wären unserer Auffassung entsprechend folgendermaßen zu deuten: Die Annahme der Kugelform ebenso wie das Austreiben der knolligen und warzigen Fortsätze sind die Folge von krampfhaften Kontraktionen des Exoplasmaschlauches, die, wenn sie sehr heftig sind, ein Platzen des letzteren zur Folge haben. Ist dies geschehen, so tritt das flüssigere Körperinnere, das Entoplasma, aus, und als letzter Rest des zerfallenden Sarcocytos bleibt endlich nur die dünne Stützmembran als zartes Säckchen übrig. Die eben geschilderte Reaktionsweise auf starke Reize zeigt auffallende Übereinstimmung mit entsprechenden Reizerscheinungen bei höheren Organismen, wie Würmern, Holothurien etc. Auch hier pflegt sich oft auf starke Reize hin der Hautmuskelschlauch krampfhaft zu kontrahieren, zu zerreißen und den Körperinhalt aus den Rißstellen oder der Mundöffnung herauszupressen. Wir hatten schon oben das hyaline Exoplasma der Rhizopoden mit einem Hautmuskelschlauche verglichen und stoßen hier abermals auf die höchst interessante Thatsache, daß schon bei den niedrigsten Rhizopoden Organisationsverhältnisse auftreten, welche in ganz analoger Weise bei höheren Organismen wiederkehren, ein Beweis dafür, daß sie allgemeinsten Zweckmäßigkeitsprinzipien gemäß (durch funktionelle Anpassung) gebildet werden, gleichviel, ob die zur Ausführung dieses Bauplanes zur Verfügung stehenden Mittel die denkbar einfachsten sind, wie bei den Rhizopoden, oder schon relativ reichhaltige und hochentwickelte, wie bei den genannten Metazoen.

Eine weitere Stufe in der Entwicklung des Rhizopodenkörpers ist in der Annahme einer bestimmten Form gegeben, aber selbst hier kann das Schalenhäutchen noch so zart sein, daß wir es mit unseren Hilfsmitteln nicht nachzuweisen vermögen. Als instruktives Beispiel möge hier in erster Linie der von CLAPARÈDE und LACHMANN entdeckte *Petalopus diffluens* angeführt werden (Fig. 6). Wie aus der Figur ersichtlich, besitzt der Körper bereits vollkommen die Gestalt eines monaxon-pylomatischen, monothalamen Rhizopoden, der aus einer Mündungsöffnung seine Pseudopodien ausstreckt, gleichwohl konnte bei ihm keine Schalenhaut nachgewiesen werden; das Gleiche gilt für die Gattungen *Diplophrys* und *Plagiophrys*. Dennoch ist wohl kaum zu bezweifeln,

daß auch hier schon ein äußerst zartes Schalenhäutchen vorhanden ist. Wie wir uns die Topographie einer solchen primitiven Form vorzustellen haben, möge die Figur 3 veranschaulichen. Wir können uns dieselbe durch Annahme einer bestimmten Gestalt unmittelbar aus unserer hypothetischen Amöbe von Figur 2 hervorgegangen denken. Der Exoplasmaschlauch mit seiner Stützmembran hat eine ovale Form angenommen, an dem spitzen Pole befindet sich in der Membran eine Öffnung, welche den Verkehr des inneren Protoplasmas mit der äußeren Schicht und der Außenwelt vermittelt. Pseudopodien werden von der gesamten Körperoberfläche ausgesandt, naturgemäß ist für die Pseudopodienbildung der Mündungspol besonders begünstigt, und deshalb findet dieselbe auch hier in verstärktem Maße statt. Bei der Mehrzahl der schalentragenden Monothalamien bleibt die Pseudopodienbildung sogar auf den Mündungspol beschränkt, während die übrigen Partien der die Schale überziehenden Exoplasmaschicht glatt bleiben, ein Umstand, welcher gewiß nicht wenig dazu beigetragen hat, daß die letztere so oft übersehen wurde.

Gehen wir einen Schritt weiter, so begegnen wir Formen, deren Schalenhaut schon eine solche Stärke erreicht hat, daß sie für uns sichtbar zu Tage tritt, immerhin aber noch so zart ist, daß sie den Bewegungen des Weichkörpers nachgiebt. Hierher gehören *Lieberkühnia* (Fig. 8), *Gromia* (Fig. 7), *Pamphagus*, *Cochliopodium*. Die Schalenhaut umschließt hier dicht ihren Protoplasma-Inhalt und vermag noch nicht selbständig ihre Form zu bewahren und sich von dem Protoplasmakörper abzuheben, sondern fällt nach Entfernung des letzteren in sich faltig zusammen¹⁾. Eine derartige dünne Schalenhaut kann auch bei der Vermehrung durch Teilung zugleich mit dem Weichkörper mit geteilt werden. Dies wurde beispielsweise bei *Lieberkühnia paludosa* beobachtet; Figur 8 zeigt zwei Individuen dieser Art, welche durch einfache Querteilung aus einander hervorgegangen sind, kurz vor ihrer Trennung. Beide hängen an ihrem aboralen Pol nur noch mit einem Stiel zusammen. Wir sehen hieraus, daß die Annahme einer bestimmten Gestalt unabhängig von der Schale eintritt, und bevor die letztere die nötige Festigkeit erlangt hat, um sich selbständig ihre Form bewahren zu können. Auf welche Weise die Formgestaltung des Rhizopodenkörpers (infolge me-

1) M. SCHULTZE, Organismus der Polythalamien, S. 9.

chanischer Prinzipien) zustande kommt, werden wir in Abschnitt V zu erörtern haben.

Von einer Schale können wir eigentlich erst dann reden, wenn die Schalenhaut einen Grad von Festigkeit erlangt hat, der es ermöglicht, eine fest bestimmte Form unabhängig vom Weichkörper beizubehalten. Die Schale tritt dann dem Weichkörper als etwas Selbständiges gegenüber, was auch darin seinen Ausdruck findet, daß der Weichkörper die Schale meist nicht vollständig ausfüllt, sondern sich mehr oder weniger von ihr abhebt (Fig. 9). Eine solche feste Chitinschale ist den Rhizopodengeschlechtern *Platoun*, *Hyalosphenia*, *Microgromia* und *Microcometes* eigentümlich. Natürlich wird auch bei diesen Formen zunächst ein dünnes Schalenhäutchen angelegt werden, das erst mit zunehmendem Alter zu einer festen Schale erstarkt, von der sich der Weichkörper zurückziehen kann¹⁾. Ebenso wie eine feste Chitinschale den Bewegungen des Weichkörpers nicht mehr nachgibt, kann sie bei der Vermehrung durch Teilung auch nicht mit geteilt werden, wie dies bei der weichen Schalenhaut möglich war (Fig. 8), sondern es bleibt nichts anderes übrig, als daß sich das eine der Teilprodukte eine neue Schale bildet. Es geschieht dies entweder in der Weise, daß eine Hälfte des Weichkörpers aus dem Pylom herausquillt, die für die Art charakteristische Gestalt annimmt und darauf eine neue Schale ausscheidet (vgl. Fig. 33 u. 230). Wir haben dann zwei mit ihren Pylomöffnungen aneinandergefügte gleichartige Individuen, deren definitive Trennung sich vollzieht, nachdem auch der Weichkörper in zwei gleiche Hälften zerfallen ist. Der andere Modus ist der (*Microgromia*), daß die Zellteilung noch innerhalb der ursprünglichen Schale vor sich geht. Das eine der beiden durch Teilung entstandenen Individuen bewohnt die alte Schale weiter, während das andere auswandert (Fig. 10) und, nachdem es eine Zeit lang als Flagellat umhergeschwärmt ist, wieder Rhizopodengestalt annimmt und sich eine neue Schale bildet. In dem einen Falle geschieht also die

1) Schon BRADY weist auf den wichtigen Unterschied zwischen diesen beiden Entwicklungsstufen der Chitinschale hin: „The investment is either in the condition of a thin pellicle or skin adhering closely to the body of the animal, or, more commonly, forms a distinct test, which the animal may or may not completely fill.“ (Challenger Report, Foraminifera, S. 129.) Ich würde zur Bezeichnung dieser zwei Ausbildungsstufen die Benennungen „Schalenhaut“ und „Schale“ vorschlagen.

Bildung der Schale vor, in dem anderen Falle erst nach vollzogener Teilung. Endlich kann es auch vorkommen, daß beide Individuen die alte Schale verlassen und jedes sich eine neue bildet (bei *Microcometes paludosa* nach CIENKOWSKY).

Die primitiven Chitinschalen zeichnen sich entsprechend ihrer niederen Stellung gegenüber den höher entwickelten Sand- und besonders Kalkschalen durch große Einfachheit aus. Sie sind durchgehends in Form eines monaxon-pylomatischen Sackes entwickelt, und nie kommt es hier zur Bildung mehrkammeriger Schalen, noch weniger natürlich zur Ausbildung eines komplizierten Kanalsystems. Die Schalenwand ist eine schwächere oder stärkere Membran, welche jeder inneren Struktur entbehrt und auch nicht von Poren durchsetzt wird, doch kommen in verschiedenen Fällen sowohl bei weichen Schalenhäutchen als auch bei festen Schalen, äußere Reliefverzierungen vor, welche man als ersten, wenn auch noch schwachen Anlauf zu höherer Differenzierung betrachten kann. So ist bei *Pyxidicula* die Schalenoberfläche mit Höckern besetzt, bei *Plectophrys* fein gestrichelt und bei *Pseudochlamys*, *Diffugia triangulata* LANG. und *Diffugia carinata* ARCH. ist eine feine retikuläre oder areoläre Zeichnung vorhanden, alles Differenzierungen, welche in einer ungleichmäßigen Sekretion von Schalenmaterial auf der Außenseite der Schale ihren Grund haben und daher auf Rechnung der bildenden Thätigkeit der äußeren Exoplasmalage geschrieben werden müssen.

Was endlich noch die Farbe anbetrifft, so ist die Chitinschale in den einfachsten und jedenfalls auch ursprünglichsten Fällen völlig farblos und durchsichtig, in anderen Fällen nimmt sie, anfangs auch noch farblos, mit zunehmendem Alter eine gelbbraune Färbung an, wie bei *Cochliopodium*, *Ditrema*, *Gromia*, *Pseudochlamys*, *Pyxidicula*.

Die primitive chitinige Cuticulaschale tritt uns in ihrer ursprünglichen Einfachheit nur bei einer relativ verschwindend kleinen Anzahl von Thalamophoren entgegen, welche vorzugsweise auf das Süßwasser beschränkt sind. Bei den im Meere lebenden Geschlechtern erhebt sich die Schale auf eine höhere Stufe der Entwicklung dadurch, daß sie durch Einlagerung von anorganischem Material verstärkt wird. Diese Einlagerung kann auf zwei verschiedene Methoden bewirkt werden, entweder durch chemische Ablagerung von im

gelösten Zustände aus dem umgebenden Medium aufgenommenen anorganischen Verbindungen, oder durch mechanische Einfügung von Fremdkörpern in die Schalenwand. Wenden wir uns also im Folgenden der Betrachtung dieser beiden Bildungsprozesse und deren Produkten zu.

b) Die durch chemische Einlagerung anorganischer Verbindungen verstärkte Cuticulaschale.

Zur Verstärkung der Cuticulaschale durch chemische Einlagerung kommt fast ausschließlich der kohlen saure Kalk in Anwendung.

Der aus dem Meereswasser gewonnene kohlen saure Kalk kommt bei der Bildung der Schalen so massenhaft zur Ausscheidung und Ablagerung, daß ihm gegenüber die ursprüngliche Chitinschale völlig in den Hintergrund gedrängt wird. Auf den ersten Blick scheinen die Kalkschalen der Thalamophoren ausschließlich aus Kalk zu bestehen, und dies wurde auch früher allgemein angenommen, erst relativ spät kam man durch aufmerksame Beobachtung und eingehende Untersuchung zu dem Resultate, daß allen Kalkschalen eine organische Grundlage zukommt, einem Resultate, welches besonders deshalb für das Verständnis der Thalamophorenschale von großer Wichtigkeit ist, weil es uns die engen Beziehungen offenbart, welche zwischen der Kalkschale und der primitiven Chitinschale bestehen. Die organische Grundlage der Kalkschalen zeigt hochgradige Übereinstimmung mit der primitiven Chitinschale, ist mit derselben zu identifizieren, woraus sich von selbst ergibt, daß die kalkschaligen Geschlechter weiter nichts sind als die Nachkommen resp. die direkte Fortsetzung von primitiven chitinschaligen Typen, entstanden durch in der Wand der Chitinschale stattfindende Einlagerung von secernierten Kalksalzen.

Der Nachweis, daß den Kalkschalen der Thalamophoren eine organische, der primitiven Chitinschale entsprechende Grundlage zukommt, wird auf zweierlei Weise geliefert, einmal durch die Beobachtung und dann durch das Experiment. Man kann die Beobachtung machen, daß Thalamophoren, welche aus dem Meer in Brackwasser einwandern, an dem Kalkgehalt ihrer Schalen mehr und mehr Einbuße erleiden und endlich in einigen Fällen (besonders beobachtet an Milioliden) den Kalk gänzlich verlieren, worauf eine

häutig-chitinöse Schale übrig bleibt, welche mit den primitiven Chitinschalen der Süßwasserrhizopoden vollständig übereinstimmt. Auf experimentellem Wege kann man den Nachweis jederzeit führen, indem man bei einer Thalamophorenschale den Kalk durch verdünnte Säure vorsichtig weglöst, worauf die organische Grundlage unter getreuer Konservierung der Schalenform zurückbleibt (Fig. 15, 17, 18).

Über die Art und Weise, wie der Kalk mit der Chitinschale verbunden wird, wie er sich topographisch zu derselben als seiner organischen Grundlage verhält, gehen die Ansichten noch etwas auseinander, obgleich die Differenzen in der Auffassung der einschlägigen Verhältnisse unserer Ansicht nach nicht von fundamentaler Natur sind. M. SCHULTZE, CARPENTER und auch BÜTSCHLI nehmen an, daß die organische Grundsubstanz die Wand der Kalkschalen vollständig imprägniert und nur an der äußeren und inneren Wandfläche zu einer Grenzlamelle verdichtet ist, dagegen erkennt KÖLLIKER nur ein äußeres und inneres Schalenhäutchen an. Uns erscheinen denn auch die beiden begrenzenden Schalenhäutchen als das Hauptsächlichste; daß die von ihnen in die Mitte genommene Kalkmasse noch außerdem von einem feinsten Geflechte der organischen Grundlage durchsetzt ist, scheint aus verschiedenen Beobachtungen für eine Reihe von Fällen mit großer Wahrscheinlichkeit hervorzugehen, jedoch genügen dieselben noch nicht, um ein solches Verhalten zu einem für sämtliche Thalamophoren gültigen Gesetze zu verallgemeinern.

Es möge noch erwähnt werden, daß uns auch eine Verwechslung der bei geschichteten Schalen vorhandenen schichtenscheidenden organischen Lamellen (Fig. 19, 20) mit einer organischen Imprägnationsmasse leicht möglich erscheint. Durch das Auflösen der Kalkschichten werden die zwischen ihnen eingelagerten feinen Chitinschichten zusammenfallen und teilweise zerreißen, was dann den Eindruck eines regellosen schwammigen Geflechtes hervorrufen wird. Die zwischen den Kalkschichten lagernden parallelen dünnen Chitinschichten entsprechen jedoch, wie wir sehen werden, losgelösten und während des Dickenwachstums in der Kalkwand zurückgebliebenen Blättern des äußeren Schalenhäutchens und sind nicht zu verwechseln mit einem den Kalk allseitig durchsetzenden schwammigen organischen Gerüstwerk.

Aus unseren Erfahrungen und theoretischen Forderungen ergibt sich uns folgendes Bild von der Genese und Anatomie der kalkigen Thalamophorenschalen. — Die Entwicklung einer Kalk-

schale nimmt von einem einfachen Schalenhäutchen seinen Ausgang, wie wir es für die primitiven Formen als charakteristisch kennen gelernt hatten (Fig. 3), und rekapituliert so den Zustand vorausgegangener Vorfahrengeschlechter. Nachdem die Schalenhaut den nötigen Grad von Stärke erreicht hat, wird in ihr die Ablagerung von kohlen-saurem Kalke beginnen. — Die Cuticulaschale der Protozoen kann man der Zellmembran der Gewebszelle der Tiere und Pflanzen gleichen, und auch der Verstärkung derselben durch anorganisches Material lassen sich analoge physiologische Prozesse an die Seite stellen, die sich an der Zellhaut der Gewebszellen abspielen. Ein solcher Vergleich ist um so lehrreicher, als er uns daran erinnert, daß die Bildungsprozesse der Thalamophorenschale nicht insoliert stehen und nur bei den einzelligen Rhizopoden vorkommen, sondern daß sie auf allgemeinen Fähigkeiten der Zelle beruhen, welche allgemein da zur Geltung kommen, wo die nötigen Bedingungen vorliegen. Aus dem Bereiche der tierischen Histologie ließen sich verschiedene hierher gehörige Fälle registrieren, außerdem bieten die kalkigen Cuticularbildungen, wie sie bei Crustaceen und Mollusken in Form von Panzern und Schalen so tonangebend auftreten, wie wir auch später noch sehen werden, verschiedene interessante Parallelen. Ein Vergleich der Cuticulaschale der Thalamophoren mit den letztgenannten Bildungen ist jedoch immerhin nur unter gewissen Voraussetzungen und Einschränkungen gestattet, worauf, um Mißverständnissen vorzubeugen, gleich hingewiesen werden möge, das Gleiche gilt für viele Vorkommnisse bei einzelnen tierischen Gewebszellen. Am durchsichtigsten liegen die Verhältnisse bei pflanzlichen Gewebszellen. Viele Pflanzen, wie z. B. die Equisetaceen, verstärken ihre Zellwände durch Einlagerung von Kieselsäure, die Corallinen durch Einlagerung von kohlen-saurem Kalk; die Drusen von Kalkoxalat, welche an Cellulosebalken im Inneren mancher Pflanzenzellen aufgehängt erscheinen, sind weiter nichts als massenhafte Einlagerungen von oxalsäurem Kalk in diese Zellstoffbalken, ebenso müssen die Öltropfen in vielen, ätherisches Öl führenden Behältern gedeutet werden, die die Gewebszellen voneinander scheidenden Membranen spalten sich, und in den so entstehenden, von 2 Lamellen begrenzten Zwischenräumen kommen die verschiedenartigsten Sekrete zur Ablagerung, und entstehen so die so verbreiteten schizogenen inter-cellularen Sekretbehälter etc. etc. Der Prozeß der Kalkablagerung bei der Entwicklung der Cuticulaschale der Thalamophoren, auf

die wir nach dieser Abschweifung nun wieder zurückkommen, verläuft wahrscheinlich in genau derselben Weise, wie die Entstehung eines schizogenen intercellularen Sekretbehälters. Die chitinige Cuticulaschale spaltet sich, und der so entstandene Zwischenraum, welchen die beiden aus der gespaltenen Chitinschale hervorgegangenen Lamellen, die nun zu den beiden „Schalenhäutchen“ der Autoren werden, zwischen sich fassen, wird durch den secernierten kohlen-sauren Kalk ausgefüllt. Je mehr die Abscheidung des letzteren zunimmt, desto mehr rücken die beiden organischen Grenzhäute auseinander, und in demselben Maße nimmt die Schalenwand an Dicke zu. Der Bau einer kalkigen Thalamophorenschale und ihr topographisches Verhältnis zum Rhizopodenkörper wäre demnach in folgender Weise aufzufassen (Fig. 11, 12). Die Kalkschicht wird beiderseits eingefast von den beiden Schalenhäuten, und auf diese folgt nach innen und nach außen die innere und äußere Schicht des motorisch-skeletogenen Exoplasmas, dem die Schale als ihrem erzeugenden Mutterboden eingelagert ist. Dieses symmetrische Schichtensystem umschließt das Entoplasma mit seinen Einschlüssen.

Auf den schematischen Figuren 3 und 11—14 habe ich das motorisch-skeletogene Exoplasma hell gelassen, im Gegensatz zum dunkeln Entoplasma, ebenso wie auf Figur 2, an welche sich diese Figurenreihe anschließt. Es geschah dies deshalb, um die Schichtungsverhältnisse deutlich hervortreten zu lassen, obgleich bei den retikulosen Rhizopoden ein Unterschied zwischen Exo- und Entoplasma optisch meist nicht nachweisbar ist, wie bei den primitiven Lobosen. Daran, daß beide Plasmaschichten bei sämtlichen Thalamophoren thatsächlich differenziert sind, ist wohl nicht zu zweifeln.

Daß den Kalkschalen eine organische Grundlage zukommt, kann man, wie schon bemerkt, durch Auflösen des kohlen-sauren Kalkes in Säure darthun. Durch dieselbe Operationsmethode, ein sorgfältiges Verfahren vorausgesetzt, läßt sich auch zeigen, daß das Lagerungsverhältnis der organischen Grundmasse zum sezernierten kohlen-sauren Kalke speziell dem eben geschilderten entspricht. Besonders instruktiv sind hierfür entkalkte Miliolidenschalen (Fig. 15), man sieht hier deutlich, wie die beiden Schalenhäute als ein doppelwandiger Schlauch die Kammerhöhlen umgeben, der Zwischenraum zwischen denselben wurde früher von dem kohlen-sauren Kalke eingenommen. Dasselbe geht aus Figur 17, einer entkalkten Rosalina hervor, auch

hier bemerkt man, wie die beiden Schalenhäute eine doppelte Wand bilden, in deren Zwischraum sich die Röhren der Porenkanäle ausspannen. Vergleicht man dieses entkalkte Schalengerüst mit einer intakten Schale, einer ähnlichen Form (Fig. 16), so kann man sofort konstatieren, daß dasselbe sämtliche Konturen der Kalkschale getreu wiedergibt. Auch bei komplizierteren Thalamophorenschalen werden alle Formen nach dem Auflösen des Kalkes bewahrt (Fig. 18). Der Nachweis beider Schalenhäutchen durch Weglösen des Kalkes kann natürlich nur bei großer Vorsicht gelingen; wendet man die Säure zu konzentriert an, so muß notwendig eine stürmische Kohlensäure-Entwicklung erfolgen, die ein Zerreißen der zarten Häute nach sich zieht. Besonders häufig wird begreiflicherweise von dem nach außen drängenden Gas die äußere Schalenhaut fortgerissen werden. Wie aus Figur 21 hervorgeht, geschieht dies zuweilen so gründlich, daß nur die innere Schalenhaut und die diese mit der äußeren verbindenden, nun frei von ihr ausstrahlenden Chitinröhren der Porenkanäle erhalten bleiben. Es ist durchaus nicht zu verwundern, daß in vielen Fällen wegen der äußersten Zartheit der Schalenhäute der Nachweis derselben durch Entfernung des Kalkes sehr erschwert, ja gänzlich unausführbar gemacht werden kann. In dieser Richtung fehlgeschlagene Versuche sind nicht gleich als Beweis gegen die Allgemeingiltigkeit der eben geschilderten Schalenstruktur anzusehen. — Außerdem kann man die äußere Schalenhaut an Querschliffen der Schale da konstatieren, wo zwei Kammern aneinander grenzen oder sich zwei Windungen überlagern, hier markiert dieselbe eine scharfe Grenze zwischen den aneinander gewachsenen Schalenpartieen. Als Beispiel hierfür möge die Figur 20 dienen. Dieselbe stellt ein Stück aus dem Bau einer *Carpenteria* dar, rechts ist eine kleine geschlossene Röhre, links an dieselbe schließt sich ein Wandstück einer größeren Röhre an, die Kalkmassen beider Röhren werden durch die äußere Schalenhaut der ersteren voneinander getrennt.

Das Dickenwachstum der Kalkschalen findet vorzugsweise, wenn nicht ausschließlich, nach außen hin statt. Diese wichtige Thatsache läßt sich aus verschiedenen Befunden mit Sicherheit entnehmen¹⁾: 1) ist von einer nachträglichen Verengung der Schalenräume nichts zu bemerken, 2) treten an der Außenfläche der Schalen sehr häufig Reliefverzierungen (Fig. 24, 25, 215, 222, 240—242) der

1) BÜTSCHLI, Protozoa, S. 128—129.

verschiedensten Art auf, die jungen Schalen und Schalentheile noch abgehen, 3) die Ablagerung von sekundärer Schalenmasse (Zwischenskelett) auf die primäre Kammerwand bei Perforaten (Fig. 23), besonders instruktiv da, wo dieselbe ältere Schalentheile überwuchert. — Hieraus zogen schon CARPENTER, KÖLLIKER und WALLICH, denen sich BÜTSCHLI in seinen „Protozoen“ anschließt, mit Recht den Schluß, daß das Dickenwachstum der Kalkschalen der Thalamophoren von einem äußeren Plasmaüberzug der Schale besorgt werden müsse, dem WALLICH sogar den besonderen Namen Chitosark beilegt, um dadurch seine Bedeutung als kalkabsonderndes Organ besonders hervorzuheben. Wir haben denn auch thatsächlich in der äußeren, die Schale umschließenden Exoplasmalage — und hieraus geht wieder der Wert unserer Auffassung des Schichtenverhältnisses im Rhizopodenkörper hervor — diejenige Plasmapartie zu erblicken, von welcher die Sekretion des kohlen-sauren Kalkes und somit das Dickenwachstum der Schale ausgeht.

Eine weitere Frage, die uns hier entgegentritt, ist die, in welcher Form der kohlen-saure Kalk innerhalb der Cuticulaschale der Thalamophoren zur Ablagerung kommt. In dieser Richtung hat zuletzt EBNER¹⁾ Untersuchungen angestellt im Anschluß an seine wichtige Arbeit über die Struktur der Kalkschwammnadeln, auf die wir später noch einzugehen haben werden. Wie es sich erwarten ließ, kam EBNER zu dem Resultate, daß „sich der kohlen-saure Kalk einfach in das gewöhnliche Schema des Baues der Zellmembranen einfügt, ganz analog wie bei den Kalkalgen (Corallinen und Lithothamnien)“, deren Zellen ja bekanntlich ebenfalls ihre Wände durch massenhafte Einlagerung von kohlen-saurem Kalk verstärken. Hier wie dort sind bei der krystallinischen Kalkmasse die Krystallindividuen senkrecht zur Oberfläche der Schale orientiert.

Zuweilen scheint es allerdings, als ob sich der kohlen-saure Kalk nicht mehr dem cuticularen Skelettbildungstypus unterordnete und von dem Zwange der Cuticulaschale emanzipierte. So wurde bei verschiedenen Perforaten (*Globigerina*, *Orbulina*, *Pulvinulina*, *Lagena* etc.) besonders von WALLICH konstatiert, daß die sogen. sekundäre Schalen-

1) V. v. EBNER, Über den feineren Bau der Skeletteile der Kalkschwämme nebst Bemerkungen über Kalkskelette überhaupt, S. 81—82. — Aus Wiener Sitzungsber., XCV. Bd., Jahrg. 1887, I. Abt., März-Heft.

masse, welche die primäre Schale überlagert, aus wetzsteinförmigen, krystallähnlichen Individuen zusammengesetzt ist (Fig. 23).

Der Vorgang der Kalksekretion selber scheint sich als ein vitaler Prozeß unserem Verständnis zunächst noch zu entziehen. Neue Untersuchungen von STEINMANN ¹⁾ zeigen jedoch, daß wir uns denselben erklären können, ohne dabei ein direktes Einschreiten der Lebensthätigkeit des Organismus annehmen zu brauchen, also auf rein chemische Art und Weise. Schon HARTING ²⁾ stellte bekanntlich hierher gehörige Versuche an. Dadurch, daß er Eiweiß oder andere stickstoffhaltige Substanzen (Gelatine) und kohlen-saure Alkalien aufeinander einwirken ließ, stellte er einen Niederschlag von Kalkkarbonat her, dessen Partikel bei mikroskopischer Untersuchung dasselbe chemische und optische Verhalten besaßen, wie die Coccolithen, die Porzellanschicht der Molluskenschalen und viele andere organische Kalkgebilde. STEINMANN weist nun nach, daß auch ohne Zusatz von kohlen-sauren Alkalien Eiweiß instande ist, aus Lösungen von Kalksalzen, wie schwefelsaurem Kalk oder Chlorcalcium, Kalkkarbonat zu fällen, und zwar in derselben Form wie HARTING es erzielte. „Die Schale der Mollusken wird vom Epithel des Mantels erzeugt; aber es giebt Thatsachen, welche beweisen, daß auch andere Teile des Körpers Schalenmasse bilden können. Die Schale von Argonauta wird nur im embryonalen Stadium vom Mantel allein abgesondert, später lagern die verbreiterten Rückenarme eine „Armschicht“ auf der „Mantelschicht“ ab. Die seitlichen Ohren der Kapuze von Nautilus pompilius tragen in ähnlicher Weise zur Schalenbildung bei, indem sie die Nabelverdickung absetzen. Der Kopf vieler fossiler Cephalopoden wurde bis auf wenige scharf umgrenzte Öffnungen von Schalenmasse umwachsen. Der Siphon der Pholaden sondert eine röhrenförmige Schale ab, und der Deckel der Gastropoden bekundet die Fähigkeit des Fußes, Schalenmasse zu erzeugen. Untersucht man den bräunlichen Conchyolinbelag, welcher die unbeschalteten, stark muskulösen Teile des Weichkörpers vieler Mollusken überzieht, wie z. B. die braune Schicht der Kopfkappe,

1) G. STEINMANN, Über Schalen- und Kalksteinbildung. Ber. d. Naturf. Ges. zu Freiburg i. Br., Bd. IV, Heft 5.

2) P. HARTING, Recherches de morphologie synthétique sur la production artificielle de quelques formations calcaires organiques. Verhandelingen der koninklijke Akademie van Wetenschappen. 13. Deel. Amsterdam, 1873.

des Trichters oder der Tentakeln von Nautilus, den Überzug der Athenröhre oder des Fußes von Zweischalern etc., so findet man stets in Verbindung mit dem Conchyolin mikroskopisch kleine Kalkstücke, die sich aber nicht zu einer festen Schale zusammenschließen, die vielmehr ebenso wie das Conchyolin selbst periodisch abgestoßen und erneuert werden. Der gleiche Vorgang scheint sich auf der Körperoberfläche vieler anderer mariner Tiere, z. B. der Cölenteraten, wenn auch in weniger intensivem Maßstabe, abzuspielen.“ Die Kalkabscheidung und Schalenbildung ist also nicht an die Lebensthätigkeit eines hierfür speziell eingerichteten Organs, ja nicht einmal an bestimmte Tiere gebunden, sondern tritt überall da auf, wo die nötigen Bedingungen vorhanden sind. Diese Bedingungen werden bei den meisten Meeresorganismen erfüllt sein, denn es genügt von seiten des Organismus eine Abscheidung von Eiweißstoffen, und Chlorcalcium und schwefelsaurer Kalk sind im Meerwasser stets vorhanden. „Wo die ausgeschiedene Schalenmasse sich an schon früher gebildete Schalenteile oder an einen äußeren Widerstand (Teredo) anlagern kann, oder wo ein Körperteil längere Zeit ruhig verharret, kommt es zur Bildung zusammenhängender Hartgebilde; wo aber Schalenmasse an einem stark muskulösen und bewegten Körperteile abgesondert wird, können die einzelnen Stücke, aus deren Zusammenfügung die kompakten Schalen entstehen, sich in der Regel nicht zusammenschließen“, sondern fallen in demselben Maße, wie sie gebildet werden, nach und nach ab. Hieraus ergibt sich die Zweckmäßigkeit der Schalengestaltung von selbst, Kalkschalen können nur an denjenigen Körperteilen und bei den Tieren entstehen, wo sie einer stattfindenden Bewegung nicht hinderlich sind. Jetzt verstehen wir auch, weshalb den Kalkschalen der Thalamophoren eine organische Grundlage eigentümlich ist, weshalb sie, von phylogenetischen Gründen ganz abgesehen, Chitinschalen als Vorläufer haben müssen. Bei dem fortwährenden Spiel der Pseudopodien würden die abgeschiedenen Kalkkörnchen keinen Halt finden, um sich zu einer Schale zusammenfügen zu können. Anders ist es mit der primitiven chitinigen Cuticulaschale, dieselbe steht dem lebenden Körper nicht als eine äußere Zuthat fremd gegenüber, sondern gehört ihm unmittelbar an, was eine Kalkschale als solche an der Entstehung verhindern würde, ist gerade ihr Entstehungsgrund, sie bildet sich, wie schon gezeigt wurde, unter dem trophischen Reize des in immerwährender Bewegung als

funktionelle Anpassung befindlichen Exoplasmaschlauches. Hat die Chitinschale die nötige Festigkeit erhalten, so kann auf ihrer Grundlage die Bildung einer Kalkschale stattfinden. — Die chemischen Prozesse, welche sich bei der Umsetzung der Kalksalze abspielen, sind nach STEINMANN kurz folgende: „Bekanntlich erleidet das Kalkkarbonat, welches die Flüsse dem Meere zuführen, eine Umsetzung in Chlorid bzw. Sulfat; die hierzu nötige Säure liefern wahrscheinlich die Pflanzen, indem sie bei der Aufnahme von Alkalien die betr. Säuren abscheiden“. Die Fällung von Kalkkarbonat aus diesen Chloriden und Sulfaten durch abgeschiedene Eiweißstoffe geschieht durch kohlen-saures resp. karbaminsaures Ammoniak, welches „bekanntlich abgeschiedene stickstoffhaltige Substanzen des Tierleibes, Eiweiß und verwandte Stoffe, durch fermentative Prozesse in großen Mengen produzieren, da sich in ihnen begreiflicherweise stets Bakterien einfinden werden“. Dementsprechend hätten wir uns die Bildung der Kalkschale bei einem Rhizopoden etwa in folgender Weise vorzustellen. Der ganze Sarcodkörper ist vom Meerwasser und somit auch von den in letzterem gelösten Kalksalzen durchtränkt. Da, wo Eiweißstoffe aus dem lebenden Protoplasmakörper ausgeschieden werden, werden sich in kurzem Bakterien einstellen, durch die durch die Lebensthätigkeit derselben angeregten fermentativen Prozesse wird kohlen-saures Ammoniak erzeugt, und dieses bewirkt die Fällung von kohlen-saurem Kalk aus dem Chlorcalcium und schwefelsauren Kalk des alles durchtränkenden Meerwassers; wo eine feste Grundlage in Gestalt einer Chitinschale oder bereits vorher abgelagertem Kalk vorhanden ist, können sich die einzelnen Kalkteilchen zu kompakter Schalenmasse zusammenlagern. Da, wie wir oben sahen, das Dickenwachstum der kalkigen Thalamophorenschalen nach außen hin stattfindet, werden sich diese Prozesse zwischen der äußeren Exoplasma-lage und der äußeren Schalenwand abspielen, wobei das äußere Schalenhäutchen noch mit zu ersterer zu rechnen ist. Der Rhizopode und die Bakterien teilen sich in die Arbeit, welche bei dem Aufbau der Kalkschale zu leisten ist. Die letzteren besorgen die Herstellung des Baumaterials, wo ihnen ihre Existenzbedingungen geboten werden, dies thut der Rhizopode durch Ausscheidung von eiweißhaltigen Stoffen, und zugleich regelt er die Kalkbildung dadurch, daß es in seiner Macht steht, den Bakterien nur da Nährboden anzubieten, wo die Anlagerung von Schalenmaterial in seinen Organisationsplan hineinpaßt, außerdem wird die ganze Form des auszuführenden Schalenbaues in der mit

einem Baugerüst vergleichbaren Chitinschale von dem Rhizopoden vorher angelegt. Der Rhizopode ist zu vergleichen mit einem intelligenten Baumeister, die Bakterien mit Handlangern, diese versehen als Maurer das von dem Baumeister errichtete Gerüst da mit Kalk, wo sie von demselben hingewiesen werden. — Diese von STEINMANN zunächst für die Bildung der Molluskenschalen aufgestellte Theorie erweist sich, wie wir sehen, auch als fruchtbar, die Bildung der Kalkschalen der Rhizopoden unserem Verständnis näher zu bringen, zugleich geht aber aus derselben hervor, daß diese Vorgänge durchaus nicht so einfach zu sein scheinen, wie man gewöhnlich anzunehmen pflegt.

Schon lange unterscheidet man unter den kalkschaligen Thalamophoren imperforate und perforate Typen. Das Hauptmoment bei dieser Unterscheidung ist die undurchbohrte oder durchbohrte Beschaffenheit der Schale, außerdem schließen sich hieran noch eine Reihe von Eigentümlichkeiten an, welche sich auf die feinere Struktur der Schalenwand beziehen.

Die Imperforaten-Schale zeigt bei auffallendem Licht ein opakes, milchig-weißes, porzellanartiges Aussehen. Die zwischen den beiden Schalenhäuten eingelagerte Kalkmasse ist massiv, ungeschichtet und macht einen homogenen Eindruck, jedoch soll ihr nach KÖLLIKER und BÜTSCHLI ein „feinfaserig-körniges Wesen“¹⁾ eigentümlich sein, was sich besonders bei Orbitolites und Alveolina nach Anwendung starker Vergrößerungen konstatieren ließ. Entsprechend dieser einfachen anatomischen Beschaffenheit der Imperforatenschale wird auch ihre Bildungsgeschichte einfach verlaufen. Unter dem äußeren Schalenhäutchen findet eine gleichmäßige Ablagerung von kohlen saurem Kalk statt, und in demselben Maße, wie hierdurch die Kalkwand an Dicke zunimmt, rückt die äußere Schalenhaut nach außen, bis die Schale ihre definitive Stärke erreicht hat (vergl. die Wände der beiden Kammern bei Fig. 14).

Die Perforaten-Schale ist nicht opak, sondern glasartig durchsichtig (vereinzelte Ausnahmen, wie z. B. Calcarina, abgerechnet, auch „sollen nach CARPENTER die toten Schalen durch langes Liegen in Seewasser weiß und opak werden“¹⁾), falls nicht durch feine und sehr eng stehende Porenkanäle die Durchsichtigkeit getrübt wird. „Es hängt die glasartig durchsichtige Beschaffenheit der Schalenwandungen dieser Formen ohne Zweifel

1) BÜTSCHLI, Protozoa, S. 23—24.

damit zusammen, daß ihnen das feinfaserig-körnige Wesen, welches wir bei den Imperforaten trafen, meist völlig abgeht“¹⁾). Die die Schalenwand durchsetzenden Porenkanäle sind von einer Chitinhaut ausgekleidet, welche als die direkte Fortsetzung der äußeren und inneren Schalenhaut aufzufassen ist (Fig. 19, 20). Nach der Entkalkung der Schale bleibt diese Auskleidung in Form von Röhren bestehen, welche sich wie hohle Strebepfeiler zwischen den beiden Schalenhäuten ausspannen (Fig. 17, 21). Man kann dieses Verhalten der Schalenporen analogen Befunden bei der Insekten-Cuticula an die Seite stellen, die sich ebenfalls als Einstülpung auf die Innenwand der Tracheen fortsetzt. Es liegt demnach auch bei den perforierten Schalen der eingelagerte Kalk nirgends nackt zu Tage, sondern wird wie bei den Imperforaten so auch hier allseitig von der Chitinhaut, der durch die Kalkeinlagerung auseinandergetriebenen primären Cuticulaschale, eingeschlossen. Die Chitinhaut ist überall zwischen Exoplasma und Kalkmasse eingelagert, so daß es nirgends zu einer direkten Berührung dieser Schichten des Rhizopodenkörpers kommt. Oft sind die Porenkanäle durch Einschnürungen gegliedert, welche zu der Schichtung der Schalenwand in Beziehung stehen (Fig. 20, 21). Während sich die Weite der Poren in der Regel bei ein und derselben Form gleich bleibt, kommen jedoch auch Fälle vor, wo die Schalenwand von zweierlei (groben und feinen) Porenarten durchbohrt ist, besonders ist dies für *Globigerina* und *Orbulina* charakteristisch (Fig. 23 b). Zuweilen zerfällt die Schalenwand in den Poren entsprechende, senkrecht stehende, meist sechskantige Prismen (Fig. 22). Dies Verhalten läßt sich wahrscheinlich so erklären, daß bei dem Aufbau der Schale jedes eine Pore durchsetzende Pseudopodium als selbstständiges Centrum der Kalkbildung auftritt.

Ganz analogen Verhältnissen begegnen wir bei den endodermalen Epithelien der verschiedensten Tiere. Auch hier wird die Cuticula zuweilen von feinen, zur Oberfläche senkrecht stehenden Poren durchbohrt und zerfällt diesen Poren entsprechend in prismatische Säulchen, weshalb man diese Form der Cuticula als Stäbchencuticula bezeichnet²⁾.

Eine charakteristische Eigentümlichkeit der Perforatenschale ist endlich noch die Schichtung. Dieselbe läuft stets der

1) BÜTSCHLI, *Protozoa*, S. 23—24.

2) B. HATSCHEK, *Lehrbuch der Zoologie*, Jena, 1889, S. 145. — A. LANG, *Lehrbuch der vergleichenden Anatomie*, Jena, 1888, S. 38.

Schalenoberfläche parallel und läßt sich jedenfalls darauf zurückführen, daß die Kalkmasse durch feine organische Häute in Lamellen zerlegt wird (Fig. 19, 20). Diese Struktur, welche man an Querschliffen beobachten kann, ist der Ausdruck von einem eigentümlichen Modus des Dickenwachstums der Schale. Wie bei den Imperforaten wird auch bei den Perforaten die Kalkmasse unmittelbar unter der äußeren Schalenhaut angesetzt, entsprechend der für alle kalkigen Thalamophorenschalen geltenden Regel, daß das Dickenwachstum der Schalenwand nach außen hin stattfindet. Während aber die Kalkablagerung bei den Imperforaten stets gleichmäßig stattfindet, und die äußere Schalenhaut gleichmäßig nach außen vorrückt, haben wir uns das Dickenwachstum der Perforatenschale anders vorzustellen. Bei der ersten Anlage wird natürlich auch hier zunächst die primitive chitinige Cuticulaschale gebildet werden, die sich bei dem Beginn der Kalkablagerung in die beiden Schalenhäute spaltet. Hat sich jedoch zwischen diesen eine dünne Kalkschicht gebildet, so wiederholt sich die Spaltung an der äußeren Schalenhaut, zwischen den hierdurch entstandenen beiden Häuten wird eine weitere Kalkschicht gebildet, die dünnere innere Haut bleibt als Scheide zwischen den beiden ersten Schichten in der Kalkmasse zurück, an der äußeren, welche mit dem Exoplasma in Berührung bleibt, wiederholt sich die Spaltung, eine dritte Kalkschicht wird gebildet und so fort, bis die Schale die definitive Dicke erreicht hat. Die die Kalkschichten voneinander trennenden organischen Häute sind demnach aufzufassen als von der äußeren Schalenhaut abgespaltene und während des fortschreitenden Dickenwachstums in der Kalkwand zurückgebliebene Lamellen. Ebenso, wie die gleichmäßige Struktur der Imperforaten ein Ausdruck für ein gleichmäßiges Dickenwachstum ist, zeugt der geschichtete Bau der Schale der Perforaten von einem rhythmischen Dickenwachstum. Die die Porenkanäle auskleidenden Chitintröhren bleiben durch ein stetig fortschreitendes Längenwachstum mit der nach außen rückenden Schalenhaut in Verbindung, dieses Längenwachstum wird da stattfinden, wo sich die letztere nach innen in die Chitintröhre umschlägt, die oben schon erwähnte Beziehung zwischen der Gliederung, wie sie sich besonders bei längeren Porenkanälen findet (Fig. 19—21), und den Schichten der Schalenwand ergibt sich nach der eben gegebenen Charakteristik des rhythmischen Dickenwachstums wohl von selbst. Häufig ist die innerste Schalenschicht besonders scharf von der

übrigen, äußeren Schalenmasse geschieden (Fig. 23 a, b), was sich zuweilen auch darin ausspricht, daß nur die erstere von Poren durchsetzt wird, die Perforierung also mit der Auflagerung der äußeren Schichten verloren geht. Ich pflichte jedoch BÜTSCHLI¹⁾ vollkommen darin bei, welcher sich dagegen ausspricht, derartigen Befunden eine fundamentale Bedeutung beizumessen, wie es CARPENTER thut, indem er die innerste Schicht als „proper wall“ der übrigen äußeren Schalenmasse als einem „supplementären Skelett“ gegenüberstellt.

Was die Farbe der Kalkschalen der Thalamophoren anbelangt, so sind dieselben meistens farblos, doch kommen verschiedene Ausnahmen von dieser Regel vor. So zeichnen sich *Polytrema*, *Discorbina*, *Globigerina rubra* d'ORB., *Truncatulina rosea* d'ORB., verschiedene Rotalien durch eine schön rosarote Färbung aus (Fig. 16), *Cymbalopora* ist rotbraun, *Carpenteria utricularis* CARTER braungelb, *Carpenteria Raphidodendron* MÖB. blau, etc. Bei solchen gefärbten Formen fragt es sich, wo wir den Farbstoff zu suchen haben, d. h. ob die Kalkmasse oder die Schalenhaut gefärbt ist. Hierüber giebt uns, ebenso wie bei den soeben besprochenen morphologischen Fragen, eine vorsichtige Entkalkung der Schale Aufschluß: verschwindet die Färbung nach dieser Operation mit dem Kalk, so muß sie an den letzteren gebunden gewesen sein; ist dies nicht der Fall, so bleibt nur die Schalenhaut als Träger der Farbe übrig, und so verhält es sich denn auch. Figur 17 zeigt uns den entkalkten Körper einer gefärbten Thalamophore, sehr ähnlich der auf der vorhergehenden Figur dargestellten lebenden Form (beide nach M. SCHULTZE). An demselben ist deutlich zu sehen, daß die organische Grundlage der Schale gefärbt ist, und zwar die innere Schalenhaut. Daß die chitinige Grundlage der Träger der Färbung ist, hätten wir schon a priori vermuten können, denn schon bei den Geschlechtern mit einfacher Chitinschale begegneten wir Fällen, wo die letztere, die ja den Schalenhäuten entspricht, gelb bis braun gefärbt war. Wir bemerkten dort zugleich, daß die Färbung sich erst mit zunehmendem Alter der Schalenhaut einstellt, und dasselbe können wir auch bei den kalkschaligen Thalamophoren beobachten. Auch bei diesen ist es Regel, daß die letzte oder mehrere der letzten Kammern, die ja naturgemäß auch die jüngsten sind, noch der Färbung entbehren (Fig. 16—18),

1) BÜTSCHLI, Protozoa, S. 26—27.

zuweilen ist dieselbe nur auf die ältesten Kammern beschränkt. — Wir sehen also, daß sich auch in dieser Beziehung die Schalenhaut der Kalkschalen als die direkte Fortsetzung der primitiven Chitinschale erweist.

Durch ungleichmäßige Auflagerung von Kalkmasse können die verschiedenartigsten Reliefverzierungen auf der Schalenoberfläche entstehen, wie knopfförmige Erhabenheiten, Stacheln, Rippen, Leisten, Kämme, punkt- oder grubenförmige Einsenkungen, netzförmige oder areoläre Strukturen (Fig. 215, 222, 240—242). Es offenbart sich hierin eine große Mannigfaltigkeit. Die Kalkmasse, aus welcher diese Verzierungen bestehen, ist stets unperforiert und charakterisiert sich daher besonders bei den Perforaten als das Produkt einer sekundären Auflagerung, indem sie die Porenöffnungen der äußeren Schalenfläche teilweise verdeckt und sich von der perforierten ursprünglichen Schalenwand scharf abhebt. Dies ist jedoch kein Grund, ebensowenig wie bei dem oben erwähnten sogenannten „supplementären Skelett“ CARPENTER'S, eine prinzipielle Verschiedenheit anzunehmen. Hier wie dort haben wir weiter nichts als eine Schichtendifferenzierung vor uns, denn auch die Reliefverzierungen einer Schale sind weiter nichts als eine oder möglicherweise mehrere übereinander lagernde Schichten, die nur nicht in ihrer ganzen Flächenausdehnung gleichmäßig und kontinuierlich entwickelt sind. Die Entstehung dieser Verzierungen ist ein Spezialfall des Dickenwachstums der Schalenwand.

Hat die letztere in dieser oder jener Weise, durch lokale Erhabenheiten oder gleichmäßig aufgelagerte Schichten, eine beträchtliche Mächtigkeit erreicht, so können wir zuweilen die interessante Beobachtung machen, daß sich in ihr gruben- oder flaschenförmige Einsenkungen und Höhlen entwickeln. Solchen Bildungen begegnen wir z. B. bei den mächtig entwickelten Schalen der Tiefsee-Globigerinen (Fig. 23 a) und bei einigen Lagenen (Fig. 24). Dieselben wiederholen die Form einer Lagena im kleinen, sie machen den Eindruck von einkammerigen Schalenhöhlungen, die in die dicke Wand der Schale eingearbeitet sind und sich nach außen öffnen. Auch diese bisher problematischen Gebilde finden ihre ungezwungene Erklärung durch unsere Auffassung von dem Lageverhältnis der Schale zum Weichkörper, durch die Annahme, daß die Schale dem Weichkörper nicht auf-, sondern eingelagert ist und an ihrer Außenseite von einer Exoplasmaschicht überdeckt wird. Wir müssen diese Höhlen betrachten als Behältnisse für

das die Schale umfließende Exoplasma. Dieselben gewähren dem extracortikalen Exoplasma einen geschützten Aufenthalt, ebenso wie die Höhlung der eigentlichen Schale dem von ihr umschlossenen Sarcode-Komplex, es sind Stationen oder Centralstellen für das die Schale umfließende Exoplasma, welche demselben einen gewissen Grad von Konzentration und eine stärkere Entwicklung ermöglichen. Man kann diese Höhlen der Schalenwand als sekundäre Schalenhöhlen der eigentlichen Schalenhöhle als der primären gegenüberstellen. — Diese Höhlungen der Schalenwand schließen sich den infolge von Reliefverzerrungen entstehenden flachen, punkt- oder grubenförmigen Einsenkungen an und sind als eine unmittelbare Weiterbildung solcher Bildungen zu betrachten, die uns den Übergang zu komplizierteren Einrichtungen zeigen. Besonders instruktiv hierfür sind die Befunde, mit welchen uns BRADY an seiner *Nodosaria intercellularis* bekannt gemacht hat. Betrachtet man die Schalenoberfläche dieser Art bei schwächerer Vergrößerung (Fig. 25 a), so erscheint dieselbe mit Längsrippen besetzt, von denen jede eine Reihe von Poren trägt. Diese Poren durchbohren jedoch nicht als gewöhnliche Schalenporen die Schalenwand, sondern führen in ebenso viele flaschenförmige Hohlräume, die innerhalb jeder Rippe in einer Reihe angeordnet sind. Die Genese dieser Einrichtung haben wir uns folgendermaßen zu denken. Die Schale war ursprünglich mit einfachen Längsrippen besetzt, die getrennt nebeneinander herliefen. Während der Weiterentwicklung des Schalenbaues näherten sich dieselben paarweise, so daß immer von zwei Rippen eine tiefe Furche eingefast wurde; dadurch, daß die Rippen diese Furche nach oben überwölbten, wurde aus der letzteren ein Gang, der nur durch einen Spalt nach außen mündete (Fig. 25 b). Endlich wurde dieser Gang dadurch, daß in ihm dicht hintereinander Querwände auftraten, in eine Reihe von zahlreichen Kammern abgeteilt, von denen jede nur durch einen Porus nach außen mündete (Fig. 25 c). Durch diesen Entwicklungsvorgang wird bei *Nodosaria intercellularis* ein Bau der Schalenwand erzeugt, welcher die Einrichtungen von sekundären Schalenhöhlen in weit ausgiebigerem Maße gewährt, als dies bei den vereinzelt flaschenförmigen Einsenkungen bei *Globigerina* möglich war, und von hier ist nur noch ein Schritt zu einem geschlossenen Kanalsystem, welches bei den höher entwickelten Thalamophorengeschlechtern die Schalenwände durchzieht und eine hochgradige Komplikation erreichen kann (Fig. 26). Es bildet dann ein sekundäres System von Hohlräumen, welches

die dicke Schalenwand zwischen den primären Kammern durchzieht.

Bisher haben wir uns nur mit den Vorgängen des Dickenwachstums der Schale beschäftigt, dieselben bewirken nur eine Verstärkung der Schalenwand, nicht aber eine Vergrößerung der ganzen Schale und deren innerer Hohlräume, hierzu ist ein Längenwachstum notwendig, zu dessen Betrachtung wir uns nunmehr zu wenden haben.

Schon vom Dickenwachstum konnten wir drei Formen unterscheiden. Bei den primitiven chitinschaligen Typen war noch so gut wie kein Dickenwachstum vorhanden, bei den Imperforaten fand das Dickenwachstum gleichmäßig statt und bei den Perforaten in rhythmischen Absätzen. Das Gleiche ist beim Längenwachstum der Fall. Einige Formen zeigen überhaupt noch kein Längenwachstum, andere vergrößern ihre Schale durch gleichmäßiges Weiterwachsen, und wieder andere endlich durch ein rhythmisches, ruckweises Wachstum.

Zu der ersten Gruppe gehören die chitinschaligen Geschlechter und einige Kalkschaler, wie z. B. *Lagena*. Bei ihnen wird die einkammerige Schale gleich in ihrer bleibenden Gestalt und Größe angelegt, und eine nachträgliche Vergrößerung derselben durch Längenwachstum findet nicht statt (Fig. 7—9, 24, 222, 240—242, 245).

Andere Monothalamien, wie z. B. *Cornuspira*, zeigen ein anhaltendes kontinuierliches Längenwachstum. Die ursprünglich auch hier flaschenförmige Kammer zieht sich zu einer langen, spiralig aufgerollten Röhre aus (Fig. 261, 263).

Die große Mehrzahl der Thalamophoren vergrößern ihre Schale durch ein rhythmisches, ruckweise erfolgendes Längenwachstum, wodurch dieselbe in eine Reihe von hinter einander liegenden Kammern zerlegt wird (*Polythalamia*, vergl. die zahlreichen Figuren). Diesen für die Thalamophorenschalen so charakteristischen Wachstumsmodus haben wir uns in seinem Verlaufe etwa folgendermaßen vorzustellen. Nachdem in der oben geschilderten Weise die Bildung einer ersten Kalkschale vollendet ist (Fig. 11), tritt in dem Schalenbau zunächst eine Ruhepause ein. Der Sarcodkörper füllt die Schale nicht völlig aus, sondern am Mündungspol ist immer noch Platz genug, daß sich die ausgestreckten Pseudopodien gelegentlich vollständig in die schützende Schale zurückziehen können, und daß dem Weichkörper außerdem noch ein weiteres

Wachstum innerhalb der Schale ermöglicht wird. Allmählig muß jedoch ein Stadium eintreten, wo dieser Reserveraum durch das Wachstum des Rhizopoden ausgefüllt ist (Fig. 12), die Pseudopodien können dann nicht mehr in die Schale eingezogen werden, und die Sarcodē droht aus der letzteren überzuffießen. Ist dies Stadium erreicht, so beginnt eine neue Periode der Schalenbildung, und der Zellkörper des Rhizopoden schickt sich an, vor der Mündungsöffnung seiner Schale, die ihm zu klein geworden ist, eine neue Kammer anzubauen. Er dehnt sich, jedenfalls durch vermehrte Wasseraufnahme und hierdurch herbeigeführte Zunahme der Turgescenz beträchtlich aus, quillt zu einem großen Teil aus der Pylomöffnung der Schale hervor und nimmt vor derselben die Größe und Form der neu zu bildenden Kammer an. Die Bildung der neuen Kammer geschieht jedenfalls genau nach dem Typus der Schalenbildung, wie wir ihn oben bei der Entstehung der ersten Kammer schilderten. Innerhalb des Exoplasma wird die Schale zunächst als dünne Schalenhaut angelegt (Fig. 13), dieselbe verstärkt sich zur festen Chitinschale, in der dann auch bald die Kalkeinlagerung beginnt (Fig. 14) und nach den Gesetzen des Dickenwachstums fortschreitet, bis die definitive Wandstärke erreicht ist. Sobald die neue Kammer den nötigen Festigkeitsgrad erlangt hat, daß sie sich selbst zu halten vermag, zieht sich der Rhizopodenkörper wieder zu seiner gewöhnlichen Konsistenz zusammen und hat nun wieder eine Zeit lang Platz zum Wachsen, bis ihm auch die so vergrößerte Schale zu klein geworden ist, worauf sich derselbe Vorgang wiederholt und einer weiteren Kammer den Ursprung giebt, und so fort. Ein solches ruckweise stattfindendes Wachstum ist einmal aus der Gliederung der Schale in Kammern und dann daraus zu erschließen, daß man nie einer jüngsten unvollendeten Kammer begegnet. Das teilweise Zurücktreten des Weichkörpers nach der Bildung einer Kammer geht daraus hervor, daß die jüngste Kammer, wie schon M. SCHULTZE beobachtete, fast niemals ganz mit Sarcodē erfüllt ist, sondern nur ein Gespinnst von Protoplasmafäden enthält, dasselbe Verhältnis, dem wir bei den chitinschaligen Formen begegneten, bei denen sich der Weichkörper nach der Bildung der Schale auch wieder von derselben zurückzieht (Fig. 9). Die Anlage einer neuen Kammer muß sehr schnell geschehen, so daß wir beinahe von einem „Lorikationsmoment“ (HAECKEL) reden können; wir werden diesem Wachstumsmodus auch bei den Polycystinenskeletten wieder begegnen und sehen, daß wir es hier mit einem bei den Rhizopoden

allgemeingültigen Wachstumsgesetze zu thun haben. Ist die Grundlage einer neuen Kammer durch einen „Lorikationsmoment“ gebildet, so kann durch den Prozeß des Dickenwachstums die definitive Stärke und Ausgestaltung der Wand allmählig herbeigeführt werden. Hierbei werden dann bei der Bildung jeder Kammerwand die phylogenetischen Entwicklungsstadien der kalkigen Thalamophorenschale durchlaufen werden: das weiche Schalenhäutchen, die feste Chitinschale, die Kalkschale. Beim Wachstum der polythalamen Thalamophorenschalen lösen sich Längswachstum und Dickenwachstum in periodischem Wechsel ab, schnell verläuft die Periode des Längenwachstums, der „Lorikationsmoment“, darauf folgt die allmähliche Ausgestaltung der Schalenwand durch Dickenwachstum. Beim Wachstum der polythalamen Schalen gilt es als Regel, daß jede neugebildete Kammer die vorhergehende ältere an Größe übertrifft. Dies wird verständlich, wenn wir bedenken, daß der Sarcodkörper bei der Bildung jeder neuen Kammer durch Wachstum um einen Teil zugenommen hat. Wenn das Verhältnis des zur Kammerbildung hervorgewölbten Protoplasmateiles zum übrigen Protoplasmakörper dasselbe bleibt, so wird der Inhalt einer dreikammerigen Schale eine größere Sarcodemenge ausschicken und somit eine größere Kammer bilden als eine gleiche zweikammerige Form. Das Wachstum einer Thalamophore und ihrer Schale ist in steigender Progression begriffen, die Kammerabschnitte der letzteren nehmen von der ältesten und kleinsten bis zur jüngsten und größten Kammer stetig an Größe zu (Fig. 16), zuweilen begegnet man jedoch Formen, bei denen die letzten Kammern wieder an Größe abnehmen (Fig. 27), diese müssen wir als Individuen betrachten, die am Ende ihres Schalenwachstums angelangt sind. Das allmähliche Schwächerwerden desselben spricht sich in der Größenabnahme der Kammern aus. Bei der Mehrzahl der Formen, bei denen die Kammern bis zuletzt an Größe zunehmen, können wir nie genau wissen, ob sie völlig ausgewachsen sind, während man dies Schalen mit kleiner Endkammer sofort ansieht. Man kann die letzteren hiernach passend als geschlossene Formen bezeichnen im Gegensatz zu den offenen, bei denen auch die Frage, ob sie ausgewachsen sind oder nicht, offen gelassen werden muß.

In vereinzeltten Fällen kommt auch mitten in der Reihe eine im Wachstum zurückgebliebene Kammer vor (Fig. 28). Solche Vor-

kommissen sind Abnormitäten, die an der allgemeinen Geltung des eben Gesagten nichts ändern. Sie werden begründet sein durch zeitweilig eingetretene ungünstige Bedingungen, wie wir ähnliche Verschiedenheiten in der Stärke der Entwicklung ja auch bei den Jahresringen der Bäume beobachten können.

Dickenwachstum sowohl wie Längenwachstum beruhen auf Bildung von Schalenmaterial, auf Anlagerung von kohlensaurem Kalk, und es tritt nun noch die Frage an uns heran, ob vielleicht auch Resorptionsvorgänge bei der Gestaltung der kalkigen Thalamophorenschalen eine Rolle spielen. Seiner Zeit sprach ich mich¹⁾, wenn auch nicht gegen die Möglichkeit, so doch gegen die Wahrscheinlichkeit einer Kalkresorption bei Thalamophorenschalen aus. Durch direkte Beobachtung wird sich diese Frage auch wohl schwerlich so bald entscheiden lassen, es giebt aber noch einen anderen Weg, dieses Problem zu lösen, und zwar die vergleichende Beobachtung von Befunden an bereits gebildeten Schalen, und ich glaube, daß thatsächlich Fälle vorliegen, welche nur durch Resorptionsvorgänge erklärbar sind und mich daher auch nötigen, im Gegensatz zu meiner früheren Ansicht Kalkresorption als thatsächlich vorkommend anzunehmen. Beispiele dieser Art, welche wirklich zwingend sind, sind, wie sich erwarten läßt, natürlich sehr vereinzelt, die beiden folgenden glaube ich jedoch als solche anführen zu können. — Zunächst eine Beobachtung von VERWORN an *Polystomella*, die ich mit seinen eigenen Worten wiederzugeben mir erlaube²⁾: „Wenn man hier eine neugebildete Kammerwand von vorn betrachtet, so ist dieselbe über und über mit feinen Poren bedeckt, aber von den Löchern, die durch die übrigen Kammerwände in die Röhren hineinführen, ist hier noch nichts zu bemerken (Fig. 29 a). Erst nach längerer Zeit, wenn wieder eine neue Kammer gebildet werden soll, findet man diese Löcher in der letzten Kammerwand (Fig. 29 b).“ — Ein anderer instruktiver Fall wurde von MÖBIUS³⁾ konstatiert an seiner *Carpen-*

1) Radiolarienstudien, Heft I, Jena, G. Fischer, 1889, S. 87—88. — Betrachtungen über den Bau der Rhizopodenschalen. *Biolog. Centralbl.*, 1889, Bd. IX, S. 341—342.

2) Ich erlaube mir diese Notiz einer brieflichen Mitteilung Dr. VERWORN's zu entnehmen, die beiden erläuternden Abbildungen 29 a u. b stammen aus den „Biologischen Protistenstudien (*Zeitschr. f. wiss. Zool.* 1888, XLVI, 4, S. 463) desselben Autors.

3) K. MÖBIUS, *Foraminifera von Mauritius*, 1880.

teria *Raphidodendron*. Die Kalkhülle, mit welcher sich dieser festsitzende und strauchförmig verzweigte Rhizopode (Fig. 280) umkleidet, ist in ihren älteren Teilen von zahlreichen Poren durchbohrt. Verfolgen wir jedoch einen Ast nach seinem weiterwachsenden Ende hin (Fig. 30), so bemerken wir, wie die Zahl der Poren immer mehr abnimmt und dieselben immer weniger dicht stehen, bis sie endlich am äußersten Zweigende gänzlich fehlen. Hieraus ist zu entnehmen, daß zunächst eine solide Kalkmasse abgeschieden wird; erst später, wenn die Wand durch Dickenwachstum allmählig zuzunehmen beginnt und das Zweigende unterdeß schon ein Stück weitergewachsen ist, stellen sich vereinzelt Poren ein, zwischen denen nach und nach immer neue entstehen, bis endlich die ganze Wand von dicht stehenden Poren durchsetzt ist. Hier werden demnach ebenso wie bei *Polystomella* ausgestreckte Pseudopodien eine Minierarbeit in der Kalkmasse ausführen, bis sie dieselbe endlich durchbrochen haben. Ebenfalls durch Kalkresorption wird man sich die Entstehung eines Seitenzweiges (Fig. 30 rechts) bei *Carpentaria* vorzustellen haben, dieselbe wird von einer einfachen Pore ausgehen (Fig. 31 a). Ein eine Pore durchströmendes Pseudopodium wird sich verstärken und seine Pore in demselben Maße durch Kalkresorption erweitern, wie es selbst durch vermehrten Protoplasmazufluß an Dicke zunimmt (Fig. 31 b). Bald wird an der Basis des Sarcodestranges die Bildung eines Kalkwalles beginnen (Fig. 31 c), und zwar in der Weise, daß eine daselbst stattfindende Kalkbildung die Schalenhaut an dem äußeren Umkreis des Porenkanals, und zwar da, wo die Chitinauskleidung desselben in die äußere Schalenhaut übergeht, ausstülpt und vor sich hertreibt. Die Kalkresorption greift unterdeß immer weiter um sich, so daß die Einmündungsstelle des Seitenkanals in den Hauptstamm immer mehr an Umfang zunimmt, während der Wall an der Basis des hindurchtretenden Sarcodestranges zur Wand des Seitenastes auswächst (Fig. 31 d). Daß die Entwicklung eines Seitenastes so verlaufen muß, ergibt sich aus einer Reihe von einfachen Überlegungen. Eine Durchbrechung von bereits gebildeter Kalkwand und eine allmähliche Erweiterung der Durchbruchstelle muß deshalb stattfinden, weil die Seitenäste meist von älteren, bereits verkalkten Stammteilen auswachsen und von noch dünnen Sarcodesträngen ihren Ausgang nehmen (Fig. 280); daß hierbei an eine bereits vorhandene Durchbruchstelle, an einen der vielen Porenkanäle angeknüpft wird, erscheint natürlich, auf jeden Fall muß

mit einem dünnen Durchbruch der Anfang gemacht werden. Aber nicht nur während des Durchbruchs des Seitenastes und an seiner Durchbruchsstelle muß eine Kalkresorption stattfinden, sondern auch während seiner ganzen Entwicklung und in seiner ganzen Länge, und zwar deshalb, weil die Zweige des *Carpenteria*-Stockes dünn angelegt werden und erst mit zunehmendem Alter dicker werden, nur unter dieser Voraussetzung ist der Bau einer *Carpenteria* verständlich, die von einer mächtigen Basis starke Hauptäste aussendet, die sich nach ihren fortwachsenden Enden zu allmählich mehr und mehr verjüngen (Fig. 280). In demselben Maße, wie durch fortschreitende Kalkablagerung unter der äußeren Schalenhaut ein Ast an Umfang zunimmt, erweitert sich sein innerer Hohlraum dadurch, daß unter der inneren Schalenhaut Kalk resorbiert wird. Die Kalkresorption wird vielleicht durch Säureproduktion bewerkstelligt, die von der inneren Exoplasmalage ausgeht. Das Wachstum und die Gestaltung unseres als Beispiel gewählten *Carpenteria*-Stockes geschieht also durch zwei antagonistische Prozesse, die sich unter äußerer und innerer Schalenhaut abspielen. Hierbei ist es wahrscheinlich, daß die Kontinuität der Schalenhaut stets gewahrt wird, die Schalenhaut gehört zum Organismus des Rhizopoden, ist seine Zellmembran und als solche, wenn auch nicht organisiert, so doch organisch und kann durch intussusceptionelles Wachstum sich ausdehnen; anders der kohlen saure Kalk, er steht zum Organismus in keiner näheren Beziehung, ist eine tote anorganische Einlagerungsmasse der Zellhaut und einer Ausdehnung nicht fähig, er muß aufgelöst und entfernt werden, wenn er nicht einer Ausdehnung hinderlich im Wege stehen soll. — Die beiden angeführten Beispiele werden zu dem Nachweis genügen, daß Resorption von kohlen saurem Kalk bei Thalamophorenschalen thatsächlich vorkommt, und dies erscheint mir von fundamentaler Wichtigkeit, denn wir haben somit bei der Erklärung der Schalengestaltung nicht ausschließlich an den Vorgang der Kalkanlagerung zu denken, sondern müssen mit den beiden Faktoren der Apposition und Resorption von Baumaterial rechnen. Eine andere Frage ist allerdings, in welcher Verbreitung Resorptionsvorgänge eine Rolle spielen. Nur selten liegen die Verhältnisse so günstig, wie bei unseren beiden gewählten Beispielen, und im allgemeinen ist große Vorsicht ratsam, ehe man einen Befund als das Produkt einer Kalkresorption

anspricht. Eine diesbezügliche kritische Untersuchung der einzelnen Formen gehört jedoch nicht in den Rahmen unserer Betrachtungen, wo es sich nur darum handelt, die Prinzipien der Schalenbildung darzustellen.

Nur in ganz vereinzelt Fällen wird Kieselsäure in die Cuticulaschale eingelagert. BRADY¹⁾ beobachtete dies bei einer *Miliola*, die vom Challenger aus einer Tiefe von 3950 Faden gehoben wurde. Die Schale derselben besteht aus einer äußerst dünnen homogenen Kiesellamelle. Daß hier an Stelle des kohlen-sauren Kalkes Kiesel getreten ist, beruht vielleicht darauf, daß die in Rede stehende *Miliola* in einer Meerestiefe lebt, wo Kalkschalen keinen Bestand mehr haben. Es ist ja eine bekannte Thatsache, daß in den Bodenablagerungen unterhalb von etwa 2000 Faden die sonst in großen Mengen vorhandenen Kalkbestandteile, besonders Thalamophorenschalen, verschwinden, die in diese Tiefen hinabsinkenden Kalkschalen müssen also wohl infolge der eigenartigen Natur des Wassers in der Tiefsee gelöst werden. Vielleicht ist also die Kieselschale dieser Tiefseemiliola eine Anpassung an die Existenzbedingungen der Tiefsee. Dann ist hier noch der ebenfalls von BRADY²⁾ konstatierte Fall von *Reophax nodulosa* anzuführen, wo das Cement der aus Sandkörnern agglutinierten Schale ein rein kieseliges sein soll. — Interessant ist die aus diesen Befunden hervorgehende Thatsache, daß an Stelle des Kalkes zuweilen Kieselsäure treten kann, immerhin ist es aber nur ein Ersatz des kohlen-sauren Kalkes, dem sonst bei den Thalamophoren die unbestrittene Herrschaft zukommt, die Kieselsäure ist dafür, wie wir später sehen werden, berufen, bei einem anderen Skelettbildungstypus eine herrschende Rolle zu übernehmen.

Außerdem wird noch Eisenoxyd oft in das Schalencement bei agglutinierenden Thalamophoren aufgenommen. Es zeigt sich also, daß der Thalamophorenkörper die Fähigkeit besitzt, verschiedene anorganische Verbindungen dem Meereswasser zu entziehen und zum Aufbau seiner Schalen zu verwenden, nur ist es erwünscht, daß hierüber noch eingehende Untersuchungen angestellt werden.

c) Die Verstärkung der Cuticulaschale durch mechanische Einlagerung von Fremdkörpern.

Außer der Verstärkung der primitiven Cuticulaschale durch

1) BRADY, Challenger-Report, pag. 131.

2) Ebends., pag. 286.

chemische Einlagerung besitzen die Thalamophoren auch die Fähigkeit, geformte Bestandteile aufzunehmen und ihrer Schale einzufügen. Hierzu können alle die Partikel benutzt werden, die den Boden zusammensetzen, auf welchem die betreffenden Protisten gerade leben, vorausgesetzt, daß sie zur Körpergröße der letzteren in einem brauchbaren Verhältnis stehen. Zunächst kommen hier als die verbreitetsten Bodensedimente Schlamm und Sand in Betracht, wonach die sich ihrer als Baumaterial bedienenden Thalamophoren auch als Sandschaler bezeichnet werden, außerdem werden noch Skelette und Skelettelemente anderer Organismen, wie sie sich gerade in der Bodenablagerung vorfinden, verbraucht. Diese Methode des An- und Einklebens von Fremdkörpern in die Schalenwand wird einmal für sich alleine zur Verstärkung der Cuticulaschale gebraucht, dann aber auch bei einer großen Anzahl von Geschlechtern und Arten mit der Kalkeinlagerung kombiniert. Wir werden im Folgenden zunächst diejenigen Schalenbauten betrachten, die ausschließlich aus zusammengeklebten Fremdkörpern bestehen, um uns dann in einem folgenden Abschnitt mit denjenigen Typen zu beschäftigen, welche die Agglutination von Fremdkörpern mit der Einlagerung von kohlen saurem Kalk vereinigen, und zu sehen, welche Schlüsse sich aus denselben in bezug auf das Verhältnis der Kalkschaler zu den Sandschalern ziehen lassen. —

Die Agglutination von Fremdkörpern behufs Schalenbaues ¹⁾ steht in nächster Beziehung zu einer Grundfunktion des lebenden Protoplasma, und zwar zur Nahrungsaufnahme. Der Gehäusebau läßt sich unmittelbar von der Nahrungsaufnahme ableiten und, wenn es erlaubt ist, sich auf dem Gebiete der Physiologie des Gleichnisses eines Stammbaumes zu bedienen, kann man die Funktion des Gehäusebaues als einen Seitenzweig betrachten, der aus dem Hauptstamme des Stoffwechsels, den Funktionen der Nahrungsaufnahme und der Exkretion, hervorstößt. — Bei unseren Rhizopoden wird die Nahrung vermutlich in zweierlei Form aufgenommen, einmal gelöst aus dem umgebenden Medium und dann in Gestalt von festen Körpern. Während man die erstere Art der Nahrungsaufnahme mit der Einlagerung von kohlen saurem Kalk in Beziehung bringen kann,

1) Vergl. hierzu auch die Abschnitte über Nahrungsaufnahme und Gehäusebau bei VERWORN, Psycho-physiologische Protistenstudien, Jena 1889, S. 146—154.

muß man den Aufbau der Schalenwand aus Fremdkörpern von der letztgenannten Ernährungsweise ableiten. In beiden Fällen sind es zugleich mit der Nahrung aufgenommene unbrauchbare Bestandteile, die gewöhnlich als Exkrete wieder ausgeschieden werden; unsere Rhizopoden haben sich jedoch diese Exkrete zu Nutzen gemacht, indem sie dieselben als brauchbare Sekrete zum Schalenbau verwenden. In vielen Fällen lassen sich die der Schale eingefügten Körper direkt als die unverdaulichen Überreste einer stattgehabten Mahlzeit bezeichnen, so fand, um nur ein Beispiel anzuführen, MÖBIUS ¹⁾ bei *Haliphysema Tumanowiczii* Bow. „zwischen den Nadeln des Köpfchens einzellige Algen, kleine Zellengruppen mehrzelliger Algen, Gliedmaßen von Copepoden und andere organische Dinge, die ohne Zweifel als Nahrungsbeute festgehalten wurden“. Es ist auch nicht unwahrscheinlich, daß die so häufig zum Schalenbau verwandten Protistenschalen teilweise noch mit dem lebenden Organismus erbeutet werden und auf diese Weise sowohl zur Ernährung wie zum Schalenbau dienen, meist werden sie allerdings wohl schon im abgestorbenen und leeren Zustande dem Bodensediment entnommen werden. Es ist bekannt, daß von verschiedenen Amöben zugleich mit der Nahrung Sand und Schlamm des Bodens, über den diese Protisten hinkriechen, aufgenommen wird; besonders ausgeprägt zeigt ein solches Verhalten *Pelomyxa*, deren Sarcodel Leib häufig von Sandkörnern ganz erfüllt ist (Fig. 32). Diese Befunde sind von großem Interesse, denn sie lehren uns die Genese des Schalenbaues der agglutinierenden Rhizopoden verstehen. Ebenso wie ein kompliziertes Organ nie unvermittelt auftritt, sondern durch Funktionswechsel aus einem einfacheren entsteht, ist auch bei unseren Thalamophoren die höhere Funktion des Gehäusebaues aus der primitiven Grundfunktion der Ernährung hervorgegangen. Es leuchtet dies sofort ein, wenn man den Verlauf des Gehäusebaues bei einer einfachen Form von Anfang bis zu Ende verfolgt.

Wir wählen hierzu *Diffugia urceolata* CARTER, bei welcher dieser Vorgang von VERWORN ²⁾ mit der wünschenswertesten Genauigkeit beobachtet wurde. Derselbe brachte mehrere der Versuchsorganismen in ein Uhrschälchen, als Baumaterial stellte er ihnen

1) MÖBIUS, Foraminifera von Mauritius, S. 73.

2) VERWORN, Biologische Protisten-Studien. Zeitsch. f. w. Zool., 1888, Bd. XLVI, S. 455—470, u. Taf. XXXII.

fein pulverisiertes farbiges Glas zur Verfügung. Die Protisten krochen zwischen dem Glaspulver umher, welches die Stelle des Sandes vertrat und den Vorteil bot, daß es sich leicht von dem bereits früher von den Difflugien aufgenommenen und verarbeiteten Sande unterscheiden ließ. Nach und nach wurde eine ganze Menge dieser Glassplitter von den ausgestreckten Pseudopodien erfaßt und in das Körperinnere befördert, also gefressen; präparierte man von einer solchen Diffugia eine Schalenhälfte ab, so konnte man sich leicht von der Anwesenheit der Glaskörper im Sarcodkörper überzeugen (Fig. 33 a). Nach einiger Zeit schreitet die Diffugia zur Vermehrung durch Zweiteilung. Die Pseudopodien werden eingezogen, und statt ihrer quillt aus der Pylomöffnung das Protoplasma wulstförmig hervor. Die herausgedrungene Protoplasmapartie schwillt mehr und mehr an, bis sie endlich Größe und Form der Mutterschale erreicht hat, zu gleicher Zeit setzt sich auch der Klumpen der aufgenommenen Glaskörper in Bewegung, strömt durch das Pylom hindurch nach außen (Fig. 33 b) und verteilt sich endlich an der Oberfläche des hervorgeprägten Protoplasmakörpers. Durch die jedenfalls gleichzeitig stattfindende Bildung der Schalenhaut werden dann die Sandpartikel zu einer einheitlichen Schale verbunden (Fig. 33 c), mit der nach vollendeter Teilung die eine Teilhälfte als selbständige Diffugie davonkriecht.

Die Substanz der Schalenhaut, in welche die Fremdkörper eingekittet werden, spielt bei den agglutinierenden Geschlechtern die Rolle eines die letzteren zusammenhaltenden Cementes. Wenn die Schalenhaut reich mit kalkigen Bestandteilen besetzt ist, läßt sie sich leicht demonstrieren. Dies zeigt das auf Fig. 34 dargestellte Stammstück einer Haliphysema, bei demselben ist das aus kohlen-saurem Kalk bestehende Baumaterial durch Essigsäure gelöst, und die Schalenhaut tritt als ein weiter Schlauch zu Tage, an welchem nur noch die kieseligen Teile erhalten sind. Bei einigen Formen wird zuweilen die Incrustierung mit Fremdkörpern sehr mangelhaft (*Diffugia spiralis*), ja kann manchmal ganz fehlen, so daß auch hier die primitive Cuticulaschale wieder sichtbar wird, ebenso wie uns verschiedene chitinschalige Süßwasserformen, bei denen gelegentlich vereinzelte Fremdkörper an der Schale angeklebt getroffen werden, die nahen Beziehungen zwischen der primitiven Chitinschale und den Sandschalen vor Augen führen.

Die Natur des Materiales, welches zum Schalenbau verwandt

wird, muß sich, wie begreiflich, nach dem Boden richten, auf welchem die Protisten leben, da dieselben ja nur das Material sich aneignen können, welches ihnen gerade zur Verfügung steht. Im Süßwasser ist dies meist Quarzsand, dem oft Diatomeenschalen beigemischt sind (Fig. 33 b und c die ältere Schale), größere Abwechslung bietet das Meer, wo außer den schlammigen und sandigen Sedimenten besonders noch die protistogenen Ablagerungen, wie Globigerinen-, Radiolarien- und Diatomeenschlamm, in Betracht kommen. Infolgedessen kann ein und dieselbe Form an verschiedenen Lokalitäten einen ganz verschiedenen Habitus zur Schau tragen, und man könnte auf derartige Vorkommnisse das Sprichwort anwenden „Kleider machen Leute“. Als Beispiel hierfür möge *Reophax scorpiurus* MONTFORT dienen. Das bei 35 a dargestellte Individuum dieser Art hat auf sandigem Boden gelebt, hat daher eine sandige Schale, das Exemplar von 35 b setzt seine Schale aus den Kalkschalen kleinerer Thalamophoren zusammen, 35 c hat seine Schale mit Spongiennadeln beklebt, während endlich das Individuum von 35 d zwischen Korallenriffen der Tropen lebte und seine Schale daher aus dem hier vorhandenen groben Kalkdetritus aufbaut.

Wir sehen also, daß die Rhizopoden dasjenige Material nehmen, welches sich ihnen gerade darbietet, gleichwohl können wir aber eine gewisse Auswahl beobachten insofern, als die einen Formen mit grobem Material arbeiten, die anderen jedoch stets nur feines und feinstes Material verwenden. Dies ruft die Vermutung wach, daß hier, auf der niedersten Stufe der Organisation, schon ein mehr oder weniger intellektuelles und instinktives Handeln vorliegt. Einer solchen Vermutung wurde auch schon von verschiedenen Forschern Ausdruck gegeben, bis neuerdings VERWORN¹⁾ entschieden gegen dieselbe Stellung nahm, und, wie mir scheint, mit Recht. Daß die einen Formen nur feines Material verwenden, ist nach VERWORN einfach darin begründet, daß dieselben nur kleine Partikel mit ihren Pseudopodien festzuhalten und aufzunehmen vermögen, andere Arten sind dagegen, vermutlich wegen der größeren Klebrigkeit und Zähigkeit ihres Protoplasmas, imstande, größere Körper zu ergreifen und der Schale einzufügen. Daß im letzteren Falle eine instinktive Vorliebe für grobes Material nicht vorliegt, geht daraus her-

1) VERWORN, Psycho-physiologische Protisten-Studien, S. 151—154.

vor, daß fast stets neben den großen Bausteinen auch kleinere in allen Abstufungen an der Schale vorhanden sind. Natürlich wird auch zuweilen der Fall eintreten, daß an einer Lokalität nur grober Sand oder größere Protistenschalen vorhanden sind, woraus es sich auch sehr einfach erklärt, daß hin und wieder Schalen vorkommen, bei denen ausschließlich größere Partikel verwendet sind. Vereinzelte Vorkommnisse giebt es allerdings, die der Erklärung größere Schwierigkeiten machen. Hierher gehört z. B. *Technitella legumen* NORMAN, deren Schale sich dadurch auszeichnet, daß sie aus zwei Mantelhüllen besteht, die aus verschiedenen Materialien hergestellt sind und sich scharf von einander absetzen, und zwar einer inneren Hülle aus feinen Spongiennadeln, die von einer äußeren aus grobem Sand überdeckt wird (Fig. 36 a und b). Es sind also hier zwei gänzlich verschiedene Schalen an demselben Individuum vereinigt. Die einfachste Erklärung hierfür wäre die, daß eine solche Form während der Entwicklung ihrer Schale eine Wanderung von einem Spongiensediment auf sandigen Boden vorgenommen hätte, diese Annahme ist aber einmal deshalb unzulässig, weil es nicht wahrscheinlich ist, daß so verschiedene Bodenablagerungen so unvermittelt nebeneinander liegen, wie es nach der scharfen Scheidung zwischen dem Schwamm- und dem Sandmantel der Fall sein müßte, und dann wäre es unverständlich, warum die Spongiennadeln stets die innere, der Sand stets die äußere Schicht der Schalenwand bildet, und nie umgekehrt¹⁾, wonach also die Rhizopoden nur von dem Schwamm-sediment auf den Sand, nie aber in entgegengesetztem Sinne gewandert sein müßten. Es muß also wohl der Boden aus Sand bestanden haben, dem Spongiennadeln beigemischt waren, und es bleibt nichts anderes übrig, als anzunehmen, daß *Technitella* tatsächlich eine Sortierung des Materiales vorzunehmen imstande ist; dies ist jedoch immer noch kein Grund, eine intellektuelle Handlungsweise des Rhizopoden vorauszusetzen, sondern die Verhältnisse liegen vermutlich derart, daß nur die leichten und dünnen Schwammnadeln von der Sarcodeströmung durch das Pylom der Schale hindurch bis in das Innere geführt und dort von innen angesetzt werden konnten, bei den groben und vielleicht auch für den Transport ungeschickten Sandkörnern wird dies nicht gegangen sein, und sie konnten daher nur von der extrakortikalen Plasma-lage von außen angeklebt werden.

1) BRADY, Challenger-Report, p. 247.

Auch BRADY ist der Meinung, daß die Sandschicht nur von außen angeklebt sein könne: „That in all such cases the material is selected and incorporated by the sarcode enveloping the test, there can, I think, be no doubt“ (loc. cit.). Er vergleicht dieselbe mit der Sandhülle, mit welcher sich einige Kalkschalen nachträglich umgeben: „but it is an interesting fact in connection with the tendency exhibited by some other Foraminifera, notably *Truncatulina lobatula*“ (Fig. 41, 41 a), „to protect themselves under certain circumstances with a covering of sand“ (loc. cit.). Nachträglich muß bei *Truncatulina* die Sandhülle deshalb gebildet worden sein, weil die Kalkschalen, wie wir oben sahen, stets nur durch Dickenwachstum nach außen hin zunehmen; eine Kalkschale muß daher mit ihrer Ausbildung fertig sein, ehe die Anlagerung einer Sandkruste beginnen kann. Anders ist es bei den echten Sandschalern, bei denen, wie wir gleich sehen werden, sowohl nach außen wie nach innen gerichtetes Dickenwachstum der Schalenwand vorkommt. So wachsen bei *Technitella legumen* die beiden Schichten der Schale gleichzeitig, die eine nach innen, die andere nach außen, nur unter dieser Annahme erscheint mir wenigstens der merkwürdige Schalenbau dieser Spezies verständlich.

Die Beschaffenheit des Materiales übt einen bedeutenden Einfluß auf die Schalengestaltung aus. Formen, die sich groben Baumateriales bedienen, können ihre Bauten auch nur grob und unregelmäßig ausführen (Fig. 35 d), während feiner Sand und Schlamm sich beliebig formen läßt und eine Feinheit und Exaktheit in der Ausführung zuläßt, die hinter den Kalkschalen nicht zurücksteht (Fig. 37, 269). Höher entwickelte Formen mit komplizierter Schale können daher auch nur solche sein, deren Protoplasmakörper nur feines Material zum Schalenbau aufnimmt, während die primitiven Gestalten noch alles Material, welches sich ihnen darbietet, unterschiedlos verwenden können. Wie gewöhnlich, so geht auch hier mit der Weiterentwicklung eine Spezialisierung Hand in Hand; der morphologische Fortschritt der Sandschalen mußte begleitet resp. überhaupt erst möglich gemacht werden durch eine Veränderung der Thätigkeit der lebenden Sarcodien, welche darin bestand, daß sie grobe Partikel nicht mehr festhielt und aufnahm. Infolgedessen muß natürlich auch die Verbreitung der höher entwickelten Sandschalen eine beschränktere sein, es wäre z. B. nicht denkbar, daß der in Figur 37 dargestellte *Amodiscus* da seine Schale bilden und existieren könnte, wo dies den in den Figuren 35 a—d dargestellten Individuen von *Reophax scorpiurus* möglich war. — Instrukтив ist auch der Vergleich des inneren (Fig. 36 a) und äußeren (Fig. 36 b) Schalenmantels von

Technitella legumen. Der erstere, welcher aus den feinen Spongiennadeln besteht, hat eine regelmäßige Form und glatte Oberfläche, wird jedoch von der Sandkruste überdeckt, die der ganzen Form ein unregelmäßiges und rauhes Äußere verleiht.

Bei den Sandschalen findet neben dem Dickenwachstum der Schalenwand nach außen auch ein solches nach innen statt, und zwar häufig in sehr ausgiebigem Maße, was einen tiefgreifenden Unterschied in der Architektur der Sand- und Kalkschalen bedingt. Das centripetale Dickenwachstum in den Sandschalen findet meist ganz ungleichmäßig statt, es entstehen sekundäre Septen und Auswüchse aller Art nach dem Schalenlumen zu, die ganz unregelmäßig untereinander verwachsen; oft dauert dieser Prozeß anhaltend fort, so daß die älteren Teile einer Schale gänzlich massiv und von Baumaterial erfüllt werden, welches nur von einem Gewirr feiner Kanäle durchsetzt wird (Fig. 38). Dieser Ansatz des Baumaterials von innen bekundet die nahe Verwandtschaft des Schalenbaues mit der Nahrungsaufnahme. Die Aufnahme von Sand und Schlamm durch die Pseudopodien und der Transport und Ansatz des Materiales nach innen dauert mechanisch fort, obgleich hierdurch ganz unzweckmäßige Resultate erreicht werden, indem sich der Rhizopode seine eigenen Wohnräume verbaut und sein Gehäuse unnütz beschwert. Ebenso, wie wir oben sahen, daß die Auswahl des Materiales ein rein mechanischer Vorgang ist, sehen wir dies hier auch inbezug auf die Verwertung desselben beim Schalenbau: würde der letztere durch eine intellektuelle Handlungsweise geleitet, so würden solche Unzweckmäßigkeiten nicht vorkommen. — Zuweilen findet das Dickenwachstum nur nach innen oder nur nach außen statt, man kann dies wenigstens erschließen, wenn man Folgendes in Erwägung zieht. Zuerst wird die Form der Schale durch die primitive Schalenhaut regelmäßig angelegt; wird nun das aufgenommene Fremdkörpermaterial nur nach innen mehr oder weniger unregelmäßig angesetzt, so wird die regelmäßige Form außen gewahrt bleiben (Fig. 38); wird umgekehrt das Material nur außen angeklebt, so bleibt die ursprünglich angelegte Form innen erhalten (Fig. 39). Wodurch ein solches einseitiges Dickenwachstum bedingt wird, müssen wir allerdings dahingestellt sein lassen; die Formen, aus deren einfacher Betrachtung man auf einen einseitigen Wachstumsmodus schließen kann, sind auch nicht häufig, und man wird es als Regel hinstellen können, daß bei den agglutinierenden Thalamophoren der Ansatz von Bau-

material sowohl nach innen wie nach außen stattfindet, centripetales und centrifugales Dickenwachstum kombiniert auftritt.

d) Die Beziehungen zwischen den agglutinierenden und kalkschaligen Geschlechtern.

Daß Beziehungen, und zwar sehr nahe Beziehungen zwischen den agglutinierenden und den kalkschaligen Thalamophoren bestehen, ergibt sich aus zwei Reihen von Thatsachen, und zwar 1. aus der Gestalt der Schale und 2. aus der Struktur der Schale.

Inbezug auf die Gestalt der Schale zeigen eine große Reihe agglutinierender Formen die größte Übereinstimmung mit vielen kalkschaligen Typen. Die entsprechenden Formen der sandigen und der kalkigen Reihe gleichen einander vollständig, und nur in dem verschiedenen Baumaterial, dessen sich dieselben bedienen, ist ein Unterschied begründet. Dies mag die folgende Gegenüberstellung solcher isomorpher Formen, wie sie NEUMAYR in seinen „Stämmen des Tierreichs“¹⁾ giebt, erläutern:

Sandige Reihe.

Kalkige Reihe.

Ammodiscus (Fig. 37)	Spirillina, Cornuspira (Fig. 261)
Webbina	Nubecularia
Nodosinella	Nodosaria
Rheophax, Haplostiche	Nodosaria, Dentalina, Lagena
Haplophragmium, Trochammina, Endothyra	} (Marginulina, Christellaria, Nonionina, Sphaeroidina, Globigerina, Rotalia
Cystammina	

Aber auch was die Struktur der Schale anbetrifft, stehen sich sandige und kalkige Thalamophoren nicht schroff gegenüber, sondern in vielen Fällen läßt sich im Gegenteil ein ganz allmählicher Übergang von der agglutinierenden zur kalkigen Bauart nachweisen. In erster Linie gilt dies für die Familie der Textulariden: „The minute structure of the test in the Textularidae displays greater variety than in almost any other group of Foraminifera of similar extent. In some species the shell-wall is thin, calcareous, transparent, and perforate, whilst in others it is coarsely arenaceous, and rough

1) S. 166—167.

externally; and, between these extremes, almost every variety of texture may be met with“¹⁾ (vergl. Fig. 40). Daher ist es vollständig unmöglich, eine Grenze zwischen sandigen und kalkigen Textilariden zu ziehen, und man pflegt infolgedessen, was auch BRADY in seinem Challenger-Werke thut, hier eine Trennung zu unterlassen und sandige sowohl wie kalkige Formen mit den zahlreichen Übergängen in derselben Familie zu vereinigen. Bei allen übrigen Thalamophoren trennt man dagegen die agglutinierenden Formen von den kalkigen und vereinigt sie sämtlich in einer Familie der Lituoliden; um der Übereinstimmung in der Schalen-gestalt Rechnung zu tragen, spricht man dann, wie erwähnt, von den kalkschaligen Geschlechtern isomorphen Formen. Ob dies Verfahren berechtigt ist, ist freilich eine andere Frage, denn eine nähere Betrachtung der Verhältnisse lehrt, daß auch hier Übergänge zwischen agglutinierender und kalkiger Bauart vorhanden sind. Besonders bei Milioliden zeigt sich die Tendenz, Sand von außen an die Kalkschale anzukleben, oft nur vereinzelte Körner, zuweilen jedoch in solcher Menge, daß man von außen nicht unterscheiden kann, ob man es mit einer kalkigen oder rein sandigen Schale zu thun hat (*Nubecularia lucifuga*, *Miliolina agglutinans*, *Miliolina crassatina*, *Miliolina triquetra*, *Planispirina celata*). Aus einem Querschliff durch die Schale geht dann hervor, daß die Wand derselben zu einem großen Teil sandig ist und nur noch an der Innenseite eine Kalkschicht aufweist, welche die Höhlungen der Kammern auskleidet und häufig so dünn ist, daß sie der bedeckenden Sandschicht gegenüber ganz in den Hintergrund tritt²⁾. Nur durch diese dünne Kalkauskleidung sind derartige Milioliden von den miliolidiformen Lituoliden unterschieden, ein Unterschied, der wohl eine praktischen Zwecken dienende systematische Trennung ermöglicht (weshalb auch die gebräuchliche Trennung nicht zu verwerfen ist), keineswegs aber gegen einen nahen genetischen Zusammenhang spricht. Bei den übrigen Thalamophoren, besonders der großen Mehrzahl der perforaten Typen, scheinen auf den ersten Blick auffallenderweise Übergänge in der Schalenstruktur zu fehlen und sich die isomorphen Formen der sandigen und kalkigen Reihe unvermittelt gegenüberzustehen; betrachten wir hingegen die Thalamophorenfauna der älteren geologischen Formationen, so sehen wir, daß diese Trennung zwar in der Jetzt-

1) BRADY, Challenger-Report, pag. 355.

2) Ebendas. p. 131.

zeit besteht, früher aber ein ebenso naher Zusammenhang vorhanden war, wie dies heute noch bei den Textilarien und Milioliden der Fall ist. So verknüpft die Gattung *Nodosinella* in der Steinkohlenformation mit ihrer zwischen sandiger und kalkiger Bauart schwankenden Schale die sandschalige Formengruppe *Rheophax* mit *Nodosaria* und *Dentalina*, und ebenfalls im Carbon bildet *Endothyra* die Brücke von den Lituoliden zu den Rotaliden, *Polystomelliden* und *Globigeriniden*. Mit *Endothyra* nahe verwandt ist *Fusulinella*, die den Übergang zu den kalkschaligen *Fusuliniden* bildet.

Wir sehen also, daß sowohl die Form als auch die Struktur der Schale auf den unmittelbaren genetischen Zusammenhang der agglutinierenden und kalkschaligen *Thalamophoren* hinweist. Die nächste Frage, die uns nun entgegentritt, ist die, welcher Art dieser Zusammenhang ist, d. h. welche von den beiden Gruppen wir als die ältere zu betrachten haben. Hier scheint uns NEUMAYR das Richtige getroffen zu haben, welcher diese Frage in der neuesten Zeit in ebenso klarer wie umsichtiger Weise behandelt und meiner Ansicht nach auch gelöst hat¹⁾. Nach NEUMAYR sind die sandigen *Thalamophoren* die älteren²⁾, aus dem zusammenhängenden Formenkomplex der Sandschaler haben sich dann die Kalkschaler entwickelt, ihr Ursprung ist jedoch kein einheitlicher, sondern an mehreren Stellen hat ein Übergang von der agglutinierenden zur kalkigen Bauart stattgefunden.

Die Richtigkeit dieser Auffassung der Verwandtschaftsverhältnisse unter den *Thalamophoren* ergibt sich 1. aus der vergleichend-morphologischen Betrachtung der Formen und 2. aus den paläontologischen Befunden.

Ausschließlich agglutinierend sind die primitivsten Formen, ausschließlich kalkig die kompliziertesten, während die in der Mitte stehenden

1) M. NEUMAYR, Die natürlichen Verwandtschaftsverhältnisse der schalentragenden Foraminiferen. Sitzungsber. d. Wiener Akad. 1887, Bd. XCV, Abt. I, S. 156—186, und M. NEUMAYR, Die Stämme des Tierreiches, Wien, 1889.

2) Die Vermutung, daß die sandschaligen *Thalamophoren* älter sind als die kalkschaligen, spricht schon W. B. CARPENTER aus (*Biological Results of a Cruise in H. M. S. „Valorous“*. — *Foraminifera*. Proc. Roy. Soc. London, 1877, vol. XXV, pag. 227.

Tabelle der natürlichen Verwandtschaftsverhältnisse unter den Thalamophoren nach NEUMAYR¹⁾.

Irregulär aggluti- nierende Entwicke- lungsstufe	Astrorhiziden			
Regulär aggluti- nierende Entwicke- lungsstufe.	A. Cornuspiriden- Typus Ammodiscus. Silicina. Agathammina.	B. Textilariden- Typus. Agglutinierende Textilariden.	C. Lituoliden- Typus. Lituola im weite- sten Sinne (Ha- plophragmium, Haplostiche, Rheophax u. s. w.). Trochammina. Endothyra. Stacheia. Nodosinella. u. s. w.	D. Fusuliniden- Typus. Fusulinella p. p. Agglutinierende Formen. (Ver- mutlich an En- dothyra an- schließend.)
Kalkige Entwicke- lungsstufe.	(Perforat und im- perforat.) 1. Imperforate Reihe. a) Cornuspiriden. Cornuspira. b) Milioliden. Ophthalmi- dium. Planispirina. Spiroloculina. Biloculina. Triloculina. Quinquelocu- lina. c) Peneropliden. Hauerina. Vertebralina. Peneroplis. Orbiculina. Orbitolites. ? d) Alveolinen. 2. Perforate Reihe. Spirilliniden. Spirillina. Involutina. Problematina.	(Perforat.) Kalkschalige Textilariden. ? Chilostomellen?	(Perforat.) 1. Nodosarien- Reihe. Nodosariden (La- geniden). Nodosaria. Lagena. Dentalina. Fronicularia. Cristellaria. Marginulina. Polymorphina. Uvigerina. 2. Endothyren- Reihe. a) Zweigreihe der Polystomelliden. Nonionina. Polystomella. b) Zweigreihe der Globigeriniden. Sphaeroidina. Globigerina. Pullenia. Orbulina. c) Zweigreihe der Rotaliden.	(Perforat und im- perforat.) 1. Imperforate Reihe. Fusulinella. 2. Perforate Reihe. Fusulina. Hemifusulina. Schwagerina.

1) NEUMAYR, Stämme des Tierreichs, S. 198.

		aa) Rotaliden. Cymbalopora. Discorbina. Planorbulina. Truncatulina. Pulvinulina. Rotalia. Calcarina. Amphistegina. Tinoporus. Carpenteria ?
		bb) Cycloclypeiden. Cycloclypeus Orbitoides.
		?
		Nummulitiden. Operculina. Nummulites.

Formen sowohl in sandiger als auch in kalkiger Bauart vertreten sind (isomorphe Formen) und zwischen sich, wie oben gezeigt wurde, allmähliche Übergänge von der einen zur anderen Bauart aufweisen. Die Formentypen der sandigen Reihe unterscheiden sich jedoch von den entsprechenden Formen der kalkigen Reihe dadurch, daß sie entsprechend ihrer niederen Stellung auch weniger differenziert sind, Differentialcharaktere sind weniger ausgeprägt, und der Zusammenhang der Formen ist demgemäß ein größerer als bei den Kalkschalern. Die gesamten morphologischen Verhältnisse weisen darauf hin, daß die Entwicklung der Thalamophoren von den primitiven Sandschalern ihren Ausgang genommen hat, und zwar von den irregulären Astrorhiziden. Von hier aus ging die Entwicklung nach verschiedenen Richtungen hin auseinander. In demselben Maße, als sich aus dem zusammenhängenden Wüste der irregulären Sandschaler bestimmte Formtypen herausdifferenzierten, wurden die Entwicklungsrichtungen immer bestimmter, immer schärfer voneinander unterschieden, und noch mehr gesteigert wurde dieser Differenzierungsprozeß, als in den einzelnen Stämmen der Umschwung von der agglutinierenden zur kalkigen Bauart stattfand. Auf dieser Übergangszone liegen die sandigen und kalkigen isomorphen Formen. Ihren Höhenpunkt erreicht die Entwicklung endlich in den kompliziertesten Formen der verschiedenen Typen, die ausschließlich der kalkigen Bauart angehören und keine isomorphen Vorläufer mehr unter den Sandschalern besitzen. Der Stammbaum der Thalamophoren mit verstärkter Cuticulaschale besteht demnach aus einigen (nach NEUMAYR 4) Haupt-

stämmen, die nur tief unten an der Wurzel, bei den irregulären Astrothiziden, zusammenhängen und immer mehr divergieren, je mehr in ihnen die Entwicklung eines bestimmten Formtypus fortschreitet. Am weitesten sind die äußersten Spitzen des strauchförmigen Stammbaumes, welche von den kompliziertesten Kalkschalern eingenommen werden, voneinander entfernt. (Vergl. hierzu die vorstehende Tabelle NEUMAYR's.)

Diese vergleichend-morphologischen Resultate werden bestätigt durch die paläontologischen Ergebnisse. Diese lassen uns allerdings, wie bei den meisten anderen Organismengruppen, so auch hier im Stich, wo es sich um das erste Auftreten und die frühesten phylogenetischen Entwicklungsvorgänge handelt, denn die älteste Thalamophorenfauna, welche uns in gutem Zustande überliefert ist, gehört dem Kohlenkalke an, und in ihr treten uns bereits die hauptsächlichsten Typen in scharfer Differenzierung und großem Formenreichtum entgegen. Vergleichen wir jedoch diese Fauna der Kohlenformation mit den Thalamophorenfaunen der jüngeren Ablagerungen, so können wir konstatieren, daß die Sandschaler, hier noch in großer Menge vorhanden, später den kalkigen Geschlechtern gegenüber immer mehr zurücktreten. So überwiegen in der Kohlenformation die sandschaligen Typen noch die kalkschaligen, im Lias ist die Zahl der Kalkschaler schon doppelt so groß, wie die der Sandschaler und im Tertiär übertreffen die ersteren die letzteren um das Drei- bis Vierfache. Es sind dies Befunde, aus denen klar hervorgeht, daß die Sandschaler als die ältesten Thalamophoren früher noch stark vertreten waren und erst während des Verlaufes der paläontologischen Entwicklung von den jüngeren Kalkschalern mehr und mehr zurückgedrängt wurden. Auch wurde oben bereits erwähnt, daß früher noch viele Übergänge zwischen der agglutinierenden und kalkigen Bauart existierten, die heute fehlen (Agathammina, Nodosinella, Endothyra, Fusulinella der Kohlenformation), und daß nur bei einigen Typen, den Textilariden und Milioliden, die Trennung zwischen sandiger und kalkiger Entwicklungsstufe auch heute noch nicht endgiltig vollzogen ist. — Aus der morphologischen Betrachtung sahen wir, daß die Sandschaler primitiver sind als die Kalkschaler, die Paläontologie lehrt uns, daß sie auch älter sind als die Kalkschaler.

Die Verwandtschaftsverhältnisse unter den Thalamophoren im einzelnen weiter auszuführen, ist hier nicht der Ort, denn einmal haben wir in der vorliegenden Arbeit nur die Aufgabe, die Prin-

zipien des Schalenbaues festzustellen, und dann wird der Versuch, bei den formschwankenden Thalamophoren einen Stammbaum zu konstruieren, immer problematischer, je mehr man sich in Einzelheiten verliert. In ihren Hauptzügen scheinen sich die Verwandtschaftsverhältnisse der Thalamophoren, wie aus diesen Zeilen hoffentlich hervorgeht, mit einiger Sicherheit eruieren zu lassen, die Beziehungen der enger begrenzten Gruppen zu einander festzustellen ist jedoch ein Unternehmen, welches durch die weiten Variationsgrenzen dieser Rhizopoden und die überaus zahlreichen Analogiebildungen und Konvergenzerscheinungen nahezu unmöglich gemacht wird. Wer sich näher über die Phylogenie der Thalamophoren zu unterrichten wünscht, ist auf NEUMAYR'S „Stämme des Tierreichs“ zu verweisen, in welcher dieser der Wissenschaft leider so früh durch den Tod entrissene Autor eine treffliche Schilderung dieser Rhizopodenabteilung entwirft, wie sich dieselbe dem augenblicklichen Stande unserer Erkenntnis darstellt. Zur allgemeinen Orientierung wird die vorstehende Tabelle NEUMAYR'S hinreichen. Auf der irregulär agglutinierenden Entwicklungsstufe, in dem Formenkomplexe der Astrorhiziden, ist eine Differenzierung in bestimmte Entwicklungsrichtungen noch nicht erkennbar. Von hier aus beginnen sich dann allmählich 4 divergente Entwicklungsrichtungen herauszubilden, jeder derselben liegt ein spezifischer Formtypus zu Grunde, der auf der regulär agglutinierenden Entwicklungsstufe angelegt und auf der kalkigen Entwicklungsstufe weiter ausgeführt wird. Der erste dieser 4 Typen ist der *Cornuspiriden-Typus* (A) (Fig. 37, 261—265). Der Anfangsteil desselben spaltet sich da, wo er von der sandigen zur kalkigen Entwicklungsstufe übergeht, dichotomisch, der eine der beiden Zweige nimmt imperforate, der andere perforate Schalenstruktur an. Der erstere erlangt die stärkste Entwicklung, ihm gehört eine große Menge von Formen an, die eine kontinuierliche Reihe bilden von der einfachsten *Cornuspira* bis zu dem hochkomplizierten *Orbitolites*. Diese Formenreihe läßt sich in 3 Hauptgruppen, die *Cornuspiriden*, *Milioliden* und *Peneropliden*, einteilen, woran sich vielleicht noch die in ihrer Stellung zweifelhaften *Alveolinen* anschließen lassen. Dem perforaten Zweige gehören nur wenige einfache Formen an. Der *Textilariden-Typus* (Fig. 269, 40), durch zwei- bis mehrreihige Anordnung der Kammern ausgezeichnet, setzt sich von der sandigen Entwicklungsstufe aus nur auf kalkig perforate Formen fort. Der differenzierteste und formenreichste der 4 Hauptstämme ist der *Lituolidentypus* (Fig. 251—260, 16, 24, 26—28, 35, 36, 38, 41, 222,

232, 240—242, 245, 268, 272, 273, 279, 280), bei welchem schon auf der agglutinierenden Entwicklungsstufe eine Spaltung in zwei Seitenzweige stattfindet. Dereine derselben beginnt mit der sandigen *Nodosinella*, an die sich die *Nodosarienreihe* der kalkigen Entwicklungsrichtung anschließt ihr gehören die *Nodosariden* (*Nodosaria*, *Laena*, *Cristellaria* etc.) an. Die Stammform des anderen größeren Zweiges, der *Endothyrenreihe*, ist *Endothyra*. Beim Übergang zur kalkigen Entwicklungsstufe geht dieselbe in 3 verschiedene Zweigreihen, nämlich die *Polystomelliden*, *Globigeriniden* und *Rotaliden* über. Völlig zweifelhaft ist die Stellung der *Nummulitiden*, die sich vielleicht noch am ehesten dem *Lituolidentypus* anschließen, als Parallelförmigen zu *Orbitolites* des *Cornuspiridentypus*. Der *Lituolidentypus* ist auf der kalkigen Entwicklungsstufe durchweg perforat. Der 4. Hauptstamm ist der *Fusulinidentypus*, der eine kleine Formen-Gruppe repräsentiert, die ausschließlich auf das paläozoische Zeitalter beschränkt ist. Die sandige *Fusulinella* zweigt sich wahrscheinlich von *Endothyra* ab und läßt aus sich beim Übergang zur kalkigen Bauart eine imperforate und eine perforate Zweigreihe hervorgehen.

Dies NEUMAYR'sche Thalamophorensystem ist unserer Ansicht nach der gelungenste Versuch, welcher bisher auf diesem für eine Klassifikation so schwierigen Gebiete unternommen wurde. Sein Hauptvorteil beruht besonders darauf, daß es nicht, wie es bei den älteren Systemen fast durchgehend der Fall ist, ein Merkmal, wie die sandige und kalkige oder die undurchbohrte und durchbohrte Beschaffenheit der Schale, einseitig betont, sondern den Thatsachen allseitig Rechnung trägt. Daher kommt es auch, daß es Widersprüche, die aus einer solchen einseitigen Betrachtungsweise entspringen, auflöst, meiner Ansicht nach der beste Beweis dafür, daß es in seinen Grundzügen der Wahrheit, d. h. der natürlichen Verwandtschaft der Thalamophoren entspricht. Wichtig sind in dieser Hinsicht besonders folgende zwei Punkte. Die Bedeutung des Baumaterials der Schale, ob sandig oder kalkig, war von jeher ein vielumstrittenes Problem. Die einen leugneten dieselbe völlig, indem sie auf die zahlreichen Übergänge zwischen den Thalamophoren mit agglutinierender und kalkiger Bauart hinwiesen, mußten jedoch infolgedessen dem Umstande ratlos gegenüberstehen, daß die sandigen Formen einen zusammenhängenden Komplex repräsentieren, während dies bei den Kalkschalern nicht in dem Grade der Fall ist. Die andern Forscher hielten den Unterschied im Schalenmaterial für so wichtig, daß sie die sandigen Formen unter dem Namen der *Lituoliden* völlig

von den kalkigen trennten, ein Verfahren, welches ebenfalls mit den Thatsachen im Widerspruch steht, indem es den zahlreichen isomorphen Formen keine Rechnung trägt, die sandigen Geschlechter von den ihnen entsprechenden kalkschaligen nur deshalb trennt und in die Familie der Lituoliden verweist, weil sie aus anderem Materiale hergestellt sind. Außerdem wird eine derartige künstliche Klassifikation durch die zahlreichen Übergänge zwischen sandiger und kalkiger Bauart Lügen gestraft. NEUMAYR vereinigt in seinem System, welches die zusammenhängende Gruppe der primitiven sandigen Thalamophoren als das Fundament hinstellt, aus welchem sich die Kalkschaler polyphyletisch entwickelt haben, das Richtige beider Auffassungsweisen unter gleichzeitiger Vermeidung ihrer auf Einseitigkeit beruhenden Fehler und der aus denselben entspringenden Widersprüche. Das Gleiche gilt für die Auffassung der Beziehungen zwischen den imperforaten und perforaten Kalkschalen. Von den früheren Autoren wurde meist die Struktur der Schale einseitig betont und ihr eine so fundamentale Bedeutung beigemessen, daß man nach ihr perforate und imperforate Thalamophoren als 2 Hauptgruppen der Kalkschaler scharf trennte und gegenseitige Beziehungen derselben für ausgeschlossen hielt. Hiermit stand die Thatsache im Widerspruch, daß zahlreiche isomorphe Formen mit durchbohrter und undurchbohrter Schalenwand existieren, es hieße der Natur Zwang anthun, wenn man dieselben, wie z. B. *Cornuspira* und *Spirillina* oder *Fusulinella* und *Fusulina*, auseinanderreißen und in zwei ganz verschiedenen Abteilungen unterbringen wollte. Im Gegensatz hierzu sprachen andere Forscher der Schalenstruktur wieder jede Bedeutung ab, ihnen mußte dann aber der Umstand höchst unbequem sein, daß zwischen perforater und imperforater Struktur durchaus keine Übergänge vorkommen, wie dies bei sandigen und kalkigen Schalen so häufig zu beobachten ist. Wie meistens, so war auch hier der Mittelweg der richtige, Imperforate und Perforate sind miteinander verwandt, aber nicht direkt, sondern durch das Bindeglied der sandschaligen Stammformen untereinander verbunden. Im *Cornuspiriden*- und *Fusulinidentypus*, wo perforate und imperforate Kalkschaler nebeneinander vorkommen, hat sich der Stamm der Sandschaler bei seinem Übergang zur kalkigen Bauart gabelig gespalten, nach der einen Richtung hin entwickelte sich eine perforate, nach der anderen Richtung hin eine

imperforate Reihe. Bei den agglutinierenden Stammformen ist die Schalenstruktur noch unentschieden; eine bestimmte Struktur kann sich erst bei den homogenen Kalkschalen entwickeln, und so wird denn auch die Entscheidung zwischen perforater und imperforater Schalenstruktur getroffen, sobald der betreffende Stamm von der agglutinierenden zur kalkigen Entwicklungsstufe übergeht. Ein nachträglicher Übergang der einen Schalenstruktur in die andere scheint dann nicht mehr stattfinden zu können, wenn wir davon absehen, daß auf eine Perforatenschale häufig nach außen solide Kalkschichten abgelagert werden, denn hierbei bleibt ja stets die ursprüngliche perforierte Schale deutlich erhalten.

Fragen wir uns endlich, weshalb sich der Stammbaum der Thalamophoren in der eben angedeuteten Weise entwickeln mußte, so müssen wir uns zunächst bewußt werden, daß in der Aetiologie seiner Entwicklung zwei Faktoren zu unterscheiden sind, und zwar die Ursache der Differenzierung und die Ursache des Materialwechsels.

Wie bei allen übrigen Organismen, so findet auch im Stamme der Thalamophoren, wie wir sehen, eine Differenzierung, eine stetige Weiterentwicklung von niederen Formen zu höheren statt. Dieser Entwicklungsprozeß als solcher, welcher das Emporwachsen des Stammbaumes hervorruft, ist eine Eigenschaft des Lebens, welche sich in dem gesamten Reiche der Organismen wie in den einzelnen, größeren und kleineren Gruppen des natürlichen Systems betätigt. Durch welche treibenden Kräfte diese aufsteigende Entwicklung bedingt wird, ist uns noch ebenso ein ungelöstes Rätsel, wie das ganze Problem des Lebens, von dem diese Frage nur einen Teil bildet.

Eine andere Frage ist die nach der Ursache des Materialwechsels, d. h. weshalb während der phylogenetischen Entwicklung der Thalamophoren ein Umschwung von der agglutinierenden zur kalkigen Bauart stattgefunden hat. Wir sahen, daß dieser Prozeß des Materialwechsels in den 4 Hauptstämmen der Thalamophoren unabhängig auftrat, und dies haben wir als einen Fingerzeig dafür zu nehmen, daß derselbe nicht in der Konstitution des Protoplasma, sondern in den Bedingungen der Außenwelt begründet ist. Beruhte der Materialwechsel direkt auf der spezifischen Lebensthätigkeit der Sarcode, so müßte es ein großer Zufall sein, wenn er in den 4

Stämmen der Thalamophoren, die alle ganz verschieden geartet sind, in derselben Weise wiederkehrte; es wäre nicht einzusehen, weshalb nicht der eine oder andere Stamm sich ruhig agglutinierend fortentwickelt hätte und weshalb bei der Weiterentwicklung regelmäßig ein Übergang von der agglutinierenden zur kalkigen Bauart und nicht auch einmal wieder ein Umschwung in entgegengesetzter Richtung stattfand und weshalb die einfachsten Formen agglutiniert, die kompliziertesten ohne Ausnahme kalkig sind. Ich glaube denn auch annehmen zu dürfen, daß die Ursache des Materialwechsels nicht in der Natur des Organismus selbst, sondern in erster Linie in der Beschaffenheit des Baumaterials, also eines in den Rhizopodenkörper aufgenommenen anorganischen Faktors der Außenwelt begründet ist ¹⁾.

Die agglutinierende Bauart, welche sich zum Schalenbau der mehr oder weniger groben Sandpartikel und sonstiger Fremdkörper bedient, die einfach zusammengeklebt werden, ist eine verhältnismäßig rohe Methode, welche auch nur rohe und einfache Konstruktionen ermöglicht, wie uns jeder Blick auf entsprechende Sandschalen ad oculos demonstriert (Fig. 35 a—d, 36 b etc.). Für die primitiven Formen reicht sie jedoch noch vollständig aus und tritt wahrscheinlich bei ihnen auch deshalb zuerst als Verstärkung der Cuticulaschale auf, weil ihre Entwicklung wegen ihrer nahen Verwandtschaft mit der Grundfunktion der Nahrungsaufnahme, wie wir oben sahen, vermittelt und angebahnt ist. Aber schon bei den Sandschalern können wir verschiedentlich beobachten, wie nur feines Material zum Schalenbau ausgewählt und verwandt wird, und dies besonders bei Formen, deren feinere Ausführung durch grobe Sandpartikel nicht mehr möglich wäre (Fig. 37, 269). Durch solchen feinen Sand und Schlamm, auch zuweilen aus Spongiennadeln, können Bauten hergestellt werden, die an Exaktheit der Ausführung den Kalkschalen kaum nachstehen, immerhin genügen aber solche agglutinierte Schalen nicht allen Ansprüchen, welche die erhöhte Differenzierung des Thalamophorenstammes stellt, denn einmal findet sich feiner Schlamm nicht an allen Lokalitäten, und legt daher den auf ihn angewiesenen Thalamophoren eine unliebsame Beschränkung in der Verbreitung auf, und dann wird agglutiniertes Baumaterial, so fein

1) Kurz berührt habe ich diesen Punkt schon in meinen „Betrachtungen über den Bau der Rhizopodenschalen“, *Biolog. Centralbl.*, Bd. IX, 1889, S. 333—352.

es auch sein mag, doch nicht fein und besonders auch nicht fest genug sein für die kompliziertesten Formverhältnisse. Die Thalamophoren müssen sich also, wollen sie die Vervollkommnung, welche die Fähigkeiten ihrer Sarcode während der phylogenetischen Entwicklung erfahren, am Schalenbau zur Geltung bringen können, nach einem geeigneteren Materiale umsehen, und dies bietet sich ihnen in dem kohlen sauren Kalk. Kalksalze sind im Meerwasser überall gelöst vorhanden und umspülen und durchdringen mit dem letzteren den Sarcodkörper der Thalamophoren, wo sich dieselben im Meere auch befinden mögen. Wo sich das Bedürfnis der Schalenbildung geltend macht, brauchen diese gelösten Kalksalze nur aus dem Wasser niedergeschlagen zu werden, und diese abgeschiedene gleichmäßige Kalkmasse übertrifft das aus einzelnen Partikeln zusammengeklebte Schalenmaterial an Feinheit und Plastizität und Festigkeit bei weitem, das agglutinierte und das Kalkmaterial verhalten sich in diesen beim Schalenbau in Betracht kommenden Eigenschaften etwa zu einander wie Mörtel und auf galvanischem Wege niedergeschlagenes Metall. — Der Übergang von der agglutinierenden Bauart zum kohlen sauren Kalk ist, wie wir oben sahen, in den 4 Hauptstämmen der Thalamophoren, kein plötzlicher und unvermittelter, sondern ein ganz allmählicher, wie aus zahlreichen, teils ausgestorbenen, teils noch lebenden Übergangsformen deutlich hervorgeht (Fig. 40). Bei den primitivsten Sandchalern, also besonders den Astrorhiziden (Fig. 251), werden die Sandkörner ausschließlich durch die Chitinmasse der primären Cuticulaschale zusammengehalten, allmählich werden jedoch daneben noch andere Substanzen als Cement benutzt und zwar besonders der kohlen saure Kalk, durch allmähliche Zunahme desselben unter gleichzeitiger Verringerung der Aufnahme von Sand ist dann der kontinuierliche Übergang zu den reinen Kalkschalern gegeben. Wir sehen, daß sich die phylogenetische Theorie NEUMAYR's und unsere tektonisch-ätiologische in der willkommensten Art und Weise ergänzen und gegenseitig stützen. Während NEUMAYR zeigt, daß aus der vergleichenden Morphologie und Paläontologie hervorgeht, daß die agglutinierenden Thalamophoren die älteren sind, aus denen sich erst später die Kalkschaler entwickelt haben, hoffe ich plausibel gemacht zu haben, weshalb mit der höheren Differenzierung ein Wechsel des Baumaterials Hand in Hand gehen mußte.

Ein weiterer Gesichtspunkt für die Notwendigkeit des Materialwechsels beim Schalenbau ergibt sich uns aus der Überlegung, daß nur den Kalkschalern eine pelagische Lebensweise möglich ist. Die primitiven Sandschaler, deren grobe Bauart sich auch darin ausspricht, daß sie im Durchschnitt größer sind, als die Kalkschaler, sind an die kriechende Lebensweise auf dem Boden gebannt, von dem sie ihr Baumaterial beziehen. Erst durch den Übergang zur rein kalkigen Bauart werden die Thalamophoren vom Boden unabhängig und zur schwimmenden Lebensweise befähigt, denn Kalkmaterial können sie überall dem Meerwasser entnehmen.

Es ist möglich, ja sogar höchst wahrscheinlich, daß diese oder jene kalkschalige Form infolge äußerer Verhältnisse wieder zur agglutinierenden Bauart zurückkehrte, ebenso wie auch heute bei Chitin- und Kalkschalern zuweilen die Aufnahme von Sandkörnern in die Schale zu beobachten ist. In einigen Fällen liegt die sekundäre Natur einer äußeren Sandhülle deutlich auf der Hand, wie z. B. bei der auf Figur 41 dargestellten *Truncatulina lobatula*. Bei derselben wird die festgewachsene Kalkschale von einer dicken Sandhülle überdeckt, so daß man bei dem Anblick von außen einen einfachen Sandhügel zu erblicken glaubt (Fig. 41 a). Präpariert man jedoch die angeklebten Sandmassen ab, so tritt die primäre Kalkschale zu Tage, die in ihrer Form durch die Sandkruste in keiner Weise alteriert ist und sich mit glatter Oberfläche scharf gegen dieselbe absetzt (Fig. 41). Nur selten liegen jedoch die Befunde so durchsichtig, und den meisten kalkig-sandigen Schalen kann man es nicht ansehen (Fig. 40), ob sie einen Übergang von der agglutinierenden zur kalkigen Entwicklungsstufe oder etwa einen Rückschritt in umgekehrtem Sinne bezeichnen, und ebensowenig ist natürlich bei den rein sandigen Formen erkennbar, ob man es mit ursprünglichen oder sekundären, von kalkschaligen Vorfahren abzuleitenden Befunden zu thun hat. Der Übergang zur kalkigen Entwicklungsstufe bezeichnet, wie wir sahen, einen durch die größere Plasticität des Kalkmaterials ermöglichten Fortschritt zu exakter und differenzierter ausgeführten Schalen; kehrt nun aus irgend einem Grunde eine kalkschalige Form zur agglutinierenden Bauart zurück, so wird auch die Formbildung der Schale einen entsprechenden Rückschritt erfahren, auf die rohere Tektonik der agglutinierenden Bauart zurückgedrängt werden. Wenn auch ein solcher Rhizopode von seinen kalkschaligen Vorfahren die Fähigkeit zu exakterem Schalenbau ererbt hat, so kann er dieselbe doch wegen des roheren Sandmaterials nicht mehr zur Geltung bringen. Eine Umkehr zur agglutinierenden Bauart wird daher auch nur bei Formen möglich sein, welche sich noch nicht weit von den Formen der Sandschaler entfernt hatten, ihnen noch isomorph sind. Die allgemeine Form der Schale wird dann dieselbe bleiben können, und nur die Ausführung derselben wird roher und einfacher, nicht ist jedoch ein Rückschritt zur agglutinierenden Bauart bei den kompliziertesten Kalkschalern, wie z. B. den Nummuliten, denkbar, der von einem Umsturz ihres ge-

samten Bauplanes begleitet sein müßte. Auf der Übergangszone von der agglutinierenden zur kalkigen Entwicklungsstufe im Bereiche der sandigen und kalkigen isomorphen Formen können Schwankungen in dem Baumateriale und gelegentliche Rückschritte von der kalkigen zur sandigen Entwicklungsstufe vorkommen, nicht aber bei den höchststehenden Kalkschalern, die in ihrer Entwicklungsrichtung schon zu sehr fixiert sind. Die allgemeine Entwicklung des Thalamophorenstammes nach den von NEUMAYR dargelegten Prinzipien wird durch solche gelegentliche Abweichungen natürlich so gut wie nicht alteriert, immerhin glaubte ich aber den vorstehenden Punkt berühren zu müssen, einmal weil die sich aus ihm ergebenden Gesichtspunkte mir von einiger allgemeiner Bedeutung erscheinen, und dann, um dem etwaigen Verdachte zu begegnen, als wollte ich die wechselvolle Gruppe der Thalamophoren in ein ausnahmsloses Schema zwingen.

Wir sind am Ende unserer Darstellung der Cuticulaschale bei den Thalamophoren angelangt. — Anhangsweise möge noch erwähnt werden, daß auch einzelne Heliozoen ihren Körper mit einer Hülle agglutiniertes Fremdkörper (Sand, Diatomeenschalen) umgeben (Lithocolla, Elaeorhans)¹⁾, die sich den eben besprochenen Sandschalen der Thalamophoren an die Seite stellen läßt. Diese Vorkommnisse stehen jedoch bei den Heliozoen ganz vereinzelt da, bei denselben übernehmen, wie wir später sehen werden, andere Skelettbildungstypen die herrschende Rolle. Die Cuticulaschale erlangt im Reiche der Rhizopoden bei den Thalamophoren die größte Bedeutung, sie ist hier der einzige Skelettbildungstypus, und an ihr spielen sich, wie wir sahen, die verschiedensten Differenzierungs- und Entwicklungsprozesse ab.

III. Die Centralkapsel der Radiolarien.

Die Centralkapsel ist eine für die Radiolarien konstante und charakteristische Bildung. Sie besteht aus einer in ihren chemischen und physikalischen Eigenschaften mit der primitiven Chitinschale der Süßwasserthalamophoren übereinstimmenden Membran, welche in dem konzentrisch gebauten Radiolarienkörper eine innere Partie, welcher auch der Kern angehört, von den peripheren Teilen scheidet (Fig. 42).

Die erste Frage, welche uns in bezug auf die Centralkapsel entgegentritt, ist die, ob wir sie mit den Thalamophoren homologisieren können oder nicht. Beide, die Thala-

1) BÜTSCHLI, Protozoa, Taf. XIV, Fig. 4, 5.

mophorenschale sowohl wie die Centralkapsel der Radiolarien, gehören dem cuticularen Skelettbildungstypus an, sind als echte Cuticulaschalen zu bezeichnen, auch in chemischer und physikalischer Hinsicht stimmen sie, wie erwähnt, überein, es fragt sich also nur, ob ihr Lagerungsverhältnis im Rhizopodenkörper das gleiche ist; ist dies der Fall, nimmt die Centralkapsel im Schichtensysteme des Rhizopodenkörpers dieselbe Stellung ein, wie die Cuticulaschale der Thalamophoren, so steht einem phylogenetischen Vergleiche beider Bildungen nichts mehr im Wege. Die Mehrzahl der auf diesem Gebiete thätigen Forscher (HAECKEL, HERTWIG, BÜTSCHLI, BRANDT) hat sich auch zu Gunsten einer Homologisierung von Centralkapsel und Thalamophorenschale ausgesprochen, dieselben fühlen auch die Notwendigkeit und das Bedürfnis, für beide Membranbildungen das gleiche Lagerungsverhältnis zum Zellkörper nachzuweisen, verwickeln sich aber bei in dieser Richtung angestellten Versuchen in Widersprüche, welche daher rühren, daß sie das Lagerungsverhältnis der Cuticulaschale nicht richtig auffassen.

Es stehen sich über diesen Punkt zwei Ansichten gegenüber, welche sich dadurch voneinander unterscheiden, daß die einen bei dem zu ziehenden Vergleich von den Thalamophoren ausgehen, von den einfachen chitinschaligen Thalamophoren aus die Topographie des Radiolarienkörpers zu verstehen resp. abzuleiten suchen, während die anderen umgekehrt bei ihrem Vergleiche von der Centralkapsel der Radiolarien ausgehen. Die erstere Auffassungsweise, welche besonders von BÜTSCHLI¹⁾ vertreten wird, geht von den primitiven chitinhaltigen Thalamophoren aus; eine Thalamophore mit der sie nach außen hin umhüllenden Schale entspricht der Centralkapsel mit ihrem Inhalt, und der extrakapsuläre Teil des Radiolarienkörpers ist erst durch nachträgliches Hervorquellen von Sarcodē nach außen entstanden, also auch nicht mit der Exoplasmalage der hüllenlosen Rhizopoden und der Thalamophoren zu vergleichen. Diese Auffassungsweise sieht sich bei konsequenter Durchführung im Widerspruch einmal mit ontogenetischen und dann mit vergleichend-anatomischen Thatsachen. BÜTSCHLI bemerkt a. a. O. sehr richtig, daß, wenn seine Auffassung der Centralkapsel der Wahrheit entspricht, dies aus der Ontogenie der Radiolarien hervorgehen müsse, es müsse die Centralkapsel zuerst als oberflächliche Ausscheidung, homolog dem Schalenhäutchen der Thalamophoren, entstehen und erst nachträglich von hervorgedrungener Sarcodē umhüllt werden. Über die Ontogenie der Radiolarien ist nun zwar noch so gut wie nichts bekannt, das Wenige aber, welches wir hierüber wissen,

1) BÜTSCHLI, Protozoa, S. 430—432.

steht gerade mit der Theorie BÜTSCHLI's im Widerspruch. Nach KARL BRANDT¹⁾ scheint bei vereinzeltten Radiolarien eine Centralkapsel noch nicht zur Ausbildung zu kommen oder erst auf einem sehr späten Entwicklungsstadium angelegt zu werden. So fehlt die Centralkapsel vermutlich während des ganzen Lebens bei *Sphaerocozium neapolitanum*, und bei *Collozoum inerme* kommt sie erst auf dem Stadium der Iso-sporenbildung zur Ausbildung, fehlt also noch während der ganzen vegetativen Lebensperiode dieses Rhizopoden. Bei beiden Formen ist jedoch auch bei dem Mangel einer scheidenden Kapselmembran Ento- und Exoplasma, entsprechend Intra- und Extracapsulum der mit einer Centralkapsel versehenen Radiolarien, scharf geschieden, und dazwischen bildet sich dann bei *Collozoum inerme* beim Eintritt in die reproduktive Lebensperiode erst die Kapselmembran aus. Es sind in diesen Fällen also schon vor Bildung der Cuticulaschale zwei Plasmazonen scharf geschieden, welche zweifellos dem Ento- und Exoplasma der primitiven nackten Rhizopoden homolog sind, und nicht entsteht das Extracapsulum der Radiolarien erst sekundär und nach Anlage der Centralkapsel durch nachträgliches Hervorquellen aus der letzteren nach aufsen. BÜTSCHLI sucht zwar diesen Befunden gegenüber seine Theorie zu verteidigen, indem er bemerkt, „dafs wir den Beobachtungen über centralkapsellose Radiolarien vorerst in dieser Frage keine entscheidende Bedeutung zuschreiben dürfen, da einerseits eine sehr zarte Centralkapselwand bei diesen doch zum Teil vorhanden sein kann, andererseits dagegen nicht hinreichend festgestellt scheint, ob bei diesen Formen überhaupt immer ein scharfer Unterschied zwischen zwei Protoplasmaregionen existiert“. Mir scheint hingegen keine Notwendigkeit vorhanden zu sein, einer Theorie zuliebe an den Untersuchungsergebnissen eines genauen Beobachters wie BRANDT zu zweifeln, gleichwohl gebe ich jedoch die Möglichkeit zu, dafs der bei vereinzeltten Arten beobachtete Mangel der Centralkapsel auf sekundärer Rückbildung der letzteren beruhen mag. Die Zweifel, welche unsere geringe Kenntnis von der Ontogenie der Radiolarien in bezug auf die Deutung der Centralkapsel noch offen lassen, werden aber durch die vergleichende Anatomie endgiltig beseitigt. Ein vergleichend-anatomischer Überblick über die Rhizopoden lehrt uns, dafs die Heliozoen diejenigen Rhizopoden sind, welche den Radiolarien am nächsten stehen, und welche den Übergang von den primitiven nackten Rhizopoden zu den hoch differenzierten Radiolarien vermitteln (z. B. *Vampyrella*). Bei verschiedenen Heliozoen ist eine periphere Exoplasma-lage schon deutlich von einer centralen Entoplasmamasse geschieden, und das Exoplasma ist bei manchen Formen (*Actinophrys*, *Actinosphaerium*) von dicht gedrängten Flüssigkeitsvakuolen zu einem wabigen Gerüst aufgebläht (Fig. 58), offenbar der Beginn der Calymmabildung der Radiolarien. Es liegt durchaus kein Grund vor, dies Exoplasma der Heliozoen nicht mit dem extrakapsulären Teil des Radiolarienkörpers zu homologisieren, im Gegenteil vereinigen sich alle Befunde

1) KARL BRANDT, Die kolonienbildenden Radiolarien des Golfes von Neapel.

dazu, die Heliozoen, ebenso wie inbezug auf die Gerüstbildung (vergl. den folgenden Abschnitt über das Achsengerüst), so auch in diesem Punkte als die Vorläufer und Anbahner der Radiolarienorganisation anzusprechen und anzunehmen, daß bei der Entstehung der Radiolarien aus Heliozoen zwischen den beiden bereits differenzierten Körperschichten eine Kapselmembran zur Ausscheidung kam (Fig. 42). — Noch einen Punkt aus der Anatomie des ausgebildeten Radiolarienkörpers führt BÜTCHLI zur Stütze seiner Auffassung an, indem er darauf hinweist, daß bei den Radiolarien mit allseitig perforierter Centralkapsel, den Spumellarien und Acantharien, die Schichtung des Körpers zwar eine allseitig gleichmäßige sei, hingegen bei den oskulosen Radiolarien, den Nassellarien und Phäodarien, die extrakapsuläre Sarcoderm ganz vorwiegend vor dem Osculum angesammelt sei und die anderen Teile der Centralkapsel nur als eine dünne Schicht überziehe. Meiner Ansicht nach ist dies Verhalten sehr natürlich; da, wo die Centralkapsel eine Hauptmündungsöffnung besitzt, wird sich die extrakapsuläre Sarcoderm deshalb hauptsächlich vor der letzteren ansammeln, weil hier der Verkehr zwischen Intra- und Extracapsulum der regste und infolgedessen auch die Lebensthätigkeit am größten ist; keineswegs berechtigt dieser Befund aber zu dem Schlusse, daß hier die extrakapsuläre Sarcoderm aus der Centralkapsel herausgequollen sei. Außerdem müssen wir, wie wir gleich sehen werden, aus vergleichend-morphologischen Gründen die oskulosen Radiolarien von den porulosen ableiten, also auch die einseitige Ansammlung des Exoplasmas bei den ersteren als aus der gleichmäßigen Schichtung (Fig. 42) infolge der Differenzierung einer Hauptachse sekundär hervorgegangen betrachten.

Wie wir sehen, stößt der Versuch, von der Cuticulaschale der Thalamophoren aus Centralkapsel und Topographie der Radiolarien deuten zu wollen, wie es BÜTCHLI unternimmt, auf unauflösliche Widersprüche, sehen wir nun zu, ob der zweite Weg zum Ziele führt, der von den Radiolarien seinen Ausgang nimmt. Wir nehmen den Radiolarienkörper als etwas Gegebenes an und betrachten die Centralkapsel als eine Membran, welche sich zwischen dem bereits differenzierten Ento- und Exoplasma anlegt. Von diesem Standpunkte aus harmonisieren wir sowohl mit den Thatsachen der vergleichenden Anatomie als auch mit denen der Ontogenie; wir können ohne Schwierigkeit den genetischen Vergleich zwischen Heliozoen und Radiolarien durchführen und die kapsellosen Radiolarien ebenso verstehen wie das, was uns BRANDT's Beobachtungen über die Anlage der Centralkapsel lehren. Unverständlich sind uns hingegen unter diesen Voraussetzungen die Thalamophoren, und wir werden auch auf diesem zweiten Wege wieder vor die Verlegenheit geführt, das Exoplasma der Thalamophoren und Radiolarien nicht homologisieren und die Lage der Thalamophorenschale und der Centralkapsel nicht vergleichen zu können. Die Centralkapsel legt sich der hergebrachten Auffassung gemäß zwischen Ento- und Exoplasma an, die Thalamophorenschale dagegen als äußere Umhüllung auf dem Exoplasma, in dem einen Falle liegt das Exoplasma außerhalb der Cuticulaschale, in dem anderen Falle innerhalb derselben; identifizieren wir das Exoplasma der Thalamophoren und Radiolarien, so können

wir die Cuticulaschale beider Rhizopodenabteilungen unmöglich vergleichen, homologisieren wir dagegen Thalamophorenschale und Centralkapsel, so ist der Vergleich zwischen dem Exoplasma der Thalamophoren und dem Extracapsulum der Radiolarien von vornherein abgeschnitten, gehen wir bei dem Versuch eines Vergleichs der Cuticulaschalen, der erstgenannten Methode folgend, von den Thalamophoren aus, so bleibt uns die Herkunft des Extracapsulums resp. Exoplasmas der Radiolarien unverständlich, entschließen wir uns für diese letztere Methode, so suchen wir vergeblich nach einem Seitenstück des Extracapsulums bei den Thalamophoren.

Das Problem einer Vergleichung der Thalamophoren und Radiolarien wird widerspruchslos gelöst durch unsere Auffassung der Cuticulaschale. Der Kardinalfehler, welcher die bisher in dieser Richtung angestellten Versuche vereitelte, war die irrige Deutung der zu vergleichenden Befunde, bei den Thalamophoren sollte die Cuticulaschale an der Oberfläche des Exoplasmas ausgeschieden werden, letzteres also ausschließlich unterhalb der Schalenhaut liegen, die Centralkapsel der Radiolarien hingegen sollte auf der Grenze zwischen Entoplasma und Exoplasma abgeschieden werden, so daß das letztere dann ober- und ausschließlich außerhalb der Cuticulaschale zu liegen käme. In beiden Fällen würde die Cuticulaschale außerhalb des Exoplasmas liegen, nach unserer schon wiederholt erwähnten Auffassung entsteht sie jedoch innerhalb des Exoplasmaschlauches und teilt denselben somit in eine innere und äußere Schicht, bei den Thalamophoren ist, wie wir sehen, die die Schale überziehende äußere Schicht meist nur schwach entwickelt, weshalb sie bisher noch nicht in der gebührenden Weise beachtet und gewürdigt wurde, bei den Radiolarien hingegen entwickelt sich gerade diese äußere Exoplasmaschicht zu einem ansehnlichen Volumen und läßt das ganze Extracapsulum aus sich hervorgehen, es entsprechen sich also extrakortikales Exoplasma der Thalamophoren und Extracapsulum der Radiolarien. Wir wiesen bereits darauf hin (S. 209), daß unter gewissen Umständen die äußere Exoplasmaschicht auch bei den Thalamophoren mächtig calymmaartig entwickelt werden kann, in welchem Falle dann die prinzipielle Übereinstimmung in der Schichtung des Thalamophoren- und Radiolarienkörpers und die entsprechenden Homologien besonders deutlich in die Augen

springen (Fig. 272). Ebenso, wie uns unsere Auffassung der topographischen Lagerung der Cuticulaschale ein richtiges Verständnis der Thalamophorenschale, besonders deren Wachstumsvorgänge, an die Hand gab, erweist sie sich auch hier für eine widerspruchslöse vergleichend-morphologische Auffassung der Centrankapsel als fruchtbar, ein Wahrscheinlichkeitsbeweis mehr, daß wir in ihr das Richtige getroffen haben.

Die Lage von Thalamophorenschale und Radiolariencentrankapsel im Rhizopodenkörper ist also die gleiche, einer Homologisierung beider Gerüstbildungen steht nichts mehr im Wege. Gleichwohl sei aber auf die Möglichkeit hingewiesen, daß beide Bildungen trotzdem unabhängig voneinander entstanden sind. Es ist leicht denkbar, daß bei zwei verschiedenen Rhizopoden, der Stammform der Thalamophoren und der Stammform der Radiolarien, infolge eingetretenen Bedürfnisses eine Stützmembran zur Anlage kam, und zwar an derselben Stelle des geschichteten Sarcoderkörpers, zu demselben Zwecke und durch dieselbe Bildungsursache (funktionelle Anpassung, oben S. 211), und trotz dieser in jeder Hinsicht vollständigen Übereinstimmung würde man dann beide Bildungen nicht miteinander homologisieren können, denn zu dem Begriff des Homologen ist der genetische Zusammenhang, die Abstammung von einem gemeinsamen phylogenetischen Vorläufer erforderlich. Bei den höheren Organismen mit kompliziertem Körperbau kann man aus hochgradiger Übereinstimmung mit ziemlicher Sicherheit auf Homologie schließen, denn hier ist die Bildungsursache eines Organes keine einfache, sondern ein äußerst verwickelter Komplex zahlreicher Bildungsfaktoren, der Bau des Körpers und seiner Teile ist bedingt und nur verständlich durch eine lange Entwicklungsreihe phylogenetischer Vorfahren. Es ist nach der Wahrscheinlichkeitslehre nicht gut denkbar, daß an zwei verschiedenen Stellen des Stammbaumes unabhängig voneinander Tausende von Bildungsfaktoren während eines ungemessenen Zeitraums in ganz derselben Weise zusammentreffen, so daß dasselbe komplizierte Organ zustande kommt. Anders liegen die Verhältnisse bei den primitiven Protisten, die Körperteile sind hier teilweise so einfach, daß man zu ihrer Erklärung die Annahme einer langen historischen Entwicklung durchaus nicht nötig hat, ja zuweilen kann man ihre Entstehung auf sehr einfache mechanische Art und Weise verstehen und es ist leicht möglich, daß sich ein solcher Bildungsvorgang mehrere Male selbständig wiederholte

Ob eine ektoplasmatISChe Stützmembran schon vorhanden war, ehe sich die Entwicklungswege von Thalamophoren und Radiolarien trennten oder nicht, wird sich freilich wohl kaum jemals entscheiden lassen.

Dafür, daß die Cuticulaschale bei den Radiolarien unabhängig von den Thalamophoren entstanden ist, was uns auch besonders in unserer skeptischen Stellung zurückhält —, sprechen die Heliozoen. Die Heliozoen sind als der Anfang des Stammes der Radiolarien zu betrachten, sie sind bereits durch typische Radiolariencharaktere ausgezeichnet, eine Centralkapsel ist aber noch nicht vorhanden. Aus der vergleichenden Anatomie der Heliozoen und Radiolarien müssen wir also schliessen, daß eine Centralkapsel erst bei dem Übergange der Heliozoen zu echten Radiolarien auftrat, also zu einer Zeit, wo sich die Entwicklungswege der Thalamophoren und Radiolarien schon längst getrennt hatten. Es wäre ja allerdings auch möglich, daß der Mangel einer Centralkapsel bei Heliozoen auf Rückbildung beruhte, zu einer solchen Annahme ist aber vorläufig kein Grund vorhanden.

Wir sehen, nach dem heutigen Stande unserer Kenntnisse läßt sich die Frage nach der Homologie von Thalamophorenschale und Centralkapsel nicht entscheiden. Gleichwohl habe ich die vorstehende Erörterung gegeben, um über das Problem zu orientieren und eine präzise Fragestellung zu ermöglichen, die bisher fehlte.

Ein Bemerkung über die Begriffsbestimmung des Wortes „Centralkapsel“ erscheint mir hier noch am Platze. HAECKEL (und mit ihm die Mehrzahl der übrigen Autoren) versteht unter „Centralkapsel“ die cuticulare Hüllmembran mit ihrem gesammten Inhalt, dem eingeschlossenen Protoplasma und dem Zellkern, und stellt dieser Centralkapsel das Extracapsulum gegenüber. Die Cuticulaschale allein bezeichnet er als „Kapselmembran“. Mir scheint, daß aus dieser Nomenklatur Mißverständnisse entstehen können, indem bald mit HAECKEL die gesamte von der Cuticulaschale umschlossene centrale Partie des Zellkörpers, bald nur die einhüllende Membran unter der Bezeichnung „Centralkapsel“ verstanden wird, und dies um so mehr, als die letztere Auffassungsweise die natürlichere ist, die sich dem Unbefangenen unwillkürlich entgegen der HAECKEL'schen aufdrängt. Denn einmal ist es logisch, einem Extracapsulum ein Intracapsulum und nicht, wie HAECKEL es thut, eine Centralkapsel gegenüberzustellen, und dann ist eine Kapsel nach dem allgemeinen Sprachgebrauch ein Behälter, zu dessen Begriff ein etwaiger Inhalt in keiner Beziehung

steht, eine Kapsel bleibt immer eine Kapsel, gleichgiltig ob sie voll oder leer ist. Ich möchte daher unter „Centralkapsel“ allein die Cuticulaschale der Radiolarien verstanden wissen, dieselbe scheidet den Rhizopodenkörper in zwei Partien das Intracapsulum (Nucleus, Entoplasma + intrakortikales Exoplasma) und das Extracapsulum (extrakortikales Exoplasma mit der Gallertmasse des Calymma).

Nach diesen allgemeinen Vorbemerkungen gehe ich nunmehr zur Besprechung der allgemeinen Eigenschaften, besonders der Morphologie der Centralkapsel über.

Die Cuticulaschale der Radiolarien, welche wir als Centralkapsel bezeichnen, steht auf der Ausbildungsstufe der primitiven chitinigen, durch anorganisches Material noch nicht verstärkten Thalamophorenschale. Sie stimmt mit dieser, wie wir bereits bemerkten, in chemischer und physikalischer Hinsicht überein, und auch in morphologischer Beziehung verhält sie sich der chitinigen Thalamophorenschale ganz analog: sie ist stets einkammerig und Differenzierungen sehr wenig zugänglich, bleibt daher durchweg auf einer niederen morphologischen Ausbildungsstufe stehen.

Was zunächst die Chemie des Materiales anlangt, woraus die Centralkapsel besteht, so haben wir es, wie bei der Thalamophorenschale, mit einer stickstoffhaltigen, dem Chitin nahestehenden Substanz zu thun. Infolgedessen besitzt auch die Centralkapsel eine im Verhältnis hohe Resistenzfähigkeit chemischen Agentien, besonders Säuren und Alkalien gegenüber.

In der Dicke der Centralkapselwand kommen, ganz wie bei der chitinigen Thalamophorenschale, alle Übergänge vor von einem dünnen an der Grenze der Sichtbarkeit stehenden Häutchen bis zu einer starkwandigen Kapsel, und diesen Abstufungen in der Wandstärke entsprechen naturgemäß ebenso viele Grade von physikalischer Resistenzfähigkeit resp. Biegungsfestigkeit. In der Mehrzahl der Fälle ist die Wand der Centralkapsel sehr zäh, aber daneben doch so biegsam, daß sie ausgiebiger Gestaltsveränderungen fähig ist. Dies läßt sich zunächst durch experimentelle Eingriffe empirisch nachweisen, man kann in vielen Fällen die Centralkapsel mit ihrem Inhalt aus dem umhüllenden Extracapsulum isolieren, sie erweist sich dann als eine zartere oder stärkere Membran, die biegsam und von zäher, lederartiger Konsistenz ist, zuweilen gelingt es daher nur schwer, sie mit einer Nadel anzustechen. Außerdem kann man die Biegsamkeit der

Membran auch aus anatomischen Befunden erschließen. So besitzen die Centralkapseln von *Collozoum amoeboides* (Fig. 43), wie schon der Name dieser Spezies sagt, amöboide Gestalt, woraus hervorgeht, daß die Kapselmembran während des Lebens den Bewegungen des Exoplasmas in ausgiebigem Maße zu folgen imstande ist. — Während sich die Radiolarien bekanntlich meist durch Sporen fortpflanzen, kommt doch auch bei verschiedenen Geschlechtern ganz allgemein eine Vermehrung durch Teilung vor. Hierbei muß sich natürlich die Centralkapsel mit teilen, ganz ebenso, wie wir dies bei den mit einem zarten Schalenhäutchen versehenen Thalamophoren kennen lernten (Fig. 8), ein Vorgang, welcher eine bedeutende Biugsamkeit und Plastizität der Kapselmembran voraussetzt. Naturgemäß kommt eine Vermehrung durch Teilung der ganzen Individuen am verbreitetsten vor bei den koloniebildenden Spumellarien, denn auf diese Weise geht das Wachstum der Kolonie vor sich. Man kann denn auch in der Körpermasse der meisten kolonialen Spumellarien Centralkapseln in den verschiedensten Stadien der Teilung nebeneinander beobachten, der natürlich immer eine entsprechende Teilung des Kernes vorausgeht (Fig. 44). Außerdem ist Teilung sehr verbreitet bei den Phäodarien, und zwar aus begreiflichen Gründen bei den Geschlechtern, bei denen das Skelett diesem Vorgang nicht hindernd in den Weg tritt, es sind dies 1) die völlig skelettlosen Phäodiden, 2) die *Cannorhaphiden* und *Aulacanthiden*, deren Körper von einer Hülle unzusammenhängender Skelettelemente umgeben und durchsetzt wird, und 3. die *Phaeoconchien*, welche durch eine zweiklappige Schale ausgezeichnet sind (eine solche Schalenklappe zeigt Fig. 189), die für den Teilungsvorgang geradezu präformiert erscheint und auch als Anpassung an denselben aufzufassen ist. Bei allen diesen Phäodarien verläuft die Teilung in übereinstimmender Weise, und zwar geht die Teilungsebene in der Richtung der Hauptachse der monaxonen Centralkapsel (Fig. 56). Nach vorausgegangener Teilung des Kernes teilt sich zunächst das strahlige Mündungsfeld der Hauptöffnung, die Astropyle und bald darauf beginnt auch am aboralen Pole, zwischen den beiden Parapylen, eine Einschnürung, die dann so lange fortschreitet, bis zwei getrennte Centralkapseln entstanden sind. So kann man oft in einem Calymma 2, ja sogar zuweilen 4 Centralkapseln ¹⁾ vereinigt finden, die Vermehrung durch Teilung

1) *Catinulus quadrifidus*, siehe HAECKEL, Challenger-Report, plate 117, fig. 8.

scheint bei den Phäodarien teilweise eine sehr ausgiebige zu sein. Endlich ist es der Durchwachsungsprozeß, welcher, da wo er auftritt, von einer bedeutenden Plastizität der Kapselmembran zeugt. Derselbe kommt bei den Spumellarien vor und ist durch die konzentrischen Schalensysteme dieser Rhizopodengruppe bedingt: Die zuerst gebildete Schale wird dem Sarkodokörper allmählich zu klein, er wächst über dieselbe hinaus und umgiebt sich mit einer neuen Schale, die seiner nunmehrigen Größe angemessen ist, bei weiterer Ausdehnung wird ihm auch diese bald zu klein und es kommt zur Bildung einer dritten Schale und so fort. Das Extracapsulum kann ohne Schwierigkeit das Gitterwerk der Schalen durchwachsen, da es keine festen Bestandteile enthält, endlich muß jedoch ein Stadium eintreten, wo die Centralkapsel an die erste Gitterschale von innen anstößt und dann wird die Durchwachsung der letzteren zur Notwendigkeit. Durch jede Pore der Schale treibt die Centralkapsel eine bruchsackartige Ausstülpung (Fig. 45), diese Blindsäcke erreichen eine gewisse Länge und verdecken, dicht gedrängt stehend, die Gitterschale vollständig, die Centralkapsel hat dann von außen gesehen die Form einer Maulbeere. Dieses erste Stadium der Durchwachsung geht aber meist bald in das zweite Stadium der vollständigen Umwachsung der Gitterschale über, indem die Ausstülpungen zu einer kontinuierlichen Kapselmembran verschmelzen, die nun die Gitterschale vollständig in sich einschließt. Dieser Vorgang kann sich gegebenen Falls mehrere Male wiederholen, so daß mit der Zeit 2, 3 und mehr Schalen in das Innere der Centralkapsel zu liegen kommen, ja sogar der Kern kann Partien des Skelettes in sich einschließen (Fig. 46). Ganz analog verläuft der Durchwachsungsvorgang bei den konzentrischen Ringsystemen der Discoideen und den Skeletten der Larcoideen. — Wo die Kapselmembran einen hohen Grad von Biogsamkeit besitzt, ist sie in der Regel auch sehr dünn, auf dem optischen Querschnitt nur als zarte, Intra- und Extracapsulum trennende Linie sichtbar. Häufig erlangt sie jedoch auch eine beträchtliche Stärke und Festigkeit, entsprechend den festen Chitinschalen der Thalamophoren, und tritt uns dann auf dem optischen Querschnitt als doppelt konturierte Wand entgegen, die von deutlich sichtbaren Porenkanälen (wo anders solche vorhanden sind) durchsetzt wird. — Eine zarte Kapselwand ist den meisten Spumellarien und fast allen Acantharien eigen, während einigen Spumellarien und fast allen Nassellarien und Phäodarien eine starke, meist deutlich doppelt konturierte Kapselwand zukommt;

die Wandstärke der Centralkapsel unterliegt jedoch im einzelnen großen Schwankungen und allgemeine Regeln scheinen sich für dieselbe in Bezug auf die einzelnen Gruppen der Radiolarien nicht aufstellen zu lassen.

Reliefverzierungen kommen an der Centralkapsel nur ganz vereinzelt vor. So ist z. B. die Kapselmembran bei *Thalassicolla melacapsa* an ihrer Innenfläche mit einem unregelmäßig polygonalen Netzwerk von Leisten versehen (Fig. 47). Außerdem möge hier noch *Haeckeliana porcellana* Erwähnung finden, deren Centralkapsel mit bakterienähnlichen gekrümmten Stäbchen dicht besät ist (Fig. 54).

Wie für den ganzen Radiolarienkörper, so haben wir auch speziell für die Centralkapsel die Gestalt einer homaxonen Kugel als Grundform zu betrachten. Dieselbe ist jedoch lange nicht mehr überall realisiert, findet sich nur noch bei einer großen Anzahl von Spumellarien und Akantharien und hat in der Mehrzahl der Fälle mehr oder weniger tief einschneidende Modifikationen erfahren. Die abgeleiteten Formen der Centralkapsel sind mit HAECKEL passender Weise nach der verschiedenen Quelle ihrer Bildungsursache in intern-metamorphe und extern-metamorphe Formen einzuteilen. — Die intern-metamorphen Formen sind ein Ausfluß des architektonischen Typus des ganzen Rhizopodenkörpers, dem sowohl das Skelett als auch die Centralkapsel Folge leistet. Da sie von der dem Zellkörper innewohnenden Organisationstendenz bewirkt werden, bilden sich die intern-metamorphen Formen der Centralkapsel auch unabhängig vom Skelett heraus, allerdings besteht meist eine Übereinstimmung zwischen der Gestalt der Centralkapsel und der Gestalt des Skeletts, dieselbe ist aber nicht die Folge einer Abhängigkeit beider Gerüstbildungen, voneinander, sondern dadurch bedingt, daß beide in der gleichen Tektonik desselben Sarcodokörpers ihre gemeinsame Bildungsursache haben. Eine interne Metamorphose würde die Centralkapsel auch erleiden, wenn ein Skelett vollständig fehlte, dies scheint sogar bei den Nassellarien und Phäodarien wirklich der Fall gewesen zu sein, denn es ist wahrscheinlich, daß bei diesen beiden Hauptgruppen der Radiolarien die Achsendifferenzierung der Centralkapsel stattfand, ehe es zur Anlage eines zusammenhängenden Skelettes kam. Außerdem gehört zu den intern-metamorphen Formen die gestreckte Centralkapsel der Prunoideen und die linsenförmig abgeflachte der Discoideen und Larcideen, sowie analoge Achsendifferenzierungen an der Centralkapsel vieler Akantharien. Hiergegen

werden die extern-metamorphen Formen von der Centralkapsel nicht freiwillig angenommen, sondern ihr von dem Kieselskelett (oder Achsengerüst) aufgedrängt, sie sind nicht von der bildenden Sarcode aktiv bewirkt, sondern in Abhängigkeit vom Skelett passiv entstanden. Meist werden die externen Metamorphosen durch eine Beeinträchtigung des Wachstums der Centralkapsel durch das umgebende Skelett hervorgerufen. Eine derartige Kollision der beiden Gerüstsysteme des Radiolarienkörpers verdankt dem Umstande ihren Ursprung, daß das aus starrer anorganischer Masse bestehende Kieselskelett einer Ausdehnung oder Auflösung nicht zugänglich ist, es muß die weiterwachsende Cuticulaschale mit der Zeit einengen, ihr regelmäßiges Wachstum stören und sie zwingen, die entgegenstehenden Hindernisse so gut zu überwinden, als es geht. Wir hatten bereits Gelegenheit, den Umwachsungsprozeß der inneren Kugelschalen der Spumellarien durch die Centralkapsel zu erwähnen. Schon hier sahen wir die letztere genötigt, die Poren der umschließenden Gitterschale in Form von Blindsäcken zu durchwachsen und eine abweichende, auf externer Metamorphose beruhende Gestalt anzunehmen (Fig. 45).

Bei den Spumellarien ist jedoch diese Gestaltsveränderung nicht dauernd, wir sahen, wie durch Verschmelzung der Blindsäcke die ursprüngliche Form wieder hergestellt wird (Fig. 46). Dies ist aber nicht der Fall bei den Nassellarien, hier ist die extern-metamorphe Form, wo sie auftritt, von dauerndem Bestand. Ebenso wie bei den Spumellarien die primäre Kugelschale, wird bei den Nassellarien die primäre Kammer der Centralkapsel oft zu klein, und nötigt sie, das den basalen Teil der Cephalis abschließende Collarseptum zu durchwachsen. Die Blindsäcke, 3 bis 4 an der Zahl (den im Septum vorhandenen Poren entsprechend), wachsen zuweilen zu mächtiger Größe heran, so daß die ursprüngliche Form der Centralkapsel eine tiefgreifende Veränderung erfährt (Fig. 50, 136). Wir sehen also, daß, während die intern-metamorphen Formen der Centralkapsel durch die Formbildung der Zelle bedingt sind, die extern-metamorphen Gestalten rein grob mechanisch durch den Einfluß des Skelettes bewirkt werden.

Woher es kommt, daß bei den Spumellarien die die Poren der Schalen durchwachsenden Ausstülpungen der Centralkapsel wieder zu einer einheitlichen Hülle miteinander verschmelzen, bei den Nassellarien dagegen nicht, ist schwer zu sagen. Die einfachste, rein mechanische Erklärung wäre die, daß man den Grund in der verschiedenen

Stärke der Kapselmembran suchte, bei den Nassellarien würde die größere Stärke der letzteren das Verschmelzen der Bruchsäcke verhindern, und in der That ist ja auch bei den Nassellarien die Centralkapsel im Durchschnitt dickwandiger wie bei den Spumellarien (siehe oben).

So klar und wichtig die Unterscheidung zwischen den intern- und extern-metamorphen Formen der Centralkapsel auch ist, so ist sie doch zuweilen praktisch sehr problematisch. Bei den Acantharien ist die Centralkapsel häufig längs der sie durchbohrenden Akanthinstacheln ausgezogen (Fig. 48). Diese Veränderung kann einerseits eine intern-metamorphe sein, denn die 20 Stacheln bezeichnen in der Architektonik des Acantharienkörpers besonders bevorzugte Richtungen. Andererseits wäre es aber auch denkbar, daß solche Befunde einfach auf Kontraktionen der Centralkapsel zurückzuführen sind, denen die an den Stacheln fixierten Stellen nicht folgen konnten. Eine dritte Annahme wäre noch die, daß die Kapselmembran durch die von innen heraus und schneller wie die Centralkapsel wachsenden Radialstacheln die Kapselwand in Zipfel ausziehen.

Weit wichtiger wie Stärke und Gestalt der Centralkapsel ist die Struktur der Kapselmembran. Zum Verkehr des intrakapsulären mit dem extrakapsulären Protoplasma muß dieselbe von Poren durchbrochen sein und durch Anordnung, Zahl und Ausstattung dieser Porenöffnungen wird die charakteristische Struktur der Centralkapsel bedingt. Wir können 4 Typen der Kapselstruktur unterscheiden, durch welche die 4 Hauptgruppen der Radiolarien durchgehend charakterisiert sind, dieselben lassen sich etwa folgendermaßen zusammenstellen:

I. Porulosa (Fig. 42). — Die ursprünglich homaxone, kugelige Centralkapsel ist allseitig von zahlreichen, gleichartigen, feinen Poren durchbohrt. Die Wand der Kapsel ist einfach. Dieser von HERTWIG aufgestellte Typus zerfällt nach HAECKEL in 2 Typen, die den beiden Abteilungen der Spumellarien und Acantharien entsprechen.

A. Spumellarien. Die Poren sind gleichmäßig und regellos auf der Kapselwand verteilt.

B. Acantharien. Die Poren zeigen eine bestimmte regelmäßige Anordnung in Feldern und Linien. Es ist dies eine Folge des streng regelmäßigen strahligen Baues der

Acantharien, welcher in dem konstanten Vorhandensein der 20 nach dem MÜLLER'schen Gesetz angeordneten Radialstacheln den augenfälligsten Ausdruck findet. Zwischen diesen die Kapsel durchsetzenden Stacheln sind die Poren regelmäßig verteilt.

Beide Typen zeigen große Verwandtschaft untereinander, die Centralkapsel der Acantharien ist im Grunde weiter nichts als eine Variante der Centralkapsel der Spumellarien, welche zur Tektonik des Acantharienkörpers in Korrelation steht. Ich fasse sie daher nach dem Vorgange HAECKEL's zu dem Haupttypus der Porulosa zusammen, dem ich jedoch die beiden folgenden Typen der Nassellarien- und Phäodarienkapsel als gleichwertig gegenüberstelle.

Meine Gruppierung der Radiolarien nach der Kapselstruktur nimmt somit zwischen derjenigen HERTWIG's und HAECKEL's eine Mittelstellung ein, wie aus folgendem ersichtlich ist:

HERTWIG	DREYER	HAECKEL
1. Spumellaria + Acantharia	I. Porulosa	1. Porulosa
	{ A. Spumellaria	{ A. Spumellaria
	{ B. Acantharia	{ B. Acantharia
II. Nassellaria	II. Nassellaria	II. Osculosa
III Phaeodaria	III. Phaeodaria	{ A. Nassellaria
		{ B. Phaeodaria

HERTWIG unterschied nur 3 Typen, da er den Unterschied zwischen der Centralkapsel von Spumellarien und Acantharien noch nicht erkannt hatte. HAECKEL konstatierte diesen Unterschied und stellte hiernach Spumellarien, Acantharien, Nassellarien und Phäodarien als 4 gleichwertige Typen einander gegenüber, von denen er wieder je 2 zu den beiden gleichwertigen Haupttypen der Porulosa und Osculosa vereinigete. Zwischen diesen beiden Auffassungsweisen erscheint mir der Mittelweg, wie ich ihn eingeschlagen habe, als der beste, da er der Wertigkeit der die Typen des Kapselbaues voneinander scheidenden Differentialcharaktere am meisten Rechnung trägt.

II. Nassellarien (Fig. 49). — Infolge interner Metamorphose besitzt die Centralkapsel langgestreckte, elliptische oder ovale Gestalt. Die Poren sind nicht über die ganze Oberfläche der Membran verteilt, sondern auf einen Pol der Hauptachse beschränkt, wo sie das Porenfeld (Porochora, HAECKEL) bilden. In der Umgebung jeder Pore ist die Kapselwand verdickt, außerdem machen diese verstärkten, zu je einer Pore gehörigen Teile einen selbständigen Eindruck und sind deutlich voneinander abgesetzt. Man gewinnt hierdurch den Eindruck, als

ob das Porenfeld aus zahlreichen, senkrecht resp. radial gestellten Stäbchen zusammengesetzt sei, von denen jedes in der Mitte von einem Porus durchbohrt wird. Dieser Befund läßt sich wahrscheinlich einfach erklären. Wir hatten früher gesehen, daß ganz analoge Verhältnisse bei der Schale vieler perforater Thalamophoren vorkommen, dieselbe zerfiel in senkrecht stehende, von je einer Pore durchbohrte Prismen (Fig. 22), die Genese dieser Struktur dachten wir uns in der Weise, daß jedes einzelne einer Pore entsprechende Pseudopodium um sich einen Schalenteil bildete, als schalenbildendes Centrum fungierte; ebenso werden die Stäbchen des Porenfeldes von den sie in der Mitte durchsetzenden Sarcodesträngen ausgeschieden worden sein (Fig. 49).

III. Phäodarien. — Die Centralkapsel der Phäodarien (Fig. 51—56) unterscheidet sich zunächst von der aller anderen Radiolarien dadurch, daß sie eine doppelte Wandung besitzt, die sich aus einer stärkeren äußeren und einer zarten, dieser dicht anliegenden, inneren Membran zusammensetzt; beide Membranen hängen nur an den Mündungsöffnungen miteinander zusammen. Auch die Centralkapsel der Phäodarien besitzt eine intern-metamorphe, monaxone Grundform und wie bei den Nassellarien befindet sich an dem einen Pole der Hauptachse die Hauptmündungsöffnung. In der Umgebung derselben differenziert sich die äußere Membran zu einem kreisförmigen, nach außen konvexen deckelförmigen Aufsatz, dessen Mitte zu einem röhrenförmigen Mündungshalse ausgezogen ist. Die darunterliegende innere Membran liegt dem Mündungsdeckel dicht an und zeigt radiale, nach der Mündungsöffnung zu konvergierende Streifung oder Rippung. Der aborale Pol ist in der Regel von einigen ¹⁾, meist 2 sich gegenüberstehenden, kleineren Nebenöffnungen (Parapylae im Gegensatz zur Hauptmündungsöffnung oder Astropyle, HAECKEL) umstellt, dieselben sind von einfacherem Bau, wie die Hauptmündungsöffnung; in welcher Weise an ihnen die beiden Kapselmembranen ineinander übergehen, ist aus Figur 55 ersichtlich.

1) Mit der Zahl und Anordnung der Parapylen scheinen häufig radiale Anhänge am aboralen Pole des Skelettes in Korrelation zu stehen; vergl. hierüber Radiolarienstudien, Heft I, S. 93—94.

Mit dem Porenfeld der Centralkapsel der Nassellarien steht ein merkwürdiges und bisher noch rätselhaftes Gebilde, der sogenannte Pseudopodienkegel oder Podoconus, im Zusammenhang (Fig. 49). Mir scheint ein Verständnis desselben noch am ehesten angebahnt, wenn wir ihn mit ähnlichen, bei anderen Radiolariengruppen auftretenden Befunden vergleichen. Bei den Spumellarien und Acantharien, die eine allseitig perforierte Centralkapsel besitzen, zeigt das intrakapsuläre Protoplasma radiäre Anordnung und Struktur (Fig. 42, 46), die sich meist in radialer Streifung zu erkennen giebt, oft wird sie aber so stark ausgeprägt, daß das Intracapsulum nach Behandlung mit Reagentien in keilförmige Stücke zerfällt, die mit ihrer Spitze central, mit der Basis peripher gelegen sind. Ähnliches können wir bei den Phäodarien beobachten, auch hier zeigt das intrakapsuläre Protoplasma strahlige Struktur, die nach den vorhandenen Mündungsöffnungen orientiert ist. So konvergiert ein Strahlenkranz von Sarcodesträngen, der zuweilen die Hälfte des Intracapsulums einnehmen kann, nach der Hauptmündungsöffnung (Fig. 53), und es ist wahrscheinlich, daß unter seinem Einfluß auch der strahlige Bau der inneren Kapselmembran unterhalb des Mündungsdeckels entstanden ist. Ebenso ist die Sarcode in der Umgebung der Parapylen strahlig angeordnet (Fig. 55). Diese Orientierung der intrakapsulären Sarcode nach den in der Centralkapsel vorhandenen Öffnungen ist leicht zu verstehen, wenn wir bedenken, daß durch die letzteren der Verkehr zwischen Intra- und Extracapsulum seinen Weg nimmt. Die Vorgänge der Diffusionsströmungen und des Stoffwechsels müssen nach den und durch die Öffnungen stattfinden, und es ist verständlich, weshalb das Protoplasma auch in dieser Richtung bleibend orientiert erscheint. Der „Pseudopodienkegel“ oder Podoconus gehört aller Wahrscheinlichkeit nach in dieselbe Gruppe von Erscheinungen, obgleich wir gestehen müssen, daß sich der Grund verschiedener Eigentümlichkeiten seines Baues, so die scharfe Abgrenzung nach außen, die Konvergenz seiner Strahlen nach dem Innenraume der Centralkapsel, die hyaline Beschaffenheit des apikalen Poles (Fig. 49), bis jetzt noch unserem Verständnis entzieht. Die eben berührten Verhältnisse sind durchaus nicht auf die Radiolarien beschränkt, sondern wir finden sie sehr verbreitet bei Gewebszellen der höheren Tiere und Pflanzen, überall da, wo der Stoffwechsel nach einer bestimmten Richtung hin stattfindet. Natur-

gemäß kommen hier besonders die Drüsenzellen in Betracht, so besteht z. B. in „den gewundenen Kanälchen der Niere eine jede Zelle zum größten Teil aus kleinen Stäbchen, welche einander parallel und senkrecht zur Basement-Membrane gestellt sind“¹⁾. Auf diese Analogien hat schon HERTWIG ausführlich hingewiesen und stimmt auch in der Deutung der Befunde mit uns überein, indem er zu dem Schlusse kommt, daß „wir die streifigen Strukturen des Protoplasmas bei den Radiolarien als den anatomischen Ausdruck der in ihrem Körper stattfindenden Strömungen auffassen können“. — Obgleich die vorstehenden Erörterungen über den Bau des intrakapsulären Protoplasmas, streng genommen, nicht in den Rahmen einer Betrachtung der Gerüstbildungen hineingehören, so glaubten wir sie wegen ihres engen Zusammenhanges mit dem Bau der Centralkapsel doch nicht umgehen zu dürfen.

Darüber, wie die Typen der Centralkapsel der 4 Hauptgruppen der Radiolarien zu einander in Beziehung zu bringen sind, sind sich die bisherigen Autoren durchgehends einig, und ich schließe mich ihnen an. Als indifferenten Grundtypus ist die Centralkapsel der Spumellarien zu betrachten, von ihr aus sind die übrigen drei Typen abzuleiten. Zwei Momente sind es, welche bei der divergenten Entwicklung der Centralkapsel der Acantharien, der Nassellarien und Phäodarien aus derjenigen der Spumellarien besonders in Betracht gekommen sein werden, nämlich 1) die Reduzierung der Anzahl der Porenöffnungen und 2) eine den neu erworbenen Achsendifferenzierungen der Centralkapsel entsprechende Anordnung derselben. Über diese ganz allgemeinen Vorstellungen über die Phylogenese der Centralkapsel können wir jedoch nicht hinauskommen, denn in der Jetztzeit scheinen Übergangsformen zu fehlen, welche uns Fingerzeige über die Einzelheiten der Formwandlungen geben könnten. Die 4 Typen der Centralkapsel scheinen sich sehr frühzeitig ausgebildet und fixiert zu haben, ihre Entstehung fällt aller Wahrscheinlichkeit nach mit der Abzweigung der 4 Legionen der Radiolarien von einer gemeinsamen Stammgruppe zusammen.

Die Cuticulaschale der Radiolarien ist ein hochgradig konservatives Organ. Wir konnten nur 4 Typen der morphologischen Ausbildung unterscheiden, von denen jeder einer der 4 Radiolarienlegionen eigen ist. Innerhalb seiner Legion bleibt

1) R. HERTWIG, Organismus der Radiolarien, S. 111—112. .

sich jeder Typus treu, ohne wesentliche Abweichungen zu zeigen, und führt in derselben die ausschließliche Herrschaft. Die Cuticulaschale der Radiolarien ist morphologisch höchst einfach ausgestattet und besitzt nur diejenigen Differenzierungen, welche für die Typen charakteristisch sind und bleiben, sie steht hierdurch im auffallendsten Gegensatz zu den sie peripher umhüllenden Radiolarienskeletten im engeren Sinne, die sich bekanntlich durch eine Variabilität und einen Formenreichtum auszeichnen, wie Ähnliches in keiner anderen Organismengruppe wiederkehrt; hier Einfachheit, Formenarmut und Formenkonstanz, dort Differenzierung und Komplikation, Formenreichtum und Variabilität in der höchsten Potenz. So auffallend dieser Gegensatz auch ist, so verständlich und natürlich ist er auf der anderen Seite. Die Centralkapsel liegt im Inneren des Radiolarienkörpers geborgen und ist den wechselnden Einflüssen der Außenwelt entzogen, die den 4 Typen eigenen Differentialcharaktere entsprechen dem inneren Typus der Organisation, der Tektonik des Radiolarienkörpers, welche sich in den 4 Hauptgruppen im großen und ganzen konstant bleibt; die peripheren Radiolarienskelette hingegen sind dem Einflusse des wechselnden Spieles zwischen dem lebenden Sarcodkörper und den mannigfachen Faktoren der Außenwelt voll und ganz ausgesetzt, sie liegen gerade auf der Grenzzone zwischen Organismus und Außenwelt, wo sich das komplizierte Ineinandergreifen organischer und anorganischer Bildungsfaktoren fortwährend abspielt, wir haben in ihnen den morphologisch fixierten Ausdruck dieses dynamisch-physiologischen Prozesses vor uns. Ähnlichen Verhältnissen begegnen wir bei den höheren Organismen; es genügt, an das bekannte Beispiel der Insekten zu erinnern. Auch bei ihnen bleibt der Typus der inneren Organisation derselbe und tritt uns nur vermöge der Plasticität der äußeren Umhüllung, des Exoskelettes, in unglaublicher Formenmannigfaltigkeit entgegen. Treffend vergleicht CARUS STERNE den Formen- und Farbenreichtum der Insekten mit einer Maskerade, dasselbe Thema in tausend und aber tausend Variationen. — Derselbe Gegensatz, wie zwischen Centralkapsel und peripherem Skelett der Radiolarien, besteht zwischen der Centralkapsel und (wenn wir die obigen kritischen Auseinandersetzungen einmal vernachlässigen) ihrem Homologon bei den Thalamophoren, der Thalamophorenschale; auch er findet von denselben Gesichtspunkten aus seine Erklärung. Während die Cuticulaschale bei den Radiolarien durch eine

mächtige Entwicklung des extrakortikalen Exoplasmas nach innen verlagert und dem Einflusse der Außenwelt entzogen wurde, behielt sie bei den Thalamophoren ihre exponierte, oberflächliche Lage bei, und dies hatte die gänzlich verschiedene Ausbildung der Cuticulaschale in den beiden großen Rhizopodenabteilungen zur Folge. Centralkapsel und Thalamophorenschale entsprechen einander, bei den Radiolarien hat jedoch die Rolle der letzteren zu einem großen Teil ein anderer Gerüstbildungstypus übernommen.

II. Abschnitt.

2. Gerüstbildungstypus: Das Achsengerüst.

Der Bildung eines Achsengerüsts liegt dieselbe Ursache zu Grunde wie der der Cuticulaschale, beide Gerüstbildungstypen sind durch die Fähigkeit des Sarcoderkörpers, organische, chitinähnliche Substanzen auszuscheiden und zur Skelettbildung zu verwenden, bedingt. Infolge dieser Gemeinsamkeit ihrer chemischen Bildungsursache sind also Cuticulaschale und Achsengerüst miteinander verwandt, und ihre prinzipiellen Verschiedenheiten der Konstruktion sind ein Ausfluß der verschiedenen Tektonik des Weichkörpers der Rhizopoden. Die Cuticulaschale ist eine Gerüstbildung, welche den Weichkörper in tangentialer Richtung als kontinuierliche Schale umgiebt, stützt und schützt; ein solcher Apparat paßt in den Organisationstypus eines jeden Rhizopoden, wie er auch gebaut sein mag, hinein, und daher ist auch die Cuticulaschale bei den meisten Rhizopoden vertreten, teils allein (Thalamophorenschale), teils kombiniert mit anderen Gerüstbildungstypen (Centralkapsel). Während sich so die Cuticulaschale als ein Apparat von universeller Brauchbarkeit und Verbreitung erweist, ist das Achsengerüst eine speziellen Verhältnissen entsprechende Einrichtung. Ein Zweig der Rhizopoden, welcher mit den Heliozoen beginnt und sich in den Acantharien

fortsetzt, zeichnet sich durch eine extreme Entwicklung des strahligen Baues aus. Die meisten Rhizopoden entsenden ihre Pseudopodien zwar auch in radialer Richtung, dieselben sind aber ziemlich unregelmäßig verteilt und geformt, sehr veränderlich und geneigt, untereinander zu einem regellosen Netzwerk zu verschmelzen, hier dagegen sind die Pseudopodien meist regelmäßig verteilt und in geringerer Anzahl vorhanden, dafür besitzen sie aber eine große Selbständigkeit, sind nicht mehr leicht vergänglich und veränderlich, sondern jedes Pseudopodium imponiert als ein selbständiges Organ, welches in Form eines dünnen, starren Strahles von dem Centalkörper ausgeht und gewöhnlich mit seinen Nachbarn keine Verschmelzung eingeht. Zur Förderung eines solchen Baues des Rhizopodenkörpers sind besondere Stützvorrichtungen erwünscht, und diese sind es, welche wir als Achsengerüst bezeichnen. Die chitinige Substanz wird in der Achse der Strahlenpseudopodien in Form von feinen Nadeln abgeschieden, in diesen sind bereits die wesentlichsten Eigentümlichkeiten des Achsengerüsts gegeben, sie sind die Grundlage, von der aus sich die weitere Entwicklung dieses Gerüstbildungstypus leicht verstehen läßt. Wir sehen, daß trotz der Verwandtschaft, welche in der gemeinsamen physiologisch-chemischen Bildungsursache begründet ist, Cuticulaschale und Achsengerüst in ihrer morphologischen Anlage und Ausbildung doch durchaus voneinander verschieden sind, ja, beide Gerüstbildungstypen repräsentieren in ihrer Tektonik diametrale Gegensätze, auf der einen Seite eine tangential gelagerte, kontinuierliche Membran; auf der anderen Seite dagegen radial und axial orientierte einzelne Nadeln: die Betätigung derselben Bildungsfähigkeit des Sarcoderkörpers in zwei entgegengesetzten Richtungen.

Der Annahme, daß die Substanz, aus welcher der Sarcoderkörper das Achsengerüst bildet, dieselbe sei, wie die der Cuticulaschale, scheint zunächst der Umstand zu widersprechen, daß sie, gegenüber der großen Widerstandsfähigkeit der Cuticulaschale gegen chemische Agentien, sich durch bedeutende Löslichkeit auszeichnet. Osmiumsäure wie Mineralsäuren überhaupt, ebenso wie Kalilauge zerstören die Achsenskelette in kurzer Zeit vollständig¹⁾. Mir erscheint dieser Umstand jedoch noch als kein Grund, eine

1) HERTWIG, Organismus der Radiolarien, S. 8.

fundamentale Verschiedenheit zwischen der chitinigen Substanz der Cuticulaschale und dem sogenannten Akanthin der Achsengerüste annehmen zu müssen. Einmal bleibt sich die chemische Resistenz der Cuticulaschale auch durchaus nicht in allen Fällen gleich, sondern wurde stellenweise schon als ziemlich gering nachgewiesen, und dasselbe gilt von dem Akanthin in umgekehrter Richtung, stark entwickelte Akantharienskelette, besonders bei älteren Individuen, scheinen zuweilen einen bedeutenden Grad von Widerstandsfähigkeit zu besitzen. Wir werden sehen, daß die aus der Sarcodien entstehende Substanz des Achsengerüsts erst ganz allmählich während der ontogenetischen sowohl als auch der phylogenetischen Entwicklung festere Beschaffenheit annimmt. Eben gebildete Achsenfäden der Heliozoen können bei eventueller Einziehung des Pseudopodiums vom Protoplasma auch leicht wieder resorbiert werden, bei älteren Achsenfäden geht dies schon schwerer, teilweise vielleicht gar nicht mehr, und bei den starken Stacheln des Akanthariengerüsts ist eine Wiederauflösung von seiten des Protoplasmas wahrscheinlich ganz ausgeschlossen. Ebensovienig wie wir aus dieser graduellen Verschiedenheit in der Festigkeit des Achsengerüsts auf seinen verschiedenen Entwicklungsstufen auf eine prinzipielle Verschiedenheit schließen dürfen, dürfen wir dies bei dem Vergleich von Cuticulaschale und Achsengerüst thun. Beide Gerüstbildungen bestehen aus organischer, innerhalb und aus der Sarcodien entstandener Substanz, die bei beiden Gerüstbildungstypen in vielen Punkten große Ähnlichkeit und Übereinstimmung zeigt. Wir werden in ihr eine komplizierte organische Verbindung vor uns haben, und daß diese in verschiedenen Modifikationen auftritt, ist sehr begreiflich. Chemische Untersuchungen sind wegen der großen Schwierigkeit, eine größere Menge reinen Materiales zur Analyse zu erhalten, noch nicht gemacht worden, wären aber zur definitiven Aufklärung dieser und noch anderer Punkte sehr zu wünschen.

Für das Verständnis der ersten phylogenetischen Entstehung von Achsenfäden innerhalb der Pseudopodien geben uns ältere Beobachtungen von MAX SCHULTZE und neuere von VERWORN an gereizten Rhizopoden wertvolle Fingerzeige. VERWORN berichtet über sein Beobachtungsergebnis, wie folgt ¹⁾ (vergl. hierzu Fig. 57): „Interessant ist bei stärkerer Erschütterung das Verhalten von *Diffugia urceolata*, das übrigens

1) M. VERWORN, Psycho-physiologische Protisten-Studien, S. 77 — 78.

auch bei anderen Diffflugien verbreitet zu sein scheint. Je nach der Stärke des Stoßes werden die Pseudopodien entweder langsam oder (bei sehr starker Erschütterung) fast plötzlich zurückgezogen, wobei folgende bemerkenswerte Veränderungen an den Pseudopodien auftreten, die besonders bei mäßig schneller Retraktion derselben gut in ihren einzelnen Momenten zu beobachten sind (Fig. 57 a). Sofort nach der Erschütterung beginnen auf den langen, fingerförmigen Pseudopodien im ganzen Verlauf ihrer vorher glatten Oberfläche viele kleine warzenförmige Erhebungen hervorzutreten (Fig. 57 b), welche immer größer und größer werden, dabei Tropfenform annehmen und mit den benachbarten zu Perlen und Kugeln von verschiedener Größe verschmelzen (Fig. 57 c). Durch den weiter um sich greifenden Verschmelzungsvorgang entsteht um das infolge des Auspressens der Tropfen immer dünner werdende Pseudopodium, welches an seinem stärkeren Lichtbrechungsvermögen in der Mitte deutlich als Achsenstrang zu erkennen ist, ein kontinuierlicher Überzug, dessen Oberfläche lauter große und kleine halbkugelförmige Erhebungen zeigt (Fig. 57 d u. e). Dabei zieht sich das ganze Pseudopodium nach und nach immer mehr und mehr in das Gehäuse zurück. Während dieses Retraktionsvorganges aber schreitet auch die Veränderung auf der Oberfläche ununterbrochen fort. Die vorher glatt konturierten halbkugeligen Erhebungen werden allmählich an ihrer Oberfläche rau und lassen bald einen ganz unebenen und unregelmäßig granulierten Saum erkennen (Fig. 57 d u. e). Ist die Retraktion nun bis zu einem gewissen Grade gediehen, so beginnt sich der Achsenstrang, welcher noch immer zu erkennen ist, etwas schneller zurückzuziehen als die Außenmasse. Letztere wird gewissermaßen zurückgestreift (Fig. 57 f), zieht sich aber etwas später ebenfalls in den Weichkörper ein und läßt nur den rauhen granulierten Saum zurück, welcher dann dem Weichkörper aufliegt (Fig. 57 g) und ihm eine unregelmäßige Oberfläche verleiht. Wenn später das Protist wieder beginnt Pseudopodien auszustrecken, sieht man ihn häufig als körnig-schleimige Masse an irgend einer Stelle hängen, wo er vermutlich nach und nach abgestreift wird. — Ein ganz ähnliches Entstehen eines medialen Achsenfadens und einer Außenschicht, d. h. also eine Scheidung zweier verschiedener Substanzen im Augenblick der Reizung, glaubte auch MAX SCHULTZE ¹⁾

1) MAX SCHULTZE, Das Protoplasma der Rhizopoden und der Pflanzenzellen. Leipzig, 1863.

bei Anwendung von Reagentien an den Pseudopodien von *Miliola* bemerkt zu haben.“ — Die dünnen, langen, lanzenförmigen Pseudopodien der Heliozoen werden zum Auffangen von Nahrungspartikeln und wohl auch als feinfühlig Tastorgane dienen, jedenfalls werden sie die durch das Anschwimmen und Anstoßen von anderen Organismen und sonstigen Fremdkörpern, durch Wasserströmung und Wellenbewegung bewirkten Reize als langarmige Hebel dem Rhizopoden sehr vollkommen übertragen und noch um ein gutes Teil empfindlicher sein, als die kurzen gedrungenen Pseudopodien der genannten Thalamophoren. Solche immerfort auf die Pseudopodien einwirkenden Reize werden mit der Länge der Zeit als trophische Reize die Bildung eines dauernden Achsenfadens im Pseudopodium als funktionelle Anpassung bewirken, ebenso wie nach den eben mitgeteilten Befunden bei anderen Rhizopoden sich durch Reizung vorübergehend ein Achsenstrahl differenziert.

In der Entwicklungsfolge des Achsengerüsts können wir 4 Etappen unterscheiden, von denen sich die ersten 2 bei den Heliozoen, die letzten beiden bei den Acantharien finden. Bei den Heliozoen beginnt die Entwicklung des Achsengerüsts und setzt sich unmittelbar und geradlinig zu den Acantharien fort, bei denen dasselbe seine höchste Blüte und Ausbildung erreicht.

Im ersten Stadium der Entwicklung stehen die Achsenfäden, die man vielleicht besser allgemein als Achsennadeln bezeichnet, bei *Actinosphaerium* und *Actinophrys*. Bei dem erstgenannten Heliozoon (Fig. 58) sind sie zum größten Teil im Pseudopodium, und nur mit ihrem proximalen Ende ragen sie ein Stück in das stark vakuolisierte Exoplasma hinein, wo sie mit einer kleinen Anschwellung endigen. Daß die Achsennadeln zunächst nur in den Pseudopodien entstehen, ist natürlich, denn nur diese stehen unter dem direkten Einfluß der äußeren Reize; hat sich jedoch erst einmal eine starre Achsennadel gebildet, so wird dieselbe wie ein Hebel die Reize auf die Rindenschicht des Sarcoderkörpers übertragen. Der eine Arm des Hebels ist der bei weitem größte Teil der Achsennadel, welcher sich in der Achse des Pseudopodiums befindet, der andere Arm das Endchen, welches in die Rindenschicht des Rhizopodenkörpers hineinragt. Versetzt ein anstoßender Körper das distale Ende des Pseudopodiums und somit auch die Achsennadel in Bewegung, so überträgt sich dieselbe

an das proximale Ende der letzteren und bewirkt hier als trophischer Reiz stetige Verlängerung der Nadel in das Innere des Rhizopodenkörpers hinein. Während bei *Actinosphaerium* die Achsennadeln höchstens bis zur Grenze von Exo- und Entoplasma reichen (Fig. 58), sind sie bei *Actinophrys* bereits bis zur Oberfläche des central gelegenen Zellkerns vorgedrungen (Fig. 59).

Bei den meisten Heliozoen, welche mit Achsennadeln versehen sind, wachsen dieselben jedoch in centripetaler Richtung noch weiter, bis sie endlich im Centrum der Zelle in einem Knotenpunkte zum Zusammenstoß kommen. Mit diesem Moment ist die Entwicklung des Achsengerüsts in ihr zweites Stadium eingetreten. Weshalb wir der centralen Vereinigung der Achsennadeln eine solche Wichtigkeit beimessen, indem wir sie als Markstein einer neuen Entwicklungsstufe betrachten, ist leicht begreiflich, denn vorher hatten wir einzelne Achsennadeln vor uns, jetzt dagegen können wir zum ersten Mal von einem zusammenhängenden, einheitlichen Skelett reden. Die vorher dem Protoplasma lose eingelagerten Nadeln gewinnen hiermit festen Halt und gegenseitige Stütze, sie bilden ein System, das durch seine Statik radial und centripetal wirkenden mechanischen Insulten immerhin schon einigen Widerstand entgegenzusetzen wird. Das zweite Entwicklungsstadium des Achsengerüsts findet sich bei *Raphidiophrys*, *Acanthocystis* und *Actinolphus* verkörpert.

Die centrale Vereinigung der Achsennadeln zieht, wie zu erwarten, eine Störung des konzentrischen Schichtenbaues des Zellkörpers nach sich, indem durch sie der Kern mit dem ihn umgebenden Entoplasma exzentrisch verlagert wird. Auf dieselbe Ursache ist wahrscheinlich auch die frühzeitige, sogenannte präcocine, Kernteilung bei den Acantharien zurückzuführen.

Was die Festigkeit der Achsennadeln der Heliozoen anbetrifft, so ist zunächst zu bemerken, daß sie mit dem Alter zunimmt. KARL BRANDT, welcher zuerst genauere Untersuchungen¹⁾ über diesen Punkt anstellte, beobachtete, daß eine Achsennadel, die erst vor kurzem in einem neu gebildeten Pseudopodium entstanden ist, noch einen hohen Grad von Weichheit und Plasticität erkennen läßt, sie kann gegebenen Falls mit der Achsennadel eines

1) KARL BRANDT, Über die Achsenfäden der Heliozoen und die Bewegungen von *Actinosphaerium*. Gesellschaft naturforschender Freunde in Berlin, Sitzung vom 15. Oktober 1878.

benachbarten Pseudopodiums verschmelzen und wird bei eventueller Wiedereinziehung ihres Pseudopodiums von demselben leicht wieder resorbiert. Bei älteren Achsennadeln geht die Wiederauflösung durch die Sarcodien nicht mehr so leicht und ist hie und da vielleicht schon gänzlich unmöglich geworden. — Im allgemeinen stimmen jedoch die Achsengerüste der Heliozoen darin überein, daß sie durchweg noch nicht die nötige Stärke erlangt haben, um dem Weichkörper als selbständiges Skelett gegenüberzutreten zu können. Eine Achsennadel ist eben immerhin weiter noch nichts, wie eine axiale Differenzierung eines Pseudopodiums, ein Teil desselben, der noch in jeder Beziehung von ihm abhängig ist. Selbst das Achsengerüst der zweiten Entwicklungsstufe mit central vereinigten Achsennadeln kann sich nicht ohne den Weichkörper halten, mit dem Zerfall desselben fällt auch es der Zerstörung anheim. Bei den Acantharien ist dies anders geworden. Hier haben sich die Achsennadeln zu festen Stacheln umgebildet, die sich von dem Protoplasma überzug eines Pseudopodiums emanzipiert haben. Dieselben setzen ein festes Skelett zusammen, das nicht nur dem Weichkörper selbständig gegenübertritt, sondern sogar den letzteren in seinem ganzen Bau hochgradig beeinflussen kann, das Verhältnis ist also hier gerade ein umgekehrtes geworden, wie bei den Heliozoen; eine ganz analoge Erscheinung, wie die Entwicklung der festen Cuticulaschale aus einem zarten Schalenhäutchen. Der Übergang von der 2. zur 3. Entwicklungsstufe des Achsengerüsts, oder, was dasselbe sagen will, von den Heliozoen zu den Acantharien, bezeichnet den wichtigsten Wendepunkt in der Entwicklungsgeschichte des Achsengerüsts, ihm sind der Übergang von der 1. zur 2. und von der 3. zur 4. Entwicklungsstufe nicht gleichwertig, sondern untergeordnet. Während sich in der Entwicklungsgeschichte des Achsengerüsts innerhalb der Gruppe der Heliozoen die vorbereitenden Entwicklungsstadien abspielen, kommt es erst bei den Acantharien zur Bildung eines eigentlichen festen Skeletts, zu dem wir uns nun wenden wollen.

Die 3. Entwicklungsstufe des Achsengerüsts wird durch das Skelett der Acanthometren bezeichnet. Da hier die Verhältnisse komplizierter werden, indem eine ganze Reihe von Neubildungen uns mit einem Male entgegentritt, geben wir zunächst allein eine Beschreibung der thatsächlichen Befunde und lassen dann erst einen Versuch, diese mechanisch zu verstehen, folgen.

Der Darstellung der Gerüstkonstruktion der Acanthometren

legen wir eine typische Form, die *Xiphacantha serrata*, zu Grunde ¹⁾ (vergl. hierzu Fig. 62). Die feste Grundlage des Gerüsts wird von 20 kräftigen Akanthinstacheln gebildet, die in streng regelmäßiger Anordnung von dem Centrum des Systems radial ausstrahlen. Die Stacheln der Acantharien sind meist drehrund oder vierkantig (Fig. 63), oft ist, wie auch bei unserm Beispiel, in demselben Stachel beides vereinigt, seine proximale Partie vierkantig, das distale Ende drehrund (Fig. 64). Kurz vor dem proximalen Ende sind die Stacheln am stärksten, von hier aus verjüngen sie sich distalwärts ganz allmählich, während sich das proximale Ende zu einem kurzen Keil oder einer Pyramide zuspitzt (Fig. 63, 64). Mit diesen keilförmigen Enden sind die Stacheln im Centrum ineinander gestemmt (Fig. 61, 65, 66), nicht etwa, wie man anzunehmen geneigt wäre, verschmolzen. Zwischen diesen Skelettstacheln strahlen von Achsenfäden gestützte Pseudopodien aus, ebenso wie wir sie bei den Heliozoen kennen lernten, ihre Achsennadeln verlaufen ebenso wie die Stacheln bis zum Centrum (Fig. 60, 61). Auch sie sind regelmäßig verteilt, und zwar so, daß sie von den benachbarten Skelettstacheln möglichst weit abstehen oder, was dasselbe besagt, zwischen denselben genau die Mittelstellung einhalten. Zuweilen sind nur so wenig Pseudopodien vorhanden, daß zwischen je 2 Stacheln nur eins zu stehen kommt (Fig. 60, 61); sind sie jedoch sehr zahlreich, wie bei unserer *Xiphacantha serrata*, so müssen sie sich nach dem Gesetz der Mittelstellung in geraden Linien anordnen, die sich zwischen den Stacheln in Form eines polygonalen Netzwerkes hinziehen. Zu diesen radialen Bestandteilen des Gerüsts, den Stacheln und Achsennadeln, gesellt sich nun auch noch ein den strahligen Rhizopodenkörper rings umspinnender Stützapparat. Durch denselben ist der ursprünglich kugelige Sarcodkörper an den Stacheln kegelförmig emporgezogen, die sogenannten Stachelscheiden bildend. An der Spitze jeder Stachelscheide, dicht unterhalb des distalen Stachelendes, setzt sich ein Kranz von kontraktile Fäden (Myophrisken, HAECKEL) rings an den Stachel an. Diese Fäden sind im Gegensatz zu der verhältnismäßig trägen Sarcod energischer Kontraktion fähig und daher von HERTWIG auch schon ganz richtig mit den Muskelfibrillen der Infusorien, speziell dem Stielmuskel der Vorticellen verglichen worden. Mit ihrem oberen Ende sind die Myophrisken am Stachel fixiert, mit dem untern Ende dagegen stehen sie mit

1) Nach HERTWIG, Organismus der Radiolarien.

Fäden in Verbindung, die von hier ausstrahlen, indem sie an der Oberfläche des Sarcoderkörpers an den Stachelscheiden hinablaufen. Die Stützfäden der benachbarten Stachelscheiden treffen sich da, wo sich die Gebiete der letzteren berühren, und zwar ist dies dasselbe polygonale Liniensystem, in dem die Pseudopodien angeordnet sind. Dasselbe ist durch ein ebensolches polygonales Netz von Stützfäden verkörpert, die man zum Unterschied von den Stützfäden der Stachelscheiden als Grenzfäden bezeichnen kann. Durch diese Grenzfäden treten die Pseudopodien mit ihren Achsenadeln hindurch, und an sie ansetzen sich die Stützfäden, die beiderseits von den Stachelscheiden herabkommen; die Grenzfäden verbinden den ganzen Stützapparat zu einem einheitlichen System. Die Stacheln und das Netz der Stützfäden sind die passiven, die Myophrisken die aktiven Elemente des Stützapparates; die Stacheln lassen sich physiologisch mit den Knochen, die Myophrisken mit den Muskeln, die Stützfäden mit den Sehnen der Wirbeltiere vergleichen.

Wir sehen, auf der 3. Entwicklungsstufe des Achsengerüsts, in der Acantharienabteilung der Acanthometren, tritt uns schon ein sehr kompliziertes Gerüstsystem entgegen. Versuchen wir nun, für die Entstehung desselben ein mechanisches Verständnis zu gewinnen.

Der wichtigste Bestandteil des Acanthometrenskelettes sind die Radialstacheln, sie bilden die feste Grundlage des ganzen Gerüstwerkes. Ihre Entwicklung ist leicht verständlich, sie sind als einfache Fortbildung der Achsennadeln zu betrachten. Eine Anzahl von Achsennadeln der 2. Entwicklungsstufe, die in statisch und mechanisch wichtigen Rängen lagen, werden sich immer mehr und mehr verstärkt haben, bis sie imstande waren, als druck-, zug- und biegungsfeste Stäbe nicht nur sich selbst zu halten, sondern auch den Weichkörper zu stützen. Einmal zu selbständigen Organen geworden, üben nun die Stacheln einen bedeutenden Einfluß auf die Formation des Weichkörpers aus, indem die jeden Stachel umgebenden Partien desselben sich um ihn als ihre centrale Stütze gruppieren. Der ursprünglich homaxone Weichkörper wird polyaxon, er zerfällt in physiologischer Beziehung in kegel- oder pyramidenförmige Teile, mit ihrer Spitze stoßen dieselben im Centrum zusammen, ihre Basen bilden die Peripherie des Zellkörpers, jeder Stachel entspricht der Hauptachse einer Pyramide.

Ein solcher Stern von Radialstacheln für sich allein giebt

jedoch noch kein in jeder Hinsicht festgefügtes Gerüst ab, in radialer Hinsicht ist dies zwar der Fall, nicht dagegen in tangentialer. Radial wirkenden mechanischen Kräften gegenüber leisten die im Centrum fest ineinander gestemmten Radialstacheln wohl genügenden Widerstand, nicht aber tangential wirkenden. Durch seitlich anstoßende Fremdkörper, Wasserströmungen und ungleichmäßige Kontraktionen der Sarcode werden gerade die Stacheln als die einzigen festen Angriffspunkte beeinflußt und hin und her bewegt werden. Jeder Stachel wirkt unter dem Einfluß solcher tangential wirkender Kräfte als einarmiger, im Centrum des Systems fixierter Hebel, und durch die seitlichen Verschiebungen der Stacheln an ihrem distalen Ende wird das Sarcodenetz (*Sarcodictyum*, HAECKEL), welches sich an der Oberfläche des Rhizopodenkörpers zwischen den hervorragenden Stachelenden ausbreitet, in Zug und Spannung versetzt werden. Diese anhaltenden Zug- und Spannungsverhältnisse werden wieder als trophischer Reiz wirken, unter dessen Einfluß als funktionelle Anpassung das System der tangential verlaufenden zugfesten Stützfäden entsteht. Als funktionelle Anpassung entsprechen dieselben in ihrem Verlauf und ihrer physikalisch-mechanischen Leistungsfähigkeit genau den Kräften, unter deren Einfluß sie entstanden sind, die Kräfte äußerten sich in einer Zugwirkung, die von den Stacheln radial und im Verhältnis zum Weichkörper tangential verlief, als Resultat der funktionellen Anpassung entstehen zugfeste Fäden, die von den Stacheln radial und im Verhältnis zum Weichkörper tangential ausstrahlen. Ein schönes Beispiel von der Wirksamkeit der funktionellen Anpassung, deren Wesen darin besteht, daß sie auf mechanische Insulte mit der Bildung entsprechender zweckmäßiger Einrichtungen antwortet, in diesem Falle einer Vorrichtung den Ursprung giebt, welche gerade den Kräften, unter deren Einfluß sie entstanden ist, am besten entgegen wirkt. Hierdurch ist es möglich, aus dem Bau des fertigen Stützapparates umgekehrt auf die Kräfte zu schließen, durch deren Wirksamkeit und zu deren Aufhebung, wenn man sich teleologisch ausdrücken will, er entstanden sein wird. Ein ganz analoger Fall, wie er in der Struktur der Wirbeltierknochen schon lange bekannt ist, bei denen die Balken und Lamellen der Substantia spongiosa den Kurven des größten Druckes und stärksten Muskelzuges entsprechend verlaufen. — Die

Fadenzelte benachbarter Stacheln werden durch das polygonale, die Stacheln umziehende Fadennetz zu einem einheitlichen System verbunden, jeder Stachel steht, wie oben schon erwähnt wurde, in der Mitte einer solchen weiten Masche, zu derselben laufen seine Stützfäden herab, und durch sie wird sein Gebiet, nach der obigen Auffassung die Basis seiner Pyramide, von den Gebieten der benachbarten Stacheln abgegrenzt. Alle Achsenfäden wurden bei der Entwicklung des Acanthometrenskelettes nicht in Stacheln umgewandelt, sondern die Acanthometren besitzen neben den Stacheln, wie wir sahen, auch noch Pseudopodien mit gewöhnlichen feinen Achsennadeln, und zugleich sahen wir, daß diese Pseudopodien möglichst weit von den benachbarten Stacheln abstehen, d. h. auf den eben genannten Grenzlinien angeordnet sind, resp. (bei unserem Beispiel der *Xiphacantha serrata*) die die Stachelmaschen bildenden Grenzfasern durchbohren. Auch dieser Befund ist leicht verständlich. Jeder Stachel übt auf sein Gebiet einen maßgebenden Einfluß, ja, ich möchte fast sagen, unumschränkte Herrschaft aus, bei unseren Acanthometren ist dasselbe von den zu ihm gehörigen und nach ihm orientierten Stützfäden überspannt, bei den schalentragenden Acanthophracten, die wir nachher zu betrachten haben, von der von ihm ausgewachsenen Gitterplatte (Fig. 66, 67), und am instruktivsten wird dies Abhängigkeitsverhältnis dadurch erläutert, daß, wenn von einer solchen Gitterplatte sekundäre Nebenstacheln auswachsen, diese nicht radiär zum Radiolarienkörper, wie dies bei den Stacheln aller kieselchaligen Radiolarien der Fall ist, sondern in gleichem Sinne, d. h. parallel zu ihrem Hauptstachel verlaufen (Fig. 67). So lassen die Radialstacheln in ihrem Gebiet auch keine selbständigen radialen Achsenorgane aufkommen, und daher müssen sich die Axopodien in den neutralen Grenzlinien anordnen, wo sich die Einflüsse der benachbarten Stacheln gegenseitig aufheben. Die Axopodien genießen hierdurch außerdem den Vorteil, von den Grenzfasern in fester Lage fixiert zu werden, und auch sie ordnen sich so dem starren, regelmäßigen, streng radiären Bau des Acantharienkörpers unter. — Wir wollen jedoch nach dieser Abschweifung wieder auf den eigentlichen Stützapparat zurückkommen. Die Stützfäden sind von Stachel zu Stachel ausgespannt, wie das Tauwerk zwischen den Masten eines Schiffes. Vielleicht dürfte ein anderer Vergleich noch passender sein, da er die statisch-mechanische Wirkungsweise des Gerüstsystems besser erläutert. Die Konstruktion eines großen Zeltes, wie es besonders als Cirkus ver-

wandt zu werden pflegt, ist allgemein bekannt. Im Centrum der kreisförmigen oder polygonalen Grundfläche wird ein hoher Mast errichtet. Meist wird nun allerdings in den Boden ein Loch gemacht, in welches man den Mastbaum hineinstellt, dies hat jedoch nur den Zweck, das basale Ende desselben vor dem Ausrutschen zu bewahren, es würde dagegen nicht hinreichend sein, dem Baun die nötige Stabilität zu geben, ihn am Umfallen zu verhindern, dies geschieht durch eine andere Vorrichtung. Ringsherum um die Spitze des Mastbaumes werden Stricke befestigt, die nach dem Boden zu im Umkreis der Grundfläche des Zeltens an eingeschlagenen Pflöcken festgespannt werden; hierdurch ist der Mast in jeder Beziehung genügend festgestellt. Die Prinzipien des Gerüstbaues unserer als Beispiel gewählten *Xiphacantha serrata* (Fig. 62) stimmen vollständig mit denen einer solchen Zellkonstruktion überein. Jeder Stachel entspricht dem Maste eines Zeltens und die von ihm ausgehenden Stützfäden den ausgespannten Stricken. Streng genommen dürfte man diese Fäden daher auch nicht Stützfäden nennen, denn zwischen ihnen ist die Stachelspitze durch den allseitigen Zug eingespannt, sie hängt in ihnen ebenso wie das Achsenlager eines Velocipedrades an den als Speichen fungierenden Drähten, in allen diesen Fällen wird die Zug-, nicht Stütz- oder Biegefestigkeit der betreffenden Bestandteile des Systems in Anspruch genommen. — Die Gerüststacheln sind im Centrum nicht zu einem einheitlichen Stern verschmolzen, sondern (mit nur vereinzelt Ausnahmen: *Astrolithium*, *Acanthochiasma*, siehe weiter unten) nur ineinander gestemmt, sie bewahren ihre individuelle Selbständigkeit. Dies erscheint auf den ersten Blick absurd. Denn einmal sollte man erwarten, daß die Stacheln, die, wie wir oben sahen, von der Peripherie nach dem Centrum aufeinander zugewachsen sind, bei ihrem endlichen Zusammentreffen nun auch miteinander verwachsen würden, und dann würden die Stacheln durch eine centrale Verwachsung zu einem einheitlichen Skelett in jeder Hinsicht genügend fixiert sein, besonders wären sie daran verhindert, mit ihrem distalen Ende seitliche Exkursionen zu machen, und es bedürfte nicht erst der Bildung eines peripheren Systems von Stützfäden. Diese Widersprüche sind jedoch nur scheinbar, und bei einiger Überlegung erkennt man leicht die Gründe, infolge deren eine Verwachsung der Stacheln vermieden sein wird. Durch eine centrale Verwachsung würde ein zwar einheitliches festes Skelett erzielt werden, dasselbe wäre aber eben zu fest. Es würde als ein starrer Stachelstern im Rhizopodenkörper

sitzen und diesem Zwang anthun, ihn auch an mäßiger Bewegung seiner Teile in vieler Hinsicht hindern. Außerdem wäre es aber, und dies erscheint uns als das entscheidende Moment, mit einem großen Kraftaufwand verbunden, die Stacheln im Centrum fest zu verbinden, da ihr centrales Ende dem proximalen Ende eines langarmigen Hebels entspricht und sich daher gerade hier die Kräfte, die eine Bewegung des distalen Endes veranlassen, am kräftigsten, nach den bekannten Prinzipien der Hebelmechanik vielfach multipliziert, geltend machen. Das sich dicht unterhalb der distalen Stachelenden inserierende System der peripheren Stützfäden kann dagegen auf die ersteren einwirkende tangentiale Stöße dicht an ihrem Ursprungsort auffangen, wo sie noch nicht in nennenswerter Weise durch den Hebelmechanismus verstärkt sind, dann haben aber die Stützfäden vor einer festen centralen Verlötung noch den Vorzug, daß sie wohl eine Perturbation der Stacheln verhindern, nicht aber einen seitlichen Ausschlag der Stachelenden innerhalb mäßiger Grenzen. Außerdem gesellen sich zu dem passiven Stützapparat noch die aktiv beweglichen kontraktilen Fäden oder Myophrisken, die eine selbstthätige Regulierung der tangentialen Bewegung und der Stellung der Stacheln und des Spannungsgrades der Stützfäden von seiten des Organismus ermöglichen. Ihr punctum fixum haben die kontraktilen Fäden am Stachel, mit ihrem anderen Ende gehen sie in je einen Stützfaden über und verknüpfen denselben so mit dem Stachel; ihre Wirkungsweise ergibt sich aus dieser ihrer Position und dem oben gemachten Vergleich derselben mit den Muskeln der Wirbeltiere von selbst. Ebenso wie im vielzelligen Organismus ganze Zellenkomplexe sich zu den kontraktilen Muskeln umbilden, ist dies hier beim einzelligen Organismus mit einigen Sarcodesträngen der Fall gewesen. Durch die Einschaltung der Myophrisken ist das Gerüst der Acanthometren nicht mehr ausschließlich ein passiver Stützapparat, sondern außerdem noch ein aktiver Stütz- und Bewegungsapparat. Unter seinem anhaltenden Einfluß ist die Sarcode während der phylogenetischen Entwicklung, möglicherweise aber auch erst während der ontogenetischen, wahrscheinlich in der Umgebung der Stacheln an diesen in die Höhe zu den sogenannten Stachelscheiden ausgezogen worden; die durch die Stacheln bedingte polyaxone Grundform wird hierdurch noch ausgeprägter, der Acantharienkörper bekommt Sternform, die zu jedem Stachel gehörigen Sektoren des Zellkörpers sind nicht mehr einfache Pyramiden,

sondern jeder durch eine Masche der Grenzfäden umschriebenen Grundfläche einer solchen sitzt antipodisch orientiert eine Stachelscheide auf, durch den axialen Stachel werden die beiden entgegengesetzten Spitzen der zu ihm gehörigen Doppelpyramide verbunden. Kontrahieren sich die Myophrisken, so wird der Weichkörper an dem Netz der Stützfäden radial ausgezogen, also ausgedehnt, diese Volumenvergrößerung wird durch die Ausdehnung der Vakuolen vor sich gehen; eine Erschlaffung der Myophrisken hat im Gegenteil eine Kontraktion des Weichkörpers und somit eine Verminderung seines Volumens zur Folge. Mit einer solchen Vermehrung oder Verminderung des Körpervolumens wird nun eine entsprechende Verminderung und Vermehrung des spezifischen Gewichts Hand in Hand gehen, und die Myophrisken werden höchst wahrscheinlich die wichtige Aufgabe haben, die Hydrostatik des Körpers zu regeln. Kontrahieren sich die Myophrisken nur eines oder einiger benachbarter Stacheln, so werden hierdurch die anderen Stacheln nach dieser Richtung hingezogen werden. Endlich ist der Stützapparat durch die Myophrisken in den Stand gesetzt, äußeren mechanischen Insulten nicht nur passiven Widerstand entgegenzusetzen, sondern auch ihnen aktiv entgegenzuwirken. Das Achsengerüst der Acanthometren ist, wie wir sehen, von großer morphologischer Einfachheit im Verhältnis zu den hoch differenzierten Gerüsten, wie sie der Mehrzahl der übrigen Radiolarien eigen sind, wenigstens können wir dies sagen, solange wir nur das Skelett im engeren Sinne, also die vom Centrum ausgehenden Stacheln in Betracht ziehen. Aber auch nur in morphologischer Beziehung ist das Acanthometrenskelett primitiv, in physiologischer Beziehung ist es dagegen der vollkommenste Stützapparat, der bei Protisten überhaupt vorkommt. Die Gerüste aller übrigen Protisten sind starre, unbewegliche Stütz- und Schutzvorrichtungen, nur die Acanthometren besitzen ein Skelett, welches elastisch und frei beweglich, und somit auch mechanisch-physiologisch leistungsfähig ist, analog den Skeletten der höheren Tiere, etwa der Wirbeltiere. Was aber das Gerüstsystem der Acanthometren für uns ganz besonders anziehend macht, ist seine sinnreiche (sit venia verbo) Konstruktion, die mit großer Einfachheit die größte Zweckmäßigkeit vereinigt und dabei so klar und durchsichtig ist, daß wir ihre Entstehung mechanisch verstehen können.

Ich habe im Vorstehenden einen Gerüstbau zu Grunde gelegt, der für die Acanthometren als Typus angenommen werden kann. Abgesehen von

Differenzierungen der promorphologischen Achsenverhältnisse, die sich in der Verlängerung, Verkürzung oder morphologischen Auszeichnung bestimmter Stacheln zu erkennen geben, werden, besonders von HERTWIG, noch verschiedene Arten des Verlaufes der Stützfasern auf der Oberfläche des Weichkörpers teils konstatiert, teils wahrscheinlich gemacht. Ausnahmsweise kommt es auch zur centralen Verschmelzung der Stacheln, so sind bei *Astrolithium* alle Stacheln zu einem einheitlichen Stern verwachsen, bei *Acanthochiasma* immer 2 einander gegenüberstehende Stacheln zu einem Stachel, der dann durch den ganzen Rhizopodenkörper hindurchgeht, im ersteren Falle wird der Hebelmechanismus ganz aufgehoben werden, sofern er nicht etwa durch die Biegsamkeit der Stacheln noch ermöglicht wird, im letzteren Falle besteht das Gerüst aus halb so viel zweiarmigen Hebeln, wie früher einarmige vorhanden waren. Hier, wo es sich darum handelt, die Prinzipien der Gerüstbildung klarzulegen, muß es genügen, die Hauptpunkte an einem typischen Beispiel erläutert zu haben. Es möge jedoch darauf hingewiesen werden, wie lohnend es erscheint, die Befunde des Gerüstsystems bei einer größeren Anzahl von *Acanthometren* in ihren verschiedenen Variationen vergleichend zu betrachten. Es ist nicht daran zu zweifeln, daß durch eine solche Untersuchung sich interessante Einblicke in die Mechanik der Formbildung ergeben werden.

Schon bei vielen *Acanthometren* finden wir, daß von den Radialstacheln seitliche, tangentielle Apophysen auswachsen. Entweder bleiben dieselben nur klein, wie dies z. B. bei unserer *Xiphacantha serrata* der Fall war (Fig. 62, 64), oder sie erreichen eine stärkere Entwicklung, verzweigen sich mehrfach und bilden um den Stachel herum eine Gitterplatte. Bei vielen Formen endlich vergrößern sich diese Gitterplatten so, daß sie sich gegenseitig berühren und miteinander verwachsen. Es ist dann zwischen den Stacheln eine geschlossene Gitterkugel entstanden und das Achsengerüst ist hiermit in sein 4. Entwicklungsstadium eingetreten. Von den Gerüsten, deren Stacheln keine oder nur sehr kleine seitliche Abzweigungen zeigen, was vielleicht sogar teilweise auf individueller Variation beruht, bis zu einem Gerüst mit geschlossener Kugelschale, zwischen *Acanthometren* und *Acanthophracten*, kommen alle nur denkbaren Übergänge vor, der Zusammenhang von *Acanthometren* und *Acanthophracten* ist ein sehr inniger. Es ist schon sehr wahrscheinlich, daß das Skelett der *Acanthometren* sich polyphyletisch aus Achsengerüsten der 2. Entwicklungsstufe entwickelt hat, nahezu sicher kann man aber annehmen, daß zahlreiche *Acanthometren* zwischen ihren Stacheln eine geschlossene Gitterkugel gebildet und sich so zu Formen mit einem Achsengerüst der 4. Entwicklungsstufe umgebildet haben, die wir nach HAECKEL'S Vorgang unter dem Namen

der Acanthophracten zusammenfassen. Meist bleiben die Stellen, wo die Arme benachbarter Gitterplatten aufeinander getroffen sind, noch durch Nähte kenntlich (Fig. 65, 66), oft ist die Verschmelzung aber auch eine vollständige. Die Mehrzahl der Acanthophracten bildet nur eine Schale, diejenigen Formen jedoch, bei denen sich die Schale sehr frühzeitig anlegt, bilden mit der Vergrößerung des Weichkörpers, und nachdem derselbe die erste Schale umwachsen hat, eine neue Schale, und es kommt so zu ganz analogen, konzentrischen Schalensystemen wie bei den Polycystinen und speziell Spumellarien, nur sind bei den letzteren die Kugelschalen das Primäre, bei den Acanthophracten dagegen die Radialstacheln. Das Charakteristische der Schalenbildung der Acanthophracten ist aus den Figuren 65, 66 und 67 ersichtlich.

Hand in Hand mit der Ausbildung einer oberflächlichen Kugelschale gehen noch einige andere Veränderungen am Acanthometrenkörper vor sich. Zunächst verschwinden die Myophrisken und das Netz der Stützfäden, was sich leicht verstehen läßt, da dieselben ja immerfort mit der Schale kollidieren würden, sie werden durch dieselbe funktionsunfähig und daher unmöglich gemacht, zwei tangentiale Gerüstbildungen müssen sich eben notwendig gegenseitig ausschließen. Außerdem gehen bei den Acanthophracten noch die mit Achsennadeln versehenen Pseudopodien, die Axopodien, verloren, als letzte Reminiscenz an ein früheres Entwicklungsstadium des Achsengerüsts. Die Skelettstacheln haben hier eben die ausschließliche Herrschaft erlangt, sie strecken ihre Seitenarme über den ganzen Weichkörper aus, und vor ihnen müssen alle anderen Gerüst- und Stützbildungen weichen. Das Achsengerüst ist in den Acanthophracten am Endpunkt seiner Entwicklung angelegt. Es hat hier den höchsten Grad von Festigkeit, aber auch von Starrheit erreicht, die Elasticität und Beweglichkeit der vorhergehenden 3. Entwicklungsstufe ist dafür verloren gegangen. Der Übergang vom 3. zum 4. und letzten Entwicklungsstadium des Achsengerüsts bezeichnet in morphologischer Hinsicht zwar einen Fortschritt, in physiologischer Hinsicht aber einen entschiedenen Rückschritt. Das Achsengerüst der Acanthometren erscheint hauptsächlich zur Stütze, das der Acanthophracten besonders zum Schutze eingerichtet.

Nach meiner oben entwickelten Auffassung entsteht das Achsengerüst der Acantharien ursprünglich innerhalb der Pseudopodien, also peripher, und wächst von hier erst allmählich centralwärts in den

Weichkörper hinein. HAECKEL vertritt den entgegengesetzten Standpunkt, nach ihm legt sich das Achsengerüst von innen nach außen („centrogen“) an. Es ist daher nötig, unsere Betrachtungsweise derjenigen HAECKEL's gegenüber hier noch kurz zu rechtfertigen. Am klarsten formuliert HAECKEL seine Auffassung selbst in folgenden Worten: „Perigene und centrogene Skelette. Viel wichtiger als die topographische Beziehung des Skeletts zur Centralkapsel, nach welcher Ectolithia und Endolithia unterschieden werden können (§ 106), ist die Unterscheidung in perigene und centrogene Skelette, welche sich auf die primäre Entstehung des Skeletts außerhalb oder innerhalb der Centralkapsel gründet. Centrogene Skelette besitzen nur die Acantharien, die sich auch durch ihr Acanthin-Substrat von den kieseligen Skelettbildungen aller anderen Radiolarien unterscheiden; bei allen Acantharien beginnt die Skelettbildung im Mittelpunkte der Centralkapsel, von welchem aus 20 Radialstacheln centrifugal sich entwickeln. Die drei anderen Legionen hingegen besitzen ebenso allgemein perigene Skelette, welche ursprünglich außerhalb der Centralkapsel, niemals in ihrem Mittelpunkte entstehen“¹⁾.

HAECKEL behauptet, daß bei den Acantharien die Bildung des Stachelskelettes vom Mittelpunkte des Rhizopodenkörpers ausgeht, wir haben, um die Genese des Achsengerüsts zu verstehen, drei Methoden um Rat gefragt, und zwar 1) die der direkten Beobachtung, 2) die der morphologischen Vergleichung und 3) die der mechanisch-physiologischen Erklärung. Die erste Methode liefs uns im Stich, denn der ursprüngliche Prozeß der Genese des Achsengerüsts wird ein phylogenetischer und als solcher natürlich direkter Beobachtung nicht mehr zugänglich sein und über die Ontogenie der Acantharien, die die phylogenetischen Vorgänge eventuell mehr oder weniger deutlich widerspiegeln könnte, fehlt uns noch jede Erfahrung. Auf dem zweiten Wege, dem der morphologischen Vergleichung, kamen wir schon zu einem verwertbaren Anhaltspunkt, indem wir in Actinosphaerium und Actinophrys Formen kennen lernten, bei denen die Anlage des Achsengerüsts noch mehr oder weniger auf die Pseudopodien und die peripheren Plasmalagen des Rhizopodenkörpers beschränkt war und sich noch nicht bis zum Centrum Bahn gebrochen hatte. Am wertvollsten und ausschlaggebend für unser Urteil war jedoch die dritte Methode, der mechanisch-physiologische Erklärungsversuch. Wir hoffen durch denselben in den obigen Zeilen die eigenartige Entstehung des Achsengerüsts von außen nach innen plausibel gemacht zu haben. Wir sind also durch unsere Beobachtungen und Reflexionen nur zu Resultaten gelangt, welche einheitlich für unsere Auffassung von der Skeletogenese der Acantharien sprechen, und umgekehrt erklärt die letztere alle in Betracht kommenden Punkte in zufriedenstellender Art und Weise. Von Wert sind aber außerdem eine Reihe von Verhältnissen als Beweise für die Richtigkeit unserer Theorie, deshalb, weil sie gegen die entgegengesetzte An-

1) HAECKEL, Grundrifs einer allgemeinen Naturgeschichte der Radiolarien. Berlin, 1887. § 107.

sicht HAECKEL's sprechen, wir können sie für uns als indirekte Beweise in Anspruch nehmen. Zunächst gehört hierher der Umstand, daß die Acantharienstacheln im Centrum meist nicht verschmolzen, sondern ohne materielle Verbindung einfach ineinandergestemmt sind. Wäre das Skelett vom Centrum aus entstanden, so wäre es nicht einzusehen, weshalb es sich nicht einheitlich angelegt hätte, der Befund bestätigt nur die Annahme von der getrennten Anlage der Stacheln und ihrem erst sekundären Zusammentreffen im Centrum des Weichkörpers. — Weiter zweifelt wohl niemand daran, daß die Achsennadeln Einrichtungen sind, die als Stütze der Pseudopodien mit diesen in engstem Zusammenhange stehen. Hätte nun die erste Anlage des Achsengerüsts im Centrum des Weichkörpers stattgefunden, so wäre dasselbe zuerst funktions- und somit auch bedeutungslos gewesen, und hätte erst bei dem weiteren Verlauf seiner Entwicklung seine Achsenstrahlen in die Pseudopodien hineinschicken können: in einer Annahme allein ein physiologischer und ein morphologischer Widerspruch zugleich. — Der Zellkörper der Heliozoen und Radiolarien ist normalerweise streng konzentrisch geschichtet. Durch den centralen Stachelstern des Achsengerüsts wird dieser konzentrische Schichtenbau notwendigerweise gestört, entweder muß Kern und Endoplasma zur Seite rücken (Raphidiophrys, Acanthocystis), oder der Kern teilt sich frühzeitig in zahlreiche kleine Kerne, wie bei den meisten Acantharien (diese sogen. präcocine Kernteilung der Acantharien führt HAECKEL selbst auf den Einfluß des centralen Stachelsternes zurück, eine Ansicht, der wir oben schon vollständig zustimmten). Unter der Annahme eines centrogenen Ursprungs des Achsengerüsts müßte also nicht nur ein im Anfang völlig bedeutungsloses Organ entstehen, sondern es müßte sogar als solches bedeutungsvolle Umwälzungen im Bau des Zellkörpers bewirken! — Die Schalen und Skelette der übrigen Gerüstbildungstypen entstehen in den oberflächlichen Partien des Sarcoderkörpers, da, wo eine regere Wechselwirkung zwischen Organismus und Außenwelt deren Bildung bedingt. Das Achsengerüst würde nach der Annahme HAECKEL's die einzige Ausnahme von dieser Regel machen. Unsere Theorie beseitigt diesen Widerspruch, indem sie zeigt, wie die Achsennadeln peripher angelegt werden unter dem Einfluß mechanischer Kräfte der Außenwelt auf die Pseudopodien, und wie sie sich erst nach und nach infolge einer eigentümlichen centripetalen Verlagerung der als trophischer Reiz wirkenden Kräfte gleichsam in den Zellkörper einbohren, um endlich im Centrum aufeinander zu stoßen. — Unsere Theorie der Bildung des Achsengerüsts bleibt natürlich immerhin noch eine Theorie, aber, wie ich gezeigt zu haben hoffe, eine plausible. Sie bringt das Achsengerüst inbezug auf seine Genese und sein Wesen unserem Verständnis wenigstens ein Stück näher, und mehr kann man von einer Theorie zunächst nicht verlangen. Ob sie wirklich etwas Wahres getroffen hat, muß die Zukunft lehren.

Zum Schlusse fassen wir unsere Darstellung von der Entwicklung des Achsengerüsts noch einmal in der folgenden Übersicht zusammen:

<p>Urgrund der Entstehung eines Achsengerüsts durch funktionelle Anpassung.</p>	}	<p>Vorübergehende Bildung eines Achsenstranges in den Pseudopodien infolge von Reiz. — Miliola, M. SCHULTZE; Diffugia, VERWORN.</p>
<p>I. Hauptabschnitt der Entwicklung. Heliozoen.</p>	}	<p>I. Stadium, Actinosphaerium, Actinophrys. Achsennadeln isoliert in den einzelnen Pseudopodien, noch nicht bis zum Centrum des Weichkörpers vorge- drungen.</p>
<p>Zarte, vom Weichkörper noch abhängige, z. T. noch vergängliche, resorbierbare Achsennadeln.</p>	}	<p>II. Stadium, Raphidiophrys, Acanthocystis, Actinolphus. Achsennadeln im Centrum des Weichkörpers aufeinander gestossen.</p>
<p>II. Hauptabschnitt der Entwicklung. Acantharien.</p>	}	<p>III. Stadium, Acanthometren. Eine Anzahl von Achsenfäden zu festen Skelettstacheln entwickelt, dieselben sind im Centrum zusammengestemmt. Neben dem durch dieselben gebildeten festen Gerüst bestehen noch Pseudopodien mit gewöhnlichen Achsennadeln und die Myophrisken mit ihrem Stützfasernetz. — Resultat: elastischer, beweglicher Stützapparat, physiologischer Höhepunkt der Entwicklung. — Hauptfunktion: Stütze.</p>
<p>Festes, von der direkten Abhängigkeit des Weichkörpers emanzipiertes Skelett, das umgekehrt auf denselben gestaltend zurückwirkt.</p>	}	<p>IV. Stadium, Acanthophracten. Entwicklung einer geschlossenen Gitterschale von den Skelettstacheln aus. Korrelationserscheinungen: Verschwinden von Axopodien, Myophrisken und Stützfäden. — Resultat: festgefügt, starres, unbewegliches Skelett, morphologischer Höhepunkt der Entwicklung. — Hauptfunktion: Schutz.</p>

(Fortsetzung folgt im nächsten Heft.)

Die Principien der Gerüstbildung bei Rhizopoden, Spongien und Echinodermen.

Ein Versuch zur mechanischen Erklärung organischer Gebilde.

Von

Dr. Friedrich Dreyer in Jena.

Hierzu Taf. XV—XXIX.

(Fortsetzung.)

III. Abschnitt.

3. Gerüstbildungstypus: Die Vierstrahlergerüste.

Das morphologische Grundelement der Vierstrahlergerüste ist das vierstrahlige Spiculum, es ist die einfachste Form, in der uns die Tektonik des Vierstrahlergerüsts in seinen charakteristischen Eigentümlichkeiten entgegentritt.

Was man unter einem Vierstrahler zu verstehen hat, ist aus der Morphologie der Spongienpicula allgemein bekannt. Die 4 idealen Strahlen werden durch Stacheln oder Nadeln verkörpert, die im typischen Falle, gleiche Winkel zu einander bildend, in der Richtung der Tetraederachsen von dem centralen Radiationspunkte des Systems ausstrahlen. Meist sind jedoch die Verhältnisse nicht so regelmäßig entwickelt, die Winkel zwischen den Stacheln sind ungleich und zwar meist so, daß ein Stellungsunterschied zwischen 3 Stacheln und dem von deren Radiationspunkt sich erhebenden 4. Stachel in die Augen springt; jene kann man dann passenderweise als die Basalstacheln, diesen als Apikalstachel bezeichnen.

Die Eigentümlichkeiten in der Architektonik des Vierstrahlergerüsts sind in ihren wesentlichen Punkten bereits am einfachen vierstrahligen Spiculum angedeutet: das Vierstrahlergerüst ist fähig,

sich in 2 Wachstumsrichtungen auszubilden. Betrachten wir den organisierten Körper, an dessen Oberfläche sich dasselbe entwickelt, als Kugel, und denken wir uns einen Vierstrahler in der Weise auf dieselbe aufgesetzt, daß seine 3 Basalstacheln, die wir mit dem gemeinsamen Namen des basalen Tripodiums bezeichnen können, der Kugeloberfläche aufliegen, während der Apikalstachel distalwärts nach außen gerichtet ist, so können wir diese beiden Wachstumsrichtungen als tangentiale und radiale bezeichnen. In der tangentialen Wachstumsrichtung, der die 3 Basalstrahlen zu Grunde liegen, kommt es zur Entwicklung von Gitterplatten, deren Balken, ebenso wie es bereits bei dem basalen Tripodium zu erkennen war, unter einem Winkel von etwa 120° zusammenstoßen und sich verzweigen. Hierdurch wird es bedingt, daß in jedem Knotenpunkte 3 Gerüstbalken zusammenstoßen, daß sich jeder Balken bei seinem Weiterwachstum dichotomisch verzweigt, und daß die durch das Balkennetz gebildeten Maschen bei regulärer Ausbildung sechseckige Form haben. In der radialen Wachstumsrichtung entwickeln sich die dem Apikalstachel des Vierstrahlers entsprechenden Radialstacheln, die sich wie dieser von den Knotenpunkten des tangentialen Balkenwerkes erheben. Bei dem Aufbau der zusammenhängenden Vierstrahlergerüste hat das tangentiale Gitterwerk den größten Anteil und ist stets vertreten, während die Ausbildung von Radialstacheln häufig unterbleibt; tritt uns aber der Typus des Vierstrahlergerüsts in Gestalt von isolierten Spiculis entgegen, so können dieselben sogar bis zur Form von einaxigen Stabnadeln reduziert werden.

Das Vierstrahlergerüst ist in vieler Beziehung der wichtigste der uns beschäftigenden Gerüstbildungstypen. Einmal ist es nicht auf eine Gruppe beschränkt, sondern nimmt bei 3 großen Organismenabteilungen die herrschende Stellung ein, bei Polycystinen, Spongien und Echinodermen; also gerade da, wo die Skelettbildung im ganzen Organismenreiche den höchsten Grad der Entwicklung erreicht. Aber auch von der chemischen Natur des Materiales ist unser Gerüstbildungstypus unabhängig, er baut mit allen 3 Materialien, die bei der Gerüstbildung bei niederen Organismen überhaupt in Betracht kommen, mit kohlen-saurem Kalk, Kiesel- und Hornsubstanz. Diese Universalität des Vierstrahlergerüsts wird dadurch erklärlich, daß seine Bildung durch allgemein gültige, rein mechanische Gesetze bedingt ist, eine Erkenntnis, die nicht weniger als die beiden bereits genannten Momente die Wichtigkeit und be-

sonders das wissenschaftliche Interesse des Vierstrahlergerüstes begründen dürfte.

Wir gliedern unsere Betrachtung des Vierstrahlergerüstes in 2 Hauptteile. Im ersten, vergleichend-morphologischen Teile werden wir nachweisen, daß den Gerüsten der in Frage kommenden Organismen der Vierstrahlertypus zu Grunde liegt, und schildern, in welcher Weise nach diesem Typus die Gerüstbildung bei den verschiedenen Organismenabteilungen von statten geht, wie sich der Entwicklungsgang des Skelettes in seinen Hauptzügen darstellt. Im zweiten, ätiologischen Teile zeigen wir dann, daß und wie die Bildung des Vierstrahlergerüstes durch rein mechanische Gesetze bedingt ist.

I. Vergleichende Morphologie der Vierstrahlergerüste.

a) Das Skelett der Spongien.

Bei den Spongien liegen die Gerüstbildungsverhältnisse am klarsten und sind daher hier schon lange bekannt, teilweise auch morphologisch richtig gedeutet, erkannt worden. Der Hauptgrund hiervon liegt darin, daß die Spongiengerüste sich meist noch aus isolierten Spiculis konstituieren, und wo es zur Bildung eines zusammenhängenden Skelettes kommt, sind die Spicula nicht untereinander verschmolzen, sondern nur verkittet, so daß ihre Individualität noch deutlich gewahrt bleibt. Außerdem ist die morphologische Umwandlung der typischen Formen bei den Spongiennadeln noch nicht weit vorgeschritten, entweder sie lassen den Typus des Vierstrahlers noch deutlich erkennen, oder sich doch leicht auf denselben zurückführen.

In bezug auf den Gerüstbildungstypus müssen wir zunächst die Hexactinelliden von allen übrigen Spongien abtrennen, ihre Spicula gehören einem ganz andern, bis jetzt in bezug auf seine Bildungsfaktoren noch rätselhaften Gerüstbildungstypus an. Alle übrigen Spongien, die übrigen Kieselschwämme, die Kalkschwämme und die Hornschwämme besitzen Vierstrahlergerüste.

Die Skelette der Kiesel-, Kalk- und Hornschwämme lassen zwar in ihrem allgemeinen Habitus gewisse Unterschiede erkennen, dieselben sind jedoch nebensächlicher Natur, beruhen auf sekundären Differenzen der Art und Weise, wie die Spicula zusammengefügt sind; der Typus der Nadelformen bleibt aber hiervon unberührt. Die Morphologie der Spicula zeigt sich völlig unabhängig von der chemischen Natur des Materiales,

sie ist überall dieselbe, weshalb wir auch die 3 Spongien-
gruppen gemeinsam behandeln können und werden. Die
Figuren 68—74 beziehen sich auf Kalkschwämme, 75—81 auf
Kieselschwämme, 82 und 83 auf Hornschwämme.

Typische Vierstrahler kommen besonders häufig vor bei Kalk-
schwämmen, Tetractinelliden und Lithistiden (Fig. 68, 69, 75),
jedoch auch bei Hornschwämmen (Fig. 82) sind in einigen Fällen
typische vierstrahlige Spicula vorhanden. Meist wird aber das
morphologische Element des Vierstrahlers mehr oder weniger
alteriert, wie es gerade die lokalen Bildungsbedingungen und Be-
dürfnisse des Spongienorganismus mit sich bringen. Das Spiculum
dient als Baustein des Spongienskeletts und muß sich den For-
derungen desselben anpassen, die Spicula der Dermalseite sind
meist anders gestaltet als die der Kanal- und Gastralwände,
noch stärker werden die Abweichungen, wo es zur Bildung spe-
zieller Anpassungen kommt, wie z. B. bei den kaminförmigen
Stachelkränzen in der Umgebung der Oscula und den Wurzel-
schöpfen an der Basis mancher Spongien. Die häufigste Verände-
rung, welche sich am Vierstrahler abspielt, besteht in der Unter-
drückung der Bildung eines Stachels, den wir als den Apikalstachel
betrachten können; die hierdurch entstehenden Dreistrahler ge-
hören zu den verbreitetsten Nadelformen (Fig. 72, 70, 73, 74, 79,
81a, 83). Die Reduktion der Stachelanzahl kann jedoch noch
weiter gehen und zur Bildung einfacher Stabnadeln führen und
zwar kann dies auf dreierlei Art und Weise geschehen. Einmal
kann der Rückbildungsprozeß direkt vom Vierstrahler ausgehen,
der Apikalstachel wird auf Kosten des basalen Tripodiums immer
mehr verlängert (Fig. 71, 76); während das letztere ihm gegen-
über stark zurücktritt, vertritt er den Hauptteil des Spiculums.
In extremen Fällen sitzt das basale Tripodium als kleiner un-
scheinbarer Knoten am einen Ende des verlängerten Apikalstachels
(Fig. 78), und es bedarf nur noch einer gänzlichen Rückbildung
desselben, so ist der Apikalstachel zur Stabnadel geworden. Der-
selbe Vorgang kann sich auch beim Dreistrahler abspielen, auch
hier kann durch extreme Verlängerung eines Stachels (Fig. 70)
unter gleichzeitiger Rückbildung der beiden anderen eine Stab-
nadel entstehen. Drittens endlich kann umgekehrt ein Stachel
des Dreistrahlers rückgebildet und die beiden anderen in der
Entwicklung gestärkt und zur Stabnadel ausgezogen werden, wie
dies aus der Übergangsreihe von Figur 81a—f zu ersehen ist.
Eine Stabnadel kann also entweder einem oder zwei Stacheln des

vierstrahligen Spiculums entsprechen (abgesehen davon, daß auch aus den sechsstrahligen Hexactinellidenspiculis Stabnadeln hervorgehen). — Ein anderer Faktor der Veränderung der typischen Grundform ist in der Variabilität der Winkelbildung gegeben. Am meisten schwankt der Winkel zwischen Apikalstachel und basalem Tripodium. Oft ist derselbe sehr groß, die Basalstacheln einander also nach unten sehr genähert (Fig. 76) und bilden so ein nach oben spitz zulaufendes Zelt, von dessen Spitze sich der Apikalstachel erhebt. Bei anderen Formen weichen die Basalstacheln immer mehr auseinander, der Winkel, den sie mit dem Apikalstachel bilden, verkleinert sich stetig, bis er endlich die Größe eines Rechten erreicht hat (Fig. 69). Darüber hinaus geht die Verkleinerung des Winkels seltener, immerhin kommt es jedoch noch häufig genug vor, daß derselbe zu einem spitzen Winkel wird. Die Basalstacheln krümmen sich dann nach oben dem Apikalstachel zu, und das Spiculum gewinnt so das Aussehen eines Ankers (Fig. 71, 77, 78). Analogen Schwankungen unterliegen auch die Winkel, welche die Basalstacheln des Vierstrahlers untereinander bilden, und diejenigen zwischen den Stacheln des Drei-strahlers (Fig. 73). Oft erfahren die Stachelenden, zuweilen auch die ganzen Stacheln, hackenförmige Krümmungen (Fig. 71, 77), und an den Stachelenden spielen sich noch eine große Reihe von anderweitigen Umgestaltungen und Differenzierungen ab (Fig. 69). Besonders charakteristisch sind die wurzelartigen Wucherungen an den Stachelenden der Lithistiden (Fig. 79, 80). Diejenigen benachbarter Stachelenden verflechten sich innig miteinander und verbinden so die einzelnen Spicula zu einem zusammenhängenden, meist sehr festen Skelett. Bei den Lithistidenabteilungen der Rhizomorinen und Megamorinen erstreckt sich diese unregelmäßige Wucherung über die ganzen Spicula und verwandelt so das Skelett in ein ganz unregelmäßiges knorriges Flechtwerk, von dessen Elementen keine bestimmte morphologische Gestaltung mehr zu erkennen ist. — Wir wollen an dieser Stelle naturgemäß nicht näher auf die zahllosen Variationen der Spongiengerüste eingehen, zumal da die Morphologie der Spongienskelette durch eine umfangreiche Litteratur zur Genüge bekannt ist. Wir haben nur einige Hauptpunkte herausgegriffen, um zu zeigen, daß trotz aller sekundären Umgestaltungen und Differenzierungen der Spicula der Vierstrahlertypus bei den Spongiengerüsten klar zu Tage tritt.

Erwähnung möge nur noch der Umstand finden, daß man

verschiedentlich Spiculis begegnet, deren Nadeln sich an ihren Enden dichotomisch verzweigen (Fig. 75, 80). Dies ist mehr wie eine einfache Differenzierung der Stachelenden, es ist der erste Schritt, welcher über die morphologische Individualität eines Vierstrahlers hinausführt. Jeder Stachel wird durch die dichotomische Verzweigung zu einem eigenen Dreistrahler. Wir werden sehen, daß bei den Echinodermen und Polycystinen durch diesen Wachstumsvorgang ganze Gitterplatten und zusammenhängende Schalen gebildet werden.

Es braucht wohl kaum erst darauf hingewiesen zu werden, daß wir scharf zu unterscheiden haben zwischen nur sekundär und äußerlich verkitteten Spiculis und einem einheitlichen Vierstrahlergerüst. Wo wir bei den Spongien zusammenhängenden Skeletten begegnen, sind dieselben stets durch nachträgliche Verbindung vorher getrennter Spicula entstanden, deren morphologische Individualität auch nach der Verbindung meist noch deutlich erkennbar ist. Teils ist die Verbindung der Spicula eine rein mechanische, wie bei der soeben erwähnten Wurzelverflechtung der Lithistiden, teils werden die Spicula durch um sie ausgeschiedene Hornsubstanz verkittet (Kieselschwämme) oder in Hornfaserstränge völlig eingebettet (Fig. 84) (Uebergang von Kieselschwämmen zu Hornschwämmen), teils endlich werden die parallel aneinandergelegten Nadeln der einander benachbarten Spicula durch einen nachträglich gebildeten Kieselmantel verlötet (Fig. 85) (dictyonine Hexactinelliden), aber auch in diesem Falle geht die sekundäre Natur der Verbindung aus den getrennt nebeneinander herlaufenden Achsenkanälen der verkitteten Nadeln deutlich hervor. Ganz anders verhält es sich mit den Gitterplatten und Schalen der Echinodermen und Polycystinen, die von vornherein, wenigstens ontogenetisch, einheitlich angelegt sind. Diese Art der Gerüstbildung bezeichnet gegenüber derjenigen der Spongien eine höhere Entwicklungsstufe, zu der die oben erwähnte distale dichotomische Verzweigung der Stachelenden bei Spongien hinüberweist.

b) Die Skelettbildung der Echinodermen.

Das Skelett der Echinodermen übertrifft an Komplikation der morphologischen Zusammensetzung und an physiologischer Leistungsfähigkeit, kurz an Höhe der Ausbildung alle tierischen Skelette. Hiernach würde zunächst niemand vermuten, dass es ebenfalls auf den einfachen Typus des Vierstrahlergerüsts zurückführbar ist. Um so interessanter und wichtiger ist es, daß in der neueren Zeit aus den Untersuchungen SELENKA's und SEMON's, hervorgeht, daß das Skelett bei sämtlichen Echinodermen ursprünglich nach unserem Typus des Vierstrahler-

gerüstes angelegt wird und somit auch seine Bildung sich einer mechanischen Erklärung zugänglich erweist.

Wir werden im Folgenden die erste Anlage und Entwicklung des Echinodermenskelettes in seinen Hauptzügen schildern, indem wir uns an den Bericht SEMON's¹⁾ eng anlehnen.

Die erste Anlage des Skelettes verläuft bei allen Echinodermen in hohem Grade übereinstimmend.

Verfolgen wir zunächst die Bildung eines Skelettelementes bei einer Seeigellarve. Zuerst tritt in einer Mesenchymzelle ein kleines, kaum erst sichtbares Kalkkörnchen auf (Fig. 86 *a*). Dasselbe hat zunächst noch keine bestimmte ausgesprochene Gestalt, es vergrößert sich aber allmählich und nimmt dabei die Form eines kleinen Tetraeders an (Fig. 86 *b*). Das Wachstum des Tetraeders schreitet weiter fort, so daß dasselbe mit der Zeit eine einseitige Auftreibung der Bildungszelle veranlaßt (Fig. 86 *c*). Betrachtet man den Kalkkörper bei stärkerer Vergrößerung, so sieht man, daß derselbe ungemeine Ähnlichkeit mit einem echten Tetraederkrystalle besitzt und sich von einem solchen nur dadurch unterscheidet, daß seine Flächen nicht vollkommen eben, sondern nach innen etwas konkav eingebogen sind (Fig. 86 *c'*). Endlich tritt ein Stadium ein, wo die Bildungszelle dem Tetraeder zu klein wird, sie vermag ihn nicht mehr in sich zu beherbergen, und so rückt er aus ihr heraus, um seine intracelluläre Lage mit einer intercellulären zu vertauschen (Fig. 86 *d*). Etwa gleichzeitig mit dieser Lageveränderung tritt auch eine Veränderung im Wachstumsmodus des Kalkkörpers ein. Derselbe vergrößert sich nicht mehr gleichmäßig in den vier Richtungen des Tetraeders, sondern 3 Ecken des letzteren wachsen zu Armen resp. Nadeln aus, die sich zwischen die Mesenchymzellen einschieben, das Wachstum in der Richtung der 4., senkrecht emporstrebenden Tetraederecke unterbleibt dagegen (Fig. 86 *d*). Das Tetraeder wird somit zum dreistrahligen Spiculum, im Centrum des letzteren bleibt das Tetraeder jedoch noch eine Zeit lang deutlich sichtbar (Fig. 86 *d*, *d'*). Bei stärkerer Vergrößerung bemerkt man, daß die sich bildende Nadel von einem organischen Häutchen überkleidet wird (Fig. 86 *d*, *d'*). Das Endresultat des Prozesses ist ein typisches dreistrahliges Spiculum (Fig. 86 *e*).

1) R. SEMON, Beiträge zur Naturgeschichte der Synaptiden des Mittelmeers. Mitteil. d. Zool. Stat. zu Neapel, Bd. VII, Heft 2.

„Wir sahen, daß die Dreistrahler, aus denen sich das Pluteusskelett bildet, ursprünglich von kleinen Tetraedern, also vierachsigen Gebilden abzuleiten sind. Dies scheint nun ein ganz allgemeines Gesetz zu sein, und wenige, wohl nur scheinbare Ausnahmen abgerechnet, glaube ich, sind alle Kalkbildungen der Echinodermen (Larven und entwickelter Tiere) im Grunde von derartigen Tetraedern abzuleiten. Bei einem Teil entwickeln sich alle vier Achsen weiter: in diese Reihe gehören die Rädchen der Auricularien und Holothurien und die Stacheln der Asteriden, Ophiuriden und Echiniden. In einer zweiten Reihe von Fällen entwickeln sich nur drei Achsen, und die vierte tritt zurück. In diesem Falle erfolgt dann das wirkliche Längenwachstum mit all seinen komplizierten Gabelungen und Verzweigungen in einer Ebene, und nur die bloße Dickenzunahme erfolgt auch in anderen Ebenen. In diese Kategorie gehören die plattenförmigen Skelettbildungen sämtlicher vier Echinodermenordnungen, also bei weitem die Mehrzahl aller Skelettbildungen bei den Echinodermen überhaupt“¹⁾. Wir sehen also, daß SEMON durch seine Untersuchungen über das Echinodermenskelett zu Resultaten gekommen ist, welche mit unserem in der Einleitung zu diesem Abschnitt erwähnten allgemeinen Wachstumsgesetz für die Entwicklung der Gerüste aus dem Vierstrahler vollkommen übereinstimmen. Die tangentialen Schalen- und Plattenbildungen entwickeln sich aus dem basalen Dreistrahler; wo radiale Stacheln zur Ausbildung kommen, dient der Apikalstrahl als Ausgang und Grundlage der Entwicklung.

Die Entwicklung eines Echinodermenstachels verläuft demnach in der folgenden Weise. Als Beispiel wählen wir einen Stachel der Ophiuride des *Pluteus paradoxus*. — Aus dem Tetraeder geht durch Auswachsen aller 4 Ecken zu Stacheln ein typisches vierstrahliges Spiculum hervor (Fig. 87 *a*). Dasselbe vergrößert sich durch Wachstum, und zunächst wachsen dann am Apikalstachel dicht unter dessen Spitze drei Seitenarme aus, welche in ihrer Stellung den 3 Basalstacheln entsprechen (Fig. 87 *b*). Sie bilden sich später zu tangentialen Stützbalken des Stachels aus, wie aus Figur 87 *d* ersichtlich sein wird. Während dessen entwickelt sich aus den Basalstacheln die Fußplatte des Stachels. Jeder derselben wächst zu diesem Ende dichotomisch

1) loc. cit. pag. 293.

zu 2 Armen aus, und das Ganze erhält schließlich durch einen umlaufenden Ring einen festen äußeren Abschluß (Fig. 87 *c*). Auf der so gebildeten basalen tangentialen Grundlage vollzieht sich dann die definitive Ausgestaltung des Stachels.

Die Stacheln zeigen uns den Weg zum Verständnis der Holothurienrädchen, diese entsprechen dem basalen Teil einer Stachelanlage. Die einzige Schwierigkeit, welche sich diesem Vergleiche entgegenstellt, besteht darin, daß das Holothurienrädchen nicht dreistrahlig ist, wie die Fußplatte eines Stachels, sondern sechs- und mehrstrahlig; aber auch diese Schwierigkeit ist leicht zu überwinden. Man begegnet nämlich zuweilen Fußplatten von Stacheln, die von dem normalen Verhalten (Fig. 87 *c*) dadurch abweichen, daß die 6 sekundären peripheren Arme nach dem Centrum zusammenrücken, so daß der centrale primäre Dreistrahler kaum noch als solcher zu unterscheiden ist (Fig. 88). An solche Befunde schließen sich dann unmittelbar solche Fußplatten an, bei denen die sekundären Arme im Centrum völlig zusammengestoßen sind und den primären Dreistrahler ganz verdrängt haben. Das Resultat ist ein Rädchen mit 6 Speichen (Fig. 89), welches wir nun ohne weiteres einem sechsstrahligen Holothurienrädchen (Fig. 90) gleichsetzen können, nur müssen wir bedenken, daß beides, die sechsstrahlige Fußplatte des Stachels und das sechsstrahlige Holothurienrädchen, in letzter Linie 4 Dreistrahlercentren zu homologisieren ist, die im nunmehrigen einheitlichen Centrum vereinigt sind. Die vielstrahligen Holothurienrädchen (Fig. 91) sind durch sekundäre Vermehrung der Strahlen leicht aus dem sechsstrahligen entstanden zu denken.

Endlich möge noch kurz der Entwicklung der Synaptidenanker mit ihren zugehörigen Platten gedacht werden, die in mancher Hinsicht eigenartig und abweichend von den bisher geschilderten Entwicklungstypen verläuft. Abweichend von dem Typus ist die Genese insofern, als sie nicht von einem vierachsigen Gebilde ihren Ausgang nimmt, sondern Anker sowohl als Platte legen sich zunächst stabförmig an. Die Entwicklung beginnt mit der Anlage des Ankers, der zuerst gebildete Stab (Fig. 92 *a*) entspricht dem Ankerstiele. Es dauert nicht lange, so wächst das Ende desselben in 2 Seitenstrahlen aus (Fig. 92 *b*), die anfangs rechtwinklig vom Hauptstrahle abgehen, um sich während des weiteren Verlaufs der Entwicklung nach hinten umzukrümmen, es sind die Ankerschaukeln. Bald nach ihrem Aus-

wachsen zeigt sich dann auch die erste Anlage der Gitterplatte als ein kurzes Stäbchen, welches rechtwinklig zur Längsachse des Ankerstiels auf diesem etwa in der Mitte liegt (Fig. 92 *c*). Dasselbe beginnt bald sich an seinen beiden Enden dichotomisch zu verzweigen (Fig. 92 *d*), nachdem die Seitenzweige eine bestimmte Länge erreicht haben, verzweigen sie sich abermals (Fig. 92 *e*), und durch solche fortgesetzte dichotomische Verzweigung bei gleichzeitiger Verschmelzung aufeinanderstoßender Balkenenden entsteht eine von meist sechseckigen Poren durchbrochene Gitterplatte (Fig. 92 *f, g*). Nachdem dieselbe an ihrer Peripherie zu einem gleichmäßigen Abschluß gekommen ist (Fig. 92 *h, i*), ist die Ankerplatte der Hauptsache nach fertig, nachträglich werden die polygonalen Maschen nur noch ausgerundet (Fig. 92 *h*), und zum Schlusse bildet sich an ihrer inneren Kontur noch ein gezählelter Rand aus (Fig. 92 *i*). Wir sehen also, daß bei den Ankern und den dazu gehörigen Platten der Synaptiden die Abweichung nicht auf prinzipieller Verschiedenheit, sondern nur auf einer sekundären Verwischung des typischen Verhaltens beruht, welches bei dem weiteren Fortgang der Entwicklung wieder völlig klar zu Tage tritt. Der Anker entspricht einem Dreistrahler, bei welchem ein Stachel stark verlängert, die beiden anderen nach hinten umgebogen sind, analog dem gleichen Verhalten mancher Spongienadeln (Fig. 71, 77). Die Gitterplatte zeigt den typischen Wachstumsmodus des basalen Dreistrahlers, wie man es sich besser nicht wünschen kann.

So hoch kompliziert und differenziert die Skelette der Echinodermen in ausgebildetem Zustande auch sind, so gestaltet sich ihre erste Entwicklung doch höchst einfach. Sie verläuft bei sämtlichen Skelettteilen und allen Echinodermengruppen in völlig übereinstimmender Weise nach dem Typus des Vierstrahlergerüsts, was uns zu dem höchst wichtigen Schlusse berechtigt, die Echinodermenskelette dem Typus der Vierstrahlergerüste einzureihen.

c) Das Skelett der Polycystinen.

Bei den Radiolarien gehören die Skelette der Spumellarien und Nassellarien dem Typus der Vierstrahlergerüste an. Die Verschiedenheiten der beiden genannten Radiolarienabteilungen lassen sich in letzter Linie auf die verschiedene Grundform zurückführen, den Spumellarien liegt die homaxone Kugelform, den Nassellarien eine monaxone Gestalt zu Grunde. Abgesehen von diesem

promorphologischen Unterschiede, der sich natürlich auch besonders in der Gestaltung der Skelette geltend macht, ist der Typus des Skelettbauens bei Spumellarien und Nassellarien ein einheitlicher. Methode des Bauens und Charakter der Gerüststruktur sind dieselben, hier wie dort liegt der Vierstrahlertypus zu Grunde, nur die gröbere äußere Gesamtform und Anlage der Bauwerke paßt sich der Grundform des Weichkörpers an und ist hiernach verschieden.

Außerdem weisen verschiedene Umstände darauf hin, daß die Übereinstimmung im Skelettbau nicht nur äußerer Natur ist, sondern zum Teil auf Verwandtschaft beruht. Es empfiehlt sich daher, die Spumellarien und Nassellarien in einer höheren systematischen Kategorie zu vereinigen, für welche wir am besten den alten EHRENBERG'schen Namen der Polycystinen beibehalten. Spumellarien und Nassellarien hängen untereinander genetisch etwas näher zusammen, wie mit Acantharien und Phäodarien. Vermutlich ist der Ast der Polycystinen nach seiner Abzweigung vom Rhizopodenstammbaume noch eine kurze Strecke weit einheitlich fortgewachsen, um sich erst dann in die beiden Zweige der Spumellarien und Nassellarien dichotomisch zu spalten. Von dem gemeinsamen homaxonen Stammtypus werden sich die Nassellarien durch Annahme der monaxonen Grundform seitlich abgezweigt haben, während die Spumellarien unter Beibehaltung der homaxonen Grundform den Hauptast geradlinig fortsetzten.

Als Ausgangspunkt für die Entwicklung der Polycystinenskelette sind solche Formen zu betrachten, deren Gerüst noch auf der Entwicklungsstufe steht, wie wir sie bei den Spongien kennen lernten. Ein einheitliches, aus einem Gusse hergestelltes Skelett existiert bei ihnen noch nicht, sondern der Typus des Vierstrahlergerüsts tritt noch in Form von isolierten Spiculis auf. (Vergl. hierzu Fig. 93—101.) Neben dem typischen Vierstrahler kommen auch hier dieselben abgeleiteten Nadelformen vor, die wir schon bei den Spongien und teilweise auch Echinodermen kennen lernten: der Dreistrahler und die Stabnadel, und außer solchen durch Reduktion der Stachelanzahl von dem Vierstrahler ableitbaren Spiculumformen begegnet man auch hier und da einer Vermehrung der Nadeln, so daß dann mehr als 4 Nadeln von einem gemeinsamen Punkte ausstrahlen.

Außerdem finden sich auch bei den Polycystinen Nadeln, welche die Stufe der morphologischen Individualität eines Vier- resp. Dreistrahlers überschreiten, analog den oben angeführten Vor-

kommissen bei Spongien (Fig. 75, 80). In dieser Hinsicht für die Polycystinen ganz besonders charakteristisch ist der Doppelvierstrahler (Fig. 93, 94, 101). An einem Querbalken kann man 2 Vierstrahlercentren unterscheiden, indem von jedem Ende desselben nach entgegengesetzter Richtung drei Basalstacheln ausstrahlen, der verbindende Mittelbalken selbst ist der beiden Vierstrahlerindividuen gemeinsame Apikalstrahl. Zuweilen geht die Vergrößerung der Spicula noch weiter, durch fortgesetzte terminale Verzweigung der Stacheln entstehen reich verästelte, hirschgeweihartige Skelettstücke (Fig. 95 u. 95 a). Die Verzweigung folgt streng dem Typus des Vier- resp. Dreistrahlers, jeder Knotenpunkt entspricht je nach der Zahl der von ihm ausgehenden Arme einem Dreistrahler- oder Vierstrahlercentrum, die Anzahl der vorhandenen Centren entspricht der Zahl der morphologischen Vierstrahlerindividuen, die das betreffende Spiculum aufwiegt. Bei dem zur Erläuterung dieser Verhältnisse als Beispiel herangezogenen und in Figur 95 wiedergegebenen *Thalassoxanthium cervicorne* geht das Wachstum und die Verzweigung der Spicula außerordentlich weit, die hierdurch entstehenden Skelettstücke umhüllen den Weichkörper als ein dichtes Gewirr ineinander verfilzter Kieselbalken, welches mit manchen spongiösen Spumellarienschalen schon große Ähnlichkeit besitzt, und ebenso ist die in Figur 98 dargestellte Spiculumform ein Anlauf zu einer ebenen Gitterplatte resp. -schale. Es ist hier nur noch ein kleiner Schritt bis zur Bildung einer solchen einheitlichen Spumellarienschale, derselbe wäre vollzogen, sobald die Balkenenden der einzelnen Skelettstücke miteinander verwachsen würden. Die mehreren morphologischen Vierstrahlerindividuen entsprechenden Spicula sind eine instruktive Zwischenstufe zwischen isolierten einzelnen Spiculis und einem einheitlichen Skelett.

Es giebt zwar eine Anzahl von spiculumführenden Polycystinen, denen eine ganz bestimmte Nadelform charakteristisch ist, so enthält das in Figur 93 dargestellte *Sphaerozoum geminatum* nur Vierstrahler und Zwillingsvierstrahler, *Thalassoxanthium cervicorne* (Fig. 95) ausschließlich die soeben geschilderten verästelten Spicula; wollte man jedoch hiernach die Spiculumform als charakteristisches und beständiges Artmerkmal hinstellen, so würde man mindestens ebenso viel, wenn nicht mehr Ausnahmefälle konstatieren müssen, als solche, welche die Regel bestätigen. Man kann zwar meist einen für die Art charakteristischen Grundzug im allgemeinen Habitus der Nadelhülle beobachten,

die Form der einzelnen Spicula scheint aber häufig beträchtlichen Schwankungen unterworfen und daher auch von keiner allzu großen Bedeutung zu sein. Im Weichkörper ein und derselben Art sind häufig mehrere Nadelformen vertreten (Fig. 96, 97), bei *Lamproxanthium pandora* (Fig. 94) finden sich alle Nadelformen: Stabnadeln, Dreistrabler, Vierstrahler, Zwillingsdrei- und -vierstrahler regellos durcheinander. Daß auch bei den Spongien häufig verschiedene Nadeln in ein und demselben Individuum vorkommen, ist ja bekannt.

Schon bei den spiculümführenden Polycystinen, also noch bevor es zur Bildung einheitlicher Schalen kommt, trennen sich die Wege der Spumellarien und Nassellarien, können wir Formen mit Spumellarien- und Formen mit Nassellariencharakter unterscheiden. Die allen Radiolarien gemeinsamen Stammformen, von denen auch der Stammbaum unserer Polycystinen ausgeht, besaßen wahrscheinlich bei streng konzentrisch geschichtetem Bau homaxone Kugelgestalt und waren noch skelettlos, ebenso wie die heute noch lebende und besonders von HAECKEL als wichtige Stammform bezeichnete *Actissa* (Fig. 42). Durch Bildung von Spiculis im Weichkörper fand bei solchen Stammformen die erste Anlage des Vierstrahlergerüsts statt. Diese Gruppe der Beloidea (Fig. 93—95) war wahrscheinlich noch allen Polycystinen gemeinsam, in ihr begannen sich nun aber die Spumellarien von den Nassellarien zu trennen, und zwar geschah dies, wie oben bereits angedeutet wurde, in der Weise, daß sich die primitiven Beloidea direkt und geradlinig zu den Spumellarien fortsetzten, während sich die Nassellarien durch Annahme der monaxonen Grundform seitlich von ihnen abzweigten. In der Annahme der monaxonen Grundform haben wir die Ursache aller den Nassellarien eigentümlichen und von den Spumellarien abweichenden Grundcharaktere zu suchen, diese als Korrelationserscheinungen der monaxonen Grundform zu betrachten. In Bezug auf den Weichkörper äußert sich der Umschwung zur Nassellariennatur in der Differenzierung der charakteristischen Nassellariencentralkapsel (Fig. 49, vergl. S. 270—276), in bezug auf das Skelett in der Beschränkung der zahlreichen Beloideenspicula auf ein einziges Hauptspiculum (Fig. 99, 100, 101), von dem die Entwicklung des Nassellarienskeletts auszugehen hat. Nassellariencentralkapsel und ein einziges diese stützendes Spiculum sind die beiden fundamen-

talen Differentialcharaktere der Stammgruppe der Nassellarien, der Plectoideen, der ganze weitere Entwicklungsgang der Nassellarien ist als notwendige Folge bereits durch diese beiden Fundamenteigenschaften bedingt und gegeben, durch sie werden den Nassellarien ihre Entwicklungswege vorgezeichnet. Die Spicula der Beloidea, der Stammgruppe der Spumellarien, und diejenigen der Plectoidea, der Stammgruppe der Nassellarien, stimmen morphologisch vollkommen miteinander überein, in beiden Gruppen finden sich dieselben Nadelformen wieder, wie aus dem Vergleich der beigegebenen Figuren ersichtlich ist, die Unterschiede zwischen dem Spumellarien- und Nassellariengerüst beruhen nur darauf, daß die Entwicklung des ersteren von den zahlreichen Beloideenspiculis, die Entwicklung des letzteren von dem einzigen Plectoideenspiculum ihren Ausgang nimmt. — Verfolgen wir nun im Folgenden in ihren Hauptzügen die charakteristischen Eigentümlichkeiten der Entwicklung des Spumellarien- und Nassellarienskelettes.

Die Entstehung der Spumellarienschale von einer Spiculumhülle von Vierstrahlern aus ist sehr leicht zu verstehen. Denken wir uns die vierstrahligen Spicula einer Beloidee gleichmäßig und dicht über den kugeligen Weichkörper verteilt und zwar so, daß ihre drei Basalstacheln der Oberfläche desselben tangential aufliegen, die Apikalstacheln radial nach außen gerichtet sind, und stellen wir uns dann vor, daß die Basalstacheln der benachbarten Vierstrahler miteinander in Kontinuität treten, so haben wir eine Spumellarienschale vor uns. Das von den Basalstrahlen der Vierstrahler gebildete Gitterwerk derselben bildet polygonale Maschen, in jedem Knotenpunkte stoßen 3 tangentiale Balken unter dem charakteristischen Dreistrahlwinkel von 120° zusammen, und senkrecht aus jedem Knotenpunkte kann sich ein Radialstachel, entsprechend dem Apikalstachel des Vierstrahlers, erheben. Jeder Knotenpunkt des Balkenwerkes der Schale entspricht einem Vierstrahlercentrum, dem Radiationspunkt eines morphologischen Vierstrahlerindividuums (Fig. 102, 103).

Sind die Balken des tangentialen Gitterwerkes gleich lang und die von ihnen gebildeten Winkel gleich groß, d. h. gleich 120° , so sind die von ihnen gebildeten Maschen reguläre Sechsecke, meist sind dieselben jedoch mehr oder weniger unregelmäßig sechseckig bis polygonal (Fig. 102, 103). Sehr häufig sind die Maschen der Gitterschale zu runden Poren ausgerundet (Fig. 106

—109), oft sind die runden Poren noch von polygonalen Leistenwänden umzogen (Fig. 104, 105, 108 innere Schale). Die Stärke der Balken der Gitterschale schwankt zwischen sehr weiten Grenzen, oft sind sie außerordentlich dick und massig (Fig. 105), zuweilen sind sie wie ein zartes Spinnwebgewebe zwischen den Radialstacheln ausgespannt (Fig. 109 äußerste Schale). Wir wollen uns jedoch hier nicht auf eine nähere Schilderung des Balkenwerkes der Schale einlassen — bei den Nassellarienschalen begegnen wir genau denselben Verhältnissen —, wir werden in dem Abschnitte über die Ätiologie der Vierstrahlergerüste die Dictyose der Spumellarien und Nassellarien zugleich mit analogen Befunden bei Spongien- und Echinodermenskeletten gemeinsam behandeln und zugleich in ihren verschiedenen Modifikationen auf ihre bewirkenden Ursachen zurückführen.

Ich sagte oben, aus jedem Knotenpunkte der Gitterschale kann sich ein Radialstachel erheben. Wir müssen dies als das typische Verhalten bezeichnen, da bei ihm thatsächlich an jedem Vierstrahlercentrum alle vier Strahlen verkörpert sind (Fig. 102, 103), es findet sich jedoch nur verhältnismäßig selten realisiert, wenigstens sind die Stacheln nur selten alle gleich stark ausgebildet. Meist ist eine Anzahl von Stacheln vor den übrigen durch stärkere Entwicklung bevorzugt, und man kann zwischen Haupt- und Nebenstacheln unterscheiden (Fig. 102, 103). Wir können diese Differenzierung als das Resultat eines Kampfes ums Dasein zwischen den Stacheln ansehen, die auslesende Rolle spielen dabei vermutlich durch die Hydrostatik des Organismus bedingte Gleichgewichtsverhältnisse, dieselben Faktoren, welche auch die Grundformen modeln, ja der Differenzierung der Grundform geht in der Regel eine entsprechende Differenzierung der Stacheln voraus, die erstere wird von der letzteren meist erst angebahnt — wir haben auf diese Verhältnisse jedoch erst später (im V. Abschnitt) einzugehen. Oft sind die Hauptstacheln in größerer Anzahl vorhanden und gleichmäßig über die Schale verstreut (Fig. 102), bei anderen Formen sind jedoch nur wenige ausgebildet und dafür in ganz bestimmten und deutlich erkennbaren Achsenrichtungen angeordnet. So sind bald 6 Stacheln entwickelt, die nach den drei Dimensionen des Raumes ausstrahlen und die Achsen eines Oktaeders verkörpern (Fig. 103, 108), bald sind vier in Kreuzform gestellte Stacheln vorhanden, welche in einer Ebene liegen, die man dann als Äquatorealebene betrachten kann, bei anderen Formen endlich macht sich eine noch weitergehende

Reduktion der maßgebenden Achsen geltend, und es kommt zur Differenzierung einer einzigen Hauptachse (Fig. 104). Hand in Hand mit der Differenzierung der Hauptstacheln geht dann meist Reduktion und Schwund der zwischen ihnen übrig bleibenden Nebenstacheln (vergl. die Reihe der Figuren 102, 103, 108, 104). Durch diese Differenzierungsvorgänge wird die ursprünglich allseitig gleichartige und homaxone Spumellarienschale zu immer größerer Einseitigkeit entwickelt. — Häufig unterbleibt auch die Bildung von Radialstacheln vollständig, und nur das tangentielle Dreistrahlensystem des Spumellariengerüsts wird angelegt (Fig. 105, 106). — Sehr häufig sind die Radialstacheln mit seitlichen Dörnchen und Verästelungen versehen, wie sich dies bei den Spiculis der Beloidea und Plectoidea schon in großer Verbreitung und Mannigfaltigkeit konstatieren läßt, es genügt, in bezug hierauf auf die beigegebenen Abbildungen hinzuweisen. Als besonders interessantes Beispiel möge nur noch auf die in Figur 107 wiedergegebenen Stacheln hingewiesen werden, die sich nach dem Drei- resp. Vierstrahlertypus reichlich baumförmig verästeln, ganz ähnlich den oben bereits erwähnten Spiculis von *Thalassoxanthium cervicorne* (Fig. 95 a).

Eine der Hauptaufgaben der Radialstacheln der Spumellarien besteht darin, die Erweiterung des Gerüsts zu vermitteln. — Bei vielen Arten wird das Gerüst allerdings gleich in seiner definitiven Größe angelegt, sie lassen es bei der Bildung einer Kugelschale bewenden (Fig. 104, 105, 106). Anders ist es jedoch, wenn die Schalenbildung sehr frühzeitig stattfindet, noch lange bevor der Weichkörper sein Wachstum abgeschlossen hat. Der letztere wächst dann nach der Bildung der ersten Schale weiter, und an diese tritt nun die Aufgabe heran, sich diesem Wachstum anzupassen, resp. ihm zu folgen. Diesem Bedürfnisse treten jedoch einige in der Beschaffenheit des Gerüsts begründete Schwierigkeiten in den Weg. Das tangentielle Dreistrahlensystem der Kugelschale bildet ein festes, in sich abgeschlossenes Ganze, mit dem der kontinuierlich weiterwachsende Weichkörper in Kollision geraten muß. Ihm wird die früher gebildete Schale mit der Zeit zu eng, sie hindert ihn an der Ausdehnung. Wegen der festen mechanischen sowohl wie chemischen Beschaffenheit der Kieselsubstanz ist aber weder ein nachträgliches Wachstum möglich, was ja nur auf Dehnung oder intussusceptionellem Wachstum beruhen könnte, noch eine Auflösung der einmal abgeschiedenen Kieselschale. Dem Rhizopoden bleibt daher nichts weiter übrig,

als sich durch die einzelnen Poren der Schale hindurchzudrängen; hat auch die Centralkapsel die Innenwand der Schale erreicht, so vollzieht sich der oben geschilderte Durchwachungsprozeß (vergl. S. 269 u. Fig. 45, 46), und so kommt es, daß die erstgebildete Kugelschale allmählich mehr und mehr ins Innere des Weichkörpers zu liegen kommt. Hierdurch ist sie aber auch als äußeres Stütz- und Schutzgebilde bedeutungslos geworden, und es macht sich das Bedürfnis einer neuen, der nunmehrigen Größe des Weichkörpers entsprechenden Schale geltend. Die Radialstacheln können mit ihrem freien Ende dem Wachstum des Weichkörpers Schritt für Schritt folgen, und zwischen ihnen findet daher auch die Bildung eines neuen tangentialen Dreistrahlensystems statt, sie vermitteln den Zusammenhang der neuen mit der alten Schale und somit die Kontinuität des ganzen Gerüsts. Aus dem Umstande, daß man höchst selten, fast nie, unvollendeten Kugelschalen begegnet, kann man mit Recht schließen, daß die Schalenanlage sehr schnell vor sich geht (Loricationsmoment HAECKEL'S). Mit einigen Fällen, welche eine Schale in der Entstehung begriffen zeigen, macht uns jedoch HAECKEL in seinen Challenger-Radiolarien bekannt (Fig. 108). Auf dieselbe Weise können successive eine ganze Reihe von Schalen gebildet werden, die dann wie die bekannten chinesischen, aus Elfenbein geschnitzten Hohlkugeln, ineinander eingeschachtelt sind (Fig. 46, 103, 107, 109). In dem Grade der Beteiligung der Radialstacheln am Wachstum des Gerüsts ist ein weiterer Gesichtspunkt für die Unterscheidung von Haupt- und Nebenstacheln gewonnen; während die ersteren das konzentrische Wachstum des Gerüsts von Anfang bis zu Ende fortführen, das konzentrische Schalensystem von der innersten Schale bis nach außen in gerader Linie radial durchsetzen, erstrecken sich die Nebenstacheln nur durch einen oder wenige Schalenintervalle oder sitzen ausschließlich der äußersten Schale auf (Fig. 103, 107).

Eine Kugelschale mit Radialstacheln oder die durch Wachstum bedingte Fortführung derselben, ein System konzentrischer Kugelschalen, die durch Radialstacheln untereinander verbunden sind, ist der Grundtypus des Spumellariengerüsts. Sein Bau und seine Entwicklung ist, wie wir sahen, äußerst klar und durchsichtig. Der ganzen Formenmenge der an Formen so überaus reichen Radiolarienabteilung der Spumellarien liegt dieser Bauplan zu Grunde, alle noch so abweichenden und differenzierten Spumellariengerüste sind auf ihn zurückführbar und als durch verschiedene

Differenzierungsvorgänge und deren Kombinationen bedingte Modifikationen desselben zu betrachten. So kann die Dictyose der Schalen verschieden sein, wie wir bereits oben sahen und später noch näher kennen lernen werden: die Poren sind bald regelmäßig, bald unregelmäßig polygonal, ausgerundet oder ausgerundet und von polygonalen Leisten umgeben; bei mehrschaligen Gerüsten können die einzelnen Schalen verschiedene Arten der Dictyose besitzen (Fig. 109). Ein anderes Differenzierungsmoment liegt in der oben schon erwähnten Differenzierung der Radialstacheln und deren Anordnung nach bestimmten promorphologischen Achsen, oder dem gänzlichen Schwund derselben. Geht die promorphologische Differenzierung noch weiter, so erstreckt sie sich auf die Form der Schale selbst: dieselbe wird bald in der Richtung einer Hauptachse abgeplattet (Discoideen), bald verlängert (Prunoideen), bald kommt durch die Kombination dieser beiden Formen eine sogenannte lentelliptische Grundform zustande, an welcher drei aufeinander senkrecht stehende Achsen von ungleicher Länge unterscheidbar sind (Larcoideen). Häufig geht dieser promorphologische Differenzierungsprozeß noch weiter, indem keine ganzen Kugelschalen mehr gebildet werden, sondern nur die Teile derselben, welche in der Richtung des verstärkten Wachstums liegen, so bei den Prunoideen polare Kuppelaufsätze, bei den Discoideen äquatoriale Ringe. Bei vielen Discoideen wird die Grundform noch komplizierter, indem sich aus der Scheibe Arme herausdifferenzieren, die entweder radiär oder bilateral-symmetrisch gestellt sind. Zuweilen sind die Systeme konzentrischer Schalen eigenartig umgewandelt (spiralige Entwicklung, Larnacillaform bei Discoideen und Larcoideen), oder es verleiht eine Pylomöffnung dem Skelett ein charakteristisches Gepräge¹⁾. Endlich können alle tektonischen Verhältnisse des Gerüsts durch eine spongiöse Degeneration verwischt werden, es ist aber auch sehr leicht möglich, daß ein schwammiges Gerüstwerk hie und da primäre Wertigkeit besitzt, etwa indem es direkt aus einem Beloideenzustand, ähnlich dem oben erwähnten *Thalassoxanthium cervicorne* (Fig. 95), durch Verwachsung reich verästelter Spicula hervorging. — Die Differen-

1) Eine erschöpfende vergleichende Behandlung der in vieler Hinsicht interessanten und für die Morphologie der Rhizopoden (Thalamophoren- und Radiolarien)-schalen wichtigen Pylombildungen habe ich im ersten Hefte meiner Radiolarienstudien („Die Pylombildungen in vergleichend-anatomischer und entwicklungsgeschichtlicher Beziehung“ etc., Jena, G. Fischer, 1889 u. diese Zeitschr. Bd. XXIII.) gegeben.

zierungsvorgänge des Spumellariengerüsts an sich werden an Zahl nicht allzu groß sein, aber es ist leicht begreiflich, wie durch ihre wechselseitige Kombination aus dem Grundbauplan des Spumellariengerüsts der ungeheure Formenreichtum der Abteilung hervorgehen konnte. Wir können uns hier jedoch nicht weiter auf die speziellen Gestaltungs- und Umgestaltungsvorgänge einlassen¹⁾, für uns handelt es sich hier nur darum, aus dem Gewirre der zahllosen Formen den grundlegenden Bauplan zu eruieren. Für die Spumellarien glauben wir dies im Vorstehenden gethan zu haben, und so wollen wir uns nun zu den Nassellarien wenden.

Wir hatten oben die Plectoidea als Stammgruppe der Nassellarien bezeichnet und gesagt, daß sie aus den Beloidea hervorgegangen sei durch die Annahme einer monaxonen Grundform und die hiermit in Zusammenhang stehende Reduktion der Spicula bis auf die Einzahl. Wie wir uns die Ausbildung eines einzigen großen Spiculums als Korrelationserscheinung der monaxonen Differenzierung zu denken haben, ist leicht zu verstehen: Bei den homaxonen Beloidea und auch den mehr oder weniger unregelmäßigen Qualstern der kolonialen Beloidea ist kein Pol des Zellkörpers vor dem andern besonders ausgezeichnet, alle Lokalitäten der Oberfläche sind einander gleichwertig, und diese Gleichwertigkeit giebt sich auch in der Ausbildung und Anordnung der Gerüstelemente zu erkennen: die Spicula sind ziemlich gleich groß und gleichmäßig über den ganzen Weichkörper verteilt. Inter-

1) Es war mir vergönnt, in tertiärem Tripel von Sizilien außer einigen kleineren zusammenhängenden Formkomplexen einen ausgedehnten kontinuierlichen paläontologischen Stammbaum von Discoideen nachzuweisen, der in 4 Hauptästen etwa 20 Formen durch lückenlose Serien miteinander verknüpft. In diesen Formenreihen konnte ich eine ganze Anzahl von Differenzierungen und Umwandlungen des Spumellariengerüsts (die Entstehung des spiralförmigen Baues, die Pylombildung, die Bildung eines hyalinen Randsaumes, die Differenzierung von Armen aus der Discoideenscheibe, Entstehung und Wesen des Larcoideenstruktur, die spongiöse Degeneration) in ihrem ganzen Verlaufe und in allen ihren Einzelheiten verfolgen. Diese Beobachtungsergebnisse haben im zweiten Hefte meiner Radiolarienstudien („Die Tripoli von Caltanissetta“, Jena, G. Fischer, 1890 u. diese Zeitschr. Bd. XXIV.) ausführliche Beschreibung und genaue bildliche Darstellung gefunden, worauf ich bei dieser Gelegenheit verwiesen haben möchte.

essant ist die Beobachtung KARL BRANDT's¹⁾, nach welcher sich in Sphaerzoumkolonien zuweilen ein abnorm großes vierstrahliges Spiculum findet (Fig. 96, 97), ein Befund, welcher uns einen schätzenswerten Fingerzeig für das Verständnis des Überganges des Beloideengerüsts zum Plectoideenspiculum giebt. Wenn, wie aus diesen Befunden BRANDT's hervorgeht, auch bei Beloideen zuweilen ein Spiculum die übrigen Spicula an Stärke der Ausbildung überflügelt, so kann dies nur durch vorübergehende lokale Variationen im Sarkodekörper bedingt sein. Dauernd festigen und steigern kann sich hier ein solches Verhalten aber nicht, da es als untergeordnete Variation nur an dieser oder jener Stelle einmal auftritt. — Dies wird sofort anders, sobald sich der ganze Bau des Zellkörpers zu einem monaxonen umändert, wie es bei der Abzweigung der Nassellarien aus den Beloideen der Fall gewesen sein wird: Die Poren der Centralkapsel konzentrieren sich nach dem einen Pole der Hauptachse, um hier das Porenfeld oder die Porochoira zu bilden (vergl. S. 273—276), die Hauptachse wird somit ungleichpolig, die Gleichwertigkeit der Lokalitäten des Extracapsulums hat aufgehört, indem der orale Pol der Centralkapsel nunmehr den wichtigsten Radius des Zellkörpers kennzeichnet. Auch ein hier liegendes Spiculum wird sich bald als Stütze der Centralkapsel mächtig entwickeln und durch weite Aussendung seiner Strahlen den ganzen Rhizopodenkörper beherrschen. Hand in Hand hiermit geht die Rückbildung der übrigen Spicula und die endgültige Vollendung des Plectoideencharakters.

Wir finden bei den Plectoideen dieselben Spiculumformen wieder, wie bei den Beloideen, deshalb konnten wir auch oben die Morphologie der Spicula beider Gruppen gemeinsam behandeln. So dient bei manchen Formen der Dreistrahler als Stütze der Centralkapsel (Fig. 100), bei anderen bildet der Doppelvierstrahler das Gerüst (Fig. 101), und sehr häufig findet man den typischen Vierstrahler vertreten (Fig. 99); zuweilen erfährt auch die Zahl der Stacheln eine sekundäre Vermehrung über die typischen 4 Strahlen des Vierstrahlers hinaus. Unter 3 sinkt aber die Strahlenzahl des Plectoideenspiculums nicht herab, und nie kommt es wie bei den Beloideen zur Bildung von Stabnadeln. Dies hat wohl darin seinen Grund, daß Stabnadeln zu einer losen Nadelhülle, wie sie bei den Beloideen vorkommt, wohl verwendbar sind, nicht aber

1) KARL BRANDT, Die koloniebildenden Radiolarien (Sphaerzooen) des Golfes von Neapel, Berlin, 1885.

zur einzigen Stütze der Centralkapsel der Plectoideen taugen, wozu mindestens ein Dreifuß nötig ist. Außer dieser teleologischen Deutung ist aber vielleicht auch eine direkt mechanische Erklärung möglich. Bei den dicht gedrängten Spiculis der Beloidea ist es wahrscheinlich, daß zwischen den Spiculis eine allgemeine Konkurrenz besteht. Jedes Spiculum entspricht einem Attraktionscentrum der Kieselsubstanz, und bei dichter Stellung verhindern sich die Spicula gegenseitig, sich vollständig zu Drei- oder Vierstrahlern auszugestalten, während das einzige Spiculum der Plectoidea Raum und Materialzufuhr des ganzen Rhizopodenkörpers für sich ausnutzen kann. — Die Plectoideenspicula sind meist sehr reichlich mit seitlichen Dornenausläufern versehen, was ihnen ein ebenso charakteristisches wie schönes Aussehen verleiht (siehe die Abbildungen). Zuweilen sind diese Dornen so stark entwickelt, daß sie seitlich untereinander Verbindungen eingehen. Es können so zwischen den Hauptstrahlen des Spiculums Gitterplatten zustande kommen (Fig. 110), der erste Anlauf des Nassellariengerüsts zur Bildung flächenhafter Schalenteile.

Nach unserer soeben entwickelten Auffassung leiten sich die Nassellarien von den Beloideen, also Formen ab, welche bereits Skelettelemente besitzen. Zwischen den Gerüsten der Spumellarien und Nassellarien bestände also nach dieser Darstellung genetische Kontinuität. Dagegen spricht HÆCKEL als Stammformen der Nassellarien seine skelettlosen Nassoideen an, die er der Actissa der Spumellarien als Pendant zur Seite stellt. Aus den Nassoideen hätten sich dann erst die skelettführenden Nassellarien entwickelt. Möglicherweise liegen die Verhältnisse auch so, und hat die Skelettbildung in den beiden Stämmen der Spumellarien und Nassellarien erst nach ihrer Abzweigung von einander selbständig begonnen. Ebenso wie die Entstehung des Vierstrahlergerüsts bei Spongien, Echinodermen und Polycystinen unabhängig stattgefunden hat, kann dies auch innerhalb des Stammes der Polycystinen, bei Spumellarien und Nassellarien der Fall gewesen sein. Auf der anderen Seite scheint uns dagegen auch in bezug auf die Deutung der skelettlosen Nassoideen als ursprünglicher Formen Vorsicht geraten, und zwar, abgesehen davon, daß die wenigen zur Beobachtung gekommenen skelettlosen Formen auch Jugendformen sein können, besonders im Hinblick auf einen Punkt, der uns bei der Durchsicht der Werke HERTWIG's und HÆCKEL's auffiel. Die Nassoideen sind selten, im ganzen sind nur 5 Formen, durch HERTWIG die erste und durch HÆCKEL 4 weitere bekannt geworden. Wie HERTWIG berichtet¹⁾ und abbildet, ist nun das Porenfeld der Centralkapsel seines Cystidium inerme deutlich dreigeteilt (Fig. 111), und dieselbe Struktur der Porochoira beschreibt HÆCKEL von einer seiner Nassoideen, der *Nassella nassiterna*: „Three equal large oil-globules in the endoplasm, corre-

1) R. HERTWIG, Organismus der Radiolarien, S. 86—87.

sponding to the three lobes of the porochora“¹⁾). Diese Befunde eines dreistrahligen Baues rufen meiner Ansicht nach zu sehr den Verdacht der Korrelation zu einem vorhanden gewesenen, irgendwie verlustig gegangenen basalen Dreifuße, dem die Centralkapsel aufsäß (vergl. Fig. 99, 100, 110), hervor, als daß er sich mit Schweigen übergehen ließe. Daß die Centralkapsel einer Plectoidee von ihrem Spiculum, das sie ja nicht als Schale umschließt, sondern dem sie nur aufsitzt, durch mechanische Insulte losgerissen werden kann, erscheint uns sehr leicht möglich, HERTWIG selbst deutet einen Befund von CLAPARÈDE in dieser Weise: „CLAPARÈDE hat einmal eine Plagiacantha arachnoides gefunden, deren Skelett von Sarcodenetzen überzogen war, während eine Centralkapsel fehlte; zweifellos war das Tier beim Fangen stark verstümmelt worden und handelte es sich nicht um ein normales Vorkommen“²⁾).

Die Spicula der Plectoideen bilden die erste Stufe in der Entwicklung des Nassellariengerüsts, wir können dieselbe als das Stadium der Nadelgerüste bezeichnen. Das zweite Entwicklungsstadium des Nassellariengerüsts, zu dessen Betrachtung wir uns jetzt zu wenden haben, ist dadurch charakterisiert, daß auf der Grundlage des Plectoideenspiculums um die Centralkapsel ein, oder mehrere miteinander kombinierte Ringbalken entstehen und sich an der Skelettbildung beteiligen. Hierdurch erhält die auf dem Vierstrahler ruhende Centralkapsel festeren Halt und ausgiebigeren Schutz. Wir bezeichnen diese zweite Entwicklungsstufe des Nassellariengerüsts als das Stadium der Ringbalkengerüste.

Die Ringbalkengerüste schließen sich unmittelbar an die Nadelgerüste an. Der die Ringbalkengerüste charakterisierende Hauptteil ist ein Ring, der auf dem Vierstrahler in dessen Sagittalebene zur Entwicklung kommt, der sogenannte Sagittalring (HAECKEL). Nächst dem Vierstrahler ist dieser Ring die wichtigste Grundlage der Nassellarienskelette.

Die Centralkapsel sitzt auf dem Dreifuße des Plectoideenvierstrahlers wie auf einem Stuhle, um sich an dem aufsteigenden Apikalstachel wie an einer Lehne anzulehnen. Bei gewissen Plectoideen erfährt nun der Vierstrahler insofern eine Modifikation, als seine Strahlen nicht mehr in einem Punkte zusammentreffen, sondern zu je zwei durch einen kurzen Querbalken verbunden werden. An dem vorderen Ende des letzteren befinden sich 2 der nach abwärts gehenden Basalstrahlen, an dem hinteren Ende der 3. Basalstrahl und der aufwärts gerichtete Apikalstrahl. Diese

1) HAECKEL, Challenger-Report, pag. 898.

2) R. HERTWIG, Organismus der Radiolarien, S. 74.

Ausdehnung des Vereinigungspunktes der 4 Stacheln zu einem Querbalken geschieht augenscheinlich in unmittelbarer Anpassung an die Centralkapsel, deren Grundlage hierdurch erweitert wird. In dem selben Sinne schreitet nun die Anpassung des Vierstrahlergerüstes an die Form der Centralkapsel fort. In der vorderen Verlängerung des eben erwähnten basalen Querbalkens, an dem Ausgangspunkte der beiden vorderen Basalstacheln, vergrößert sich einer der Dornen, mit denen die Gerüststäbe besetzt sind, zu einer Apophyse, die nach oben und etwas nach hinten gerichtet im Bogen emporwächst; eine andere Apophyse geht unmittelbar oberhalb der Centralkapsel von dem Apikalstachel, dessen obere Spitze jedoch noch frei emporragt, aus und nach unten und vorn gerichtet der ersteren entgegen. Diese Befunde zeigt die von HAECKEL beschriebene und abgebildete *Plagiocarpa procortina* (Fig. 112), eine Form, welche für das Verständnis der Skelettentwicklung der Nassellarien von ganz außerordentlichem Werte ist, da sie uns die Entwicklung des primären Sagittalringes auf Grund des Vierstrahlers vor Augen führt. Die beiden Apophysen brauchen sich nur noch weiter zu verlängern um endlich mit ihren Enden zu verschmelzen und einen geschlossenen Ring zu bilden. Es ist dann das typische Cortinarskelett (HAECKEL), der Vierstrahler mit der Differenzierung des sagittalen Ringes, welcher nach vorne die Centralkapsel umspannt, fertig, eine Form, wie sie uns in *Cortina typus* (Fig. 113) und noch manchen anderen Arten (Fig. 117, 119) entgegentritt.

Es möge noch darauf hingewiesen werden, daß schon einer vierstrahligen Plectoidee eine typisch eudipleure (bilateral-symmetrische) Grundform notwendig eigentümlich ist, was dann noch mehr bei der soeben geschilderten Ringentwicklung hervortritt. Zwei Basalstacheln befinden sich an der vorderen oder Bauchseite, die hintere oder Rückenseite ist dagegen durch den dritten Basalstachel und den Apikalstachel, an welchen sich die Centralkapsel anlehnt, gekennzeichnet. Wir sehen hieraus, daß die eudipleure Grundform schon in der ersten Anlage des Nassellarienskelettes, in den notwendigen Beziehungen der Centralkapsel zum Vierstrahler begründet ist. Die Centralkapsel ruht auf der festen Grundlage des basalen Tripodiums; da nur ein aufwärts gerichteter Apikalstachel vorhanden ist, muß sie sich an diesen einen, der etwas lehnenartig rückwärts gebogen ist, einseitig anlehnen. Durch diese Voreinanderlagerung von zwei in der Einzahl vorhandenen un-

gleichartigen Gebilden ist bereits der Unterschied zwischen einer vorderen und hinteren (Bauch- und Rücken-) Seite gegeben, und dieser Symmetrie schließen sich dann auch mehr oder weniger die anderen Teile des Nassellarienkörpers und -skelettes an. Schon in der ersten Anlage des Nassellariengerüsts begründet, geht die eudipleure Grundform bis zu den höchststehenden vielgliedrigen Cyrtidenschalen hindurch (vergl. die Abbildungen).

Zu dem primären Sagittalring können sich noch verschiedene andere Ringbalken hinzugesellen. Es sind hier zunächst zwei Bogen zu nennen, die sich zu beiden Seiten des Sagittalringes an dessen Basis anlegen, indem sie sich von dem hinteren Basalstachel zu den beiden vorderen Basalstacheln hinüberspannen (Fig. 114). In diesen Balken gewinnt die Centralkapsel eine weitere basale und zum Teil auch laterale Stütze. — Bei anderen Formen bemerkt man einen weiteren Ring, welcher senkrecht steht und den primären Sagittalring umspannt, und zwar so, daß seine Ebene mit der des letzteren rechten Winkel bildet (Fig. 115). Er liegt in der Frontalebene und wurde daher von HAECKEL als Frontalring bezeichnet, die Centralkapsel wird durch ihn seitlich gestützt und geschützt. — Weiterhin können endlich zu dem ersten basalen Bogenpaare noch andere hinzukommen, so pflegt sich besonders zwischen den vorderen Basalstacheln und dem Sagittalringe noch eins zu entwickeln (Fig. 116). Die durch diesen Bau der Basis des Cortinarskelettes bedingten Löcher sind von großer Konstanz, indem sie sich, wie wir sehen werden, bis auf die höchststehenden Cyrtidenschalen übertragen; daher sind sie auch nächst dem primären Vierstrahler und dem Sagittalring die morphologisch bedeutsamsten und interessantesten Gebilde des Nassellariengerüsts.

Bei den bisher betrachteten Entwicklungsformen des Ringbalkengerüststadiums legten sich die Ringbalken auf der Grundlage und als Ergänzung des primären Vierstrahlers an, dieser selbst blieb aber dabei deutlich erhalten. Von diesen Formen zweigen sich nun seitliche Reihen ab, bei denen die Ringbalken zu ausschließlicher Herrschaft gelangen, wogegen der Vierstrahler, soweit er nicht selbst an der Ringbildung beteiligt ist, rückgebildet wird. Diese Ringformen faßt HAECKEL unter dem Namen der Stepheoideen zusammen.

Bei einer Plectoidee, bei welcher sich ein Sagittalring an-

gelegt hat, wie bei *Cortina typus* (Fig. 113), können wir an dem primären Vierstrahler Teile unterscheiden, die in der Ringbildung aufgehen: der Radiationspunkt des Vierstrahlers (eventuell der sekundäre Verbindungsbalken) und ein großer Teil des Apikalstachels; und solche, die von dem Ringe frei ausstrahlen: die Spitze des Apikalstachels und die Basalstacheln. Die letzteren Teile sind es, welche bei den stephoiden Formen rückgebildet werden. Betrachten wir aus der großen Menge einige Beispiele.

— Bei Figur 117 sind Ring, Apikalstachel und Basalstacheln noch nebeneinander erhalten, der Ring besitzt aber bereits große Selbständigkeit, er imponiert als Hauptteil des Gerüsts, während die 4 Stacheln den Eindruck von nebensächlichen Anhängen machen und nicht mehr als Teile eines einheitlichen Vierstrahlers erscheinen, an dem umgekehrt der Ring auf den ersten Blick als sekundäre Zuthat zu erkennen ist, wie bei den Gerüsten, die die ursprünglichen Verhältnisse bewahrt haben (Fig. 113—116). Das Verhältnis zwischen Vierstrahler und Ring hat sich umgekehrt, der Weg zur ausschließlichen Herrschaft des Ringes, zur stephoiden Entwicklung ist angebahnt. Denken wir uns an unserem Beispiel die Stacheln des Vierstrahlers rückgebildet, so ist der Prozeß vollendet, als Endprodukt desselben haben wir einen einfachen ovalen Ring, etwa wie ihn uns die in Figur 118 wiedergegebene Form vor Augen führt. — Das Gerüst von Figur 119 steht in bezug auf seine Bauart auf der Entwicklungshöhe der Form von Figur 114; an dem deutlich erkennbaren Vierstrahler ist außer einem Sagittalring noch ein Paar basaler Ringbögen ausgebildet, die 2 basale Löcher zwischen sich fassen. Das Eigenartige der in Rede stehenden Form besteht nur in einem spezifisch knorrigem Habitus. Unmittelbar an diese Form schließt sich Figur 120 an, nur sind hier die auf den Vierstrahler hindeutenden Baueigentümlichkeiten bereits zum größten Teil verwischt. Ein Apikalstachel ist von den übrigen Apophysen des Ringes nicht mehr zu unterscheiden, die beiden basalen Bögen sind in die solide basale Partie des Ringes eingeschmolzen, und auch die Basalstacheln sind wenigstens so weit in den Ring einbezogen, daß sie sich in der Stärke der Ausbildung nicht mehr von den übrigen Apophysen des Ringes unterscheiden, und nur wenn man die Form von vergleichend-anatomischem Gesichtspunkte aus betrachtet, kann man dieselben noch an ihrer Stellung herauserkennen. Sonst ist an dem Ring nur noch die primäre eudipleure Grundform gewahrt geblieben. Der Endpunkt der Entwicklungsreihe ist in

der in Figur 121 dargestellten Form verkörpert; bei ihr ist die Rückbildung sämtlicher Vierstrahlercharaktere vollendet, als deren letzter auch die eudipleure Grundform verwischt ist und sich in die eines einfachen ovalen Ringes verwandelt hat. — Bei Figur 122 sind Apikal- und Basalstacheln auch noch gut entwickelt, erscheinen aber, ebenso wie bei Figur 117, mehr als Anhänge des Ringes, wie als Teile eines einheitlichen Vierstrahlers. Die Entwicklung resp. Rückbildung dieser und ähnlicher Formen zum Ring ist leicht verständlich, sie besteht in einer Egalisierung sämtlicher Apophysen: Die 4 Stacheln des Vierstrahlers werden etwas eingezogen, hiergegen wachsen die seitlichen Dornen des Ringes zu mit den letzteren und unter sich etwa gleich mächtigen Apophysen heran, worauf sich sämtliche Seitenzweige an dem Ringe gleichmäßig verteilen, meist so, daß von derselben Stelle ein Paar nach beiden Seiten abgeht (Fig. 123, 124). Eine Weiterentwicklung des Stephoidgerüsts besteht darin, daß sich die einander gegenüberliegenden Seitenarme des Ringes paarweise gegeneinander biegen und so einen etwa cylindrischen Raum umspannen, der in der Mitte vom Ringe eingeschnürt wird (Fig. 124). Kommt es zwischen den Enden der Arme zur Verwachsung, so entstehen horizontale, den senkrechten primären Sagittalring umspannende Ringe. Dieser Fall ist in der Form der Figur 125 eingetreten, bei welcher die Verschmelzung der Arme vor noch nicht allzu langer Zeit stattgefunden haben muß, da man die Verlötungstellen noch deutlich erkennen kann. — Endlich möge als charakteristische Stephoidee noch *Trissocyclus sphaeridium* (Fig. 128) erwähnt werden, bei welchem 3 einander rechtwinklig durchkreuzende kreisförmige Ringe einen inneren kugelförmigen Raum umspannen.

Der durch die verschiedenartigsten Kombinationen von Ringbalken und deren verschiedene Ausschmückung erzeugte Formenreichtum der stephoiden Formen ist ein ganz unglaublicher, die Tafeln in HAECKEL'S Challenger-Report geben hiervon die beste Anschauung. Ich glaube sogar, daß man nicht zu viel behauptet, wenn man sagt, daß die stephoide Entwicklung mehr differente, charakteristische und eigenartige Gerüstformen zeitigt, als sich bei irgend einer der übrigen Radiolarienabteilungen vereinigt finden. Zugleich muß aber darauf hingewiesen werden, daß die Stephoideen HAECKEL'S nichts weniger wie eine natürliche, monophyletische Gruppe sind, und wenn man die Begriffe „Abteilung“, „Gruppe“, „Verwandtschaft“ etc. bei den Radiolarien und Rhizopoden überhaupt mit großem Vorbehalt ge-

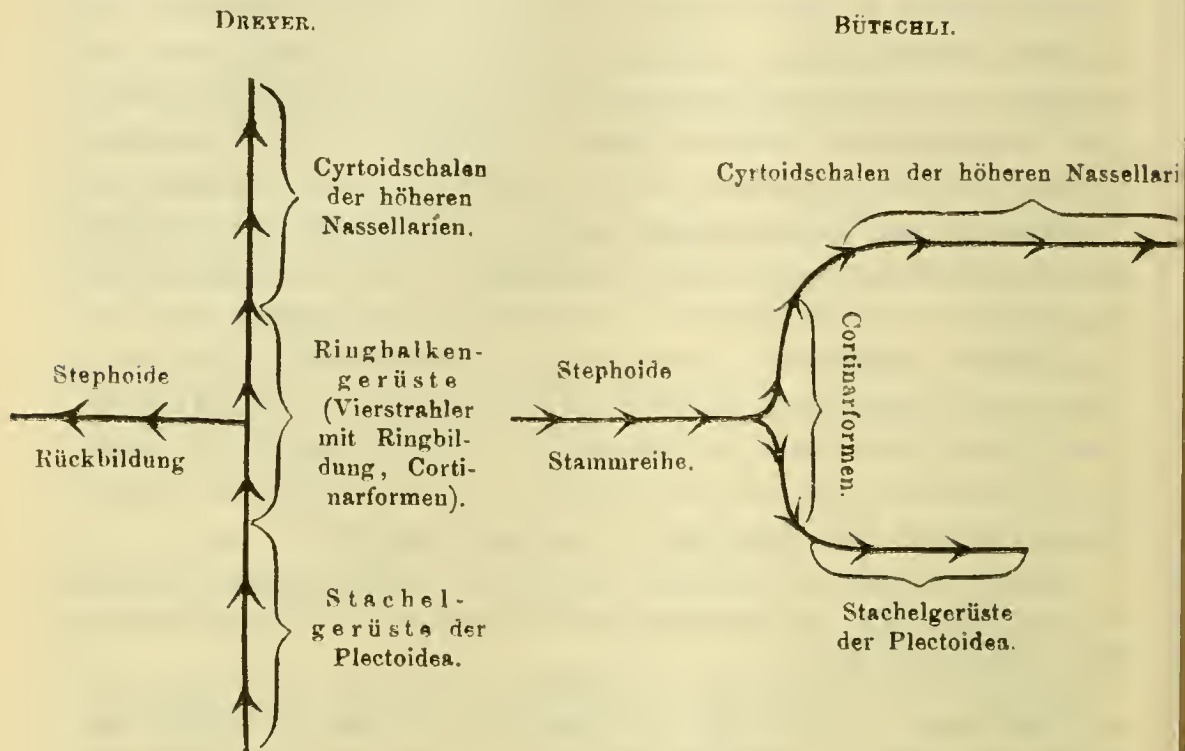
brauchen muß, so ist dies ganz besonders hier in Betracht zu ziehen. Ich habe daher im Vorstehenden auch lieber meist von stephoider Entwicklung und stephoiden Formen als von Stephoideen geredet. Die stephoiden Formen setzen sich sicher aus Geschlechtern von gänzlich selbständigem Ursprung zusammen, die sich von verschiedenen, dem Hauptstamme der Nassellarien angehörigen Formen mit Cortinarskelett, seitlich abgezweigt haben. Die Formverwandtschaft der stephoiden Formen beruht nur einmal darauf, daß ihre Stamm- und Ausgangsformen selbst nahe miteinander verwandt sind, und ist zweitens in der gemeinsamen Entwicklungstendenz begründet. Die stephoide Entwicklung besteht, wo sie auch auftritt, in einer Verwischung der ursprünglichen monaxon-eudipleuren Grundform, was sich in einer Verwischung der primären Vierstrahlercharaktere und einer ausschließlichen Herrschaft des Ringbalkenbaues äußert.

Anhangsweise mögen hier noch die Anschauungen früherer Autoren über die phylogenetischen Beziehungen der Nassellariengerüste erwähnt werden.

In erster Linie verdient hier BÜTSCHLI¹⁾ genannt zu werden. Er war der Erste, welcher sich energisch und auf Grund eingehender Studien, besonders an Barbadosmaterial, um die Eruierung der verwandtschaftlichen Beziehungen unter den Nassellarien bemühte. Derselbe kam in bezug auf die Ringformen zu einer unseren obigen Ausführungen gerade entgegengesetzten Ansicht. Während wir die stephoide Entwicklung als einen von den typischen und primären Formen des Hauptstammes wegführenden Abweg dargestellt haben, der sich durch Rückbildung der primären Vierstrahlercharaktere und einseitige Entwicklung der Ringbalken charakterisiert, faßt BÜTSCHLI die Sache gerade umgekehrt auf und spricht das Endprodukt der stephoiden Entwicklung, den amphitekten Ring, als ursprüngliche Stammform der Nassellarienskelette an. Die Entwicklungsstapen der stephoiden Rückbildungsreihe waren bei uns folgende: Vierstrahler mit Ringbalkenanlage (Cortinarskelett, HAECKEL), eudipleurer Ring, amphitekter Ring; BÜTSCHLI zählt dagegen: amphitekter Ring, eudipleurer Ring, Entwicklung von Vierstrahlercharakteren (basale Löcher und Stacheln) am Ring; konsequenterweise sieht er sich so natürlich auch genötigt, wengleich, wie es scheint, mit einigem Widerstreben, die Plectoidskelette (Plagiacanthiden nach damaliger Benennung) durch

1) BÜTSCHLI, Beiträge zur Kenntnis der Radiolarienskelette, insbesondere der der Cyrtida. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. XXXVI, S. 485—540, Taf. XXXI—XXXIII. — Außerdem auch die Darstellung des Gegenstandes in den Protozoen von BRONN's Klassen und Ordnungen des Tierreichs.

Rückbildung des Ringes von primären Ringformen abzuleiten. Schematisch läßt sich die Auffassung BÜTSCHLI's der unsrigen etwa in folgender Weise gegenüberstellen.



Ich glaube nicht, daß es nötig ist, hier eine ausführliche Erörterung des Für und Wider der Theorie BÜTSCHLI's zu geben. Ich hoffe, daß meine Behandlung des Problems für sich selbst genug spricht. Übrigens weicht BÜTSCHLI's Auffassung gar nicht so sehr von der unsrigen ab, wie man auf den ersten Blick meinen könnte. Der Sagittalring ist auch bei uns ein sehr ursprünglicher Bestandteil des Nassellariengerüsts, nach dem Vierstrahler der ursprünglichste; BÜTSCHLI begeht also nur den Fehler, den letzteren nicht richtig zu würdigen, und dies ist leicht verständlich und ihm in keiner Weise zum Vorwurf zu machen, da damals, als er seine Nassellariephylogenie aufstellte, die Plectoideen erst sehr schlecht und die wichtigen überleitenden Cortinargerüste noch gar nicht bekannt waren, erst durch HAECKEL's Veröffentlichung der Challengerradiolarien wurden wir mit diesen wichtigen Formen bekannt gemacht. BÜTSCHLI's Deduktionen sind also nur in bezug auf den Anfangsteil des Stammes und die stephoide Entwicklung falsch, von da an, wo in unserem Schema die stephoide Rückbildung vom Hauptstamme abgeht, aufwärts stimmen sie mit unserer Auffassung in den Hauptpunkten überein. Wenn wir diesen Punkt genauer bezeichnen wollen, so ist er das Stadium, wo das Ringbalkengerüst aus Vierstrahler, sagittalem Ring und 2 basalen Bogenpaaren besteht (Fig. 116). BÜTSCHLI gebührt das Verdienst, von solchen Formen aus zum ersten Male und in den Grundzügen richtig die höheren Nassellariengerüste abgeleitet und die durchgehenden

Homologien der Vierstrahlerteile, des Sagittalringes und der Basallöcher, gezeigt zu haben.

HAECKEL verhält sich dem Problem der Nassellarienphylogenese gegenüber sehr reserviert. Zunächst wollen wir erwähnen, daß er sich gegen eine polyphyletische Ableitung wendet: „Polyphyletic hypotheses, deriving the different groups of Nassellaria from different skeletonless Nassellida, by development of simple siliceous skeletons in different ways. Among the numerous polyphyletic hypotheses which are possible, one of the simplest would be the supposition that three different fundamental forms of skeleton may have arisen independently one from another: (1) a simple sagittal ring as original form of the Stephoidea and Spyroidea; (2) a simple basal tripod as original form of the Plectoidea; (3) a simple latticed cephalis as original form of the Botryodea and Cyrtodea. This triphyletic hypothesis is supported by R. Hertwig (1879, Organ. d. Radiol., pg. 136); he assumes that the original skeletonless Nassellida (Cystidium) have produced three different branches, his „Acanthodesmida“ (= Stephoidea and Spyroidea) with a primary ring, his „Plagiacanthida“ (= Plectoidea) with a primary tripod, and his „Cyrtida“ (= Botryodea and Cyrtodea) with a primary cephalis. This hypothesis seems rather probable on the first view; but it meets with the greatest difficulties in view of the fact that these three original elements of the skeleton are more or less evidently combined in the great majority of Nassellaria“¹⁾. Wir stimmen hierin mit HAECKEL überein und sind durch das vorstehende Citat zugleich der Mühe überhoben, auf HERTWIG's Auffassung noch näher eingehen zu müssen. Der Umstand, daß die verschiedenen Nassellariencharaktere, die man zum Ausgangspunkt selbständiger Stämme machen könnte, meist kombiniert auftreten, genügt, um eine polyphyletische Ableitung auszuschließen. — Von monophyletischen Hypothesen stellt HAECKEL 3 zur Auswahl:

„1²⁾). Monophyletic hypothesis, deriving all Nassellaria from a latticed cephalis, a simple ovate or subspherical fenestrated shell without ring and tripod (Cyrtocalpis, Archicapsa, etc.). This hypothesis was given in 1862 in my Monograph, where I constructed the first pedigree of Radiolaria (p. 234). I there derived all the Cyrtida from the Sphaeroidea (Cyrtidosphaera), supposing that Cyrtocalpis and some other Monocyrtida may form a direct phylogenetical passage from the Sphaeroidea to the Cyrtodea.

2. Monophyletic hypothesis, deriving all Nassellaria from a simple sagittal ring (Archicircus, Lithocircus, etc.). This hypothesis was stated by me in the years 1877 to 1879, when I had got the

1) Challenger-Report, pag. 894. (Den letzten Passus habe ich gesperrt drucken lassen.)

2) Challenger-Report, pag. 893—894. — Die Reihenfolge der Numerierung der 3 Hypothesen habe ich in dem Citat geändert und der historischen Reihenfolge angepaßt. Unser 1., 2., 3. entspricht dem 3., 1., 2. des Report.

first general survey of the astonishing number of new Nassellaria in the Challenger collection, and as I had found the sagittal ring in the majority of them. This, my former hypothesis, is mentioned by RICHARD HERTWIG (1879, Organ. d. Radiol., pp. 68, 126). It was afterwards supported with particular energy by O. BÜTSCHLI (1882, Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXXVI).

3. Monophyletic hypothesis, deriving all Nassellaria from a basal tripod (Triplagia, Plagoniscus, etc.). This hypothesis was employed in 1881 in my Prodrömus, since I had convinced myself that the „triradial structure“ is prevalent in the great majority of Nassellaria, and is perhaps more important than the sagittal ring.“

Die Ausgangsformen, welche HAECKEL für die 3 möglichen monophyletischen Ableitungen der Nassellarien aufstellt: Gitterschale, Ring und Dreistrahler, entsprechen etwa, wie wir sehen, den von uns unterschiedenen 3 Entwicklungsetappen des Nassellariengerüsts: Cyrtoidschale, Ringbalkengerüst, Stachelgerüst. Das Interessanteste liegt aber in dem Umstand, daß HAECKEL den 3 phylogenetischen Hypothesen nicht als Unbeteiligter gegenübersteht, sondern daß er sie selbst geschaffen und der Reihe nach durchlebt hat. Die 3 Theorien bezeichnen ebensoviele Entwicklungsetappen in dem Verlaufe seiner Radiolarienstudien, und aus der Reihenfolge, in der er sie vertreten hat, geht sehr schön hervor, wie sich sein Einblick in die Morphologie der Nassellarien immer mehr vertiefte und der Wahrheit Schritt für Schritt näherte. HAECKEL verkörpert in sich die ganze bisherige historische Entwicklung der Nassellarienmorphologie. Zuerst (1862) verglich er ganz oberflächlich die Cyrtoidschale mit der Sphäroideenschale. Dann, als er die Schätze der Challengersammlung durchmustert hatte (1877—79), vertiefte er seine morphologischen Anschauungen sehr wesentlich, es gelang ihm, den Stammbaum ein großes Stück weiter nach seiner Wurzel hin zu verfolgen, indem er die ursprüngliche Bedeutung des primären Sagittalringes richtig erkannte. Es ist dies dieselbe Stufe, auf der BÜTSCHLI zur Zeit seiner erwähnten Arbeit stand (1882). Endlich, seit dem seiner Zeit gemachten vorläufigen Abschluß seiner Challengerstudien (1881), neigt HAECKEL einer Ansicht zu, welche unserer Vierstrahlentheorie sehr nahe kommt; er erklärt die Plectoideen für die ursprünglichsten skelettführenden Nassellarien und den Dreistrahler resp. das basale Tripodium für die ursprünglichste phylogenetische Grundlage aller Nassellarienskelette. Dieser Ansicht verleiht er auch in dem Stammbaum des Challenger-Report's Ausdruck. Gleichwohl verhält sich dann HAECKEL doch sehr zurückhaltend, er stellt noch im Challenger-Report alle 3 monophyletischen Hypothesen nebeneinander als möglich und verfechtbar hin, überläßt gleichsam dem Leser die Auswahl und hält seine letzte Ansicht nur für die, welche am meisten Wahrscheinlichkeit für sich hat. Es kommt einem dies zunächst unwillkürlich etwas befremdend vor, da man doch sonst gewohnt ist, HAECKEL mit voller Energie für eine ihm plausibel erscheinende phylogenetische Hypothese eintreten zu sehen, es erklärt sich aber leicht, wenn wir bedenken, daß HAECKEL infolge jahrzehntelanger Studien

zum ersten Kenner unserer Rhizopoden geworden ist; tiefgehende Kenntnis macht um so vorsichtiger.

Wir wollen nun mit unserer Behandlung des Gegenstandes die Entwicklung unserer Kenntnis von da an weiter fortsetzen, wo HAECKEL zuletzt stehen geblieben ist und, wie wir hoffen, in den Grundzügen wenigstens zum definitiven Abschluß bringen. Indem wir den Vierstrahler als morphologische Grundlage nicht nur der Nassellarien-, sondern auch der Spumellariengerüste nachweisen, haben wir einen einheitlichen Gesichtspunkt gewonnen, von dem aus wir die Gerüstbildung beider großen Radiolarienabteilungen klar durchschauen können. Hierdurch ist unser morphologisches Verständnis um einen nennenswerten Schritt gefördert und vertieft, unser Kausalitätsbedürfnis aber noch nicht befriedigt. Wir hatten gesehen, daß der Vierstrahler außer bei den Polycystinen auch bei Spongien und Echinodermen das morphologische Grundelement der Skelettbildung ist, und wir müssen hieraus schließen, daß seine Bildung nicht von der vitalen Thätigkeit eines spezifisch organisierten Protoplasmas bedingt sein kann, sondern daß er das Produkt ist von allgemein gültigen elementaren Bildungsfaktoren. Soll unser Erkenntnisdrang befriedigt werden, so müssen diese und ihre Gesetze aufgedeckt und der Vierstrahler mechanisch erklärt werden und dies ist uns, wie wir glauben, gelungen. Wir können so nicht nur quantitativ, sondern auch qualitativ über unsere Vorgänger hinausgehen, indem wir von der morphologischen Vergleichung zur mechanischen Erklärung fortschreiten. Wir haben die morphologisch-vergleichende Forschung unseres Gegenstandes abgeschlossen und den letzten Stein auf das Gebäude gesetzt, welches unsere Vorgänger durch lange induktive Arbeit Schritt für Schritt seiner Vollendung näher geführt hatten, wir erweisen uns ihnen gegenüber dadurch dankbar, daß wir die Richtigkeit des durch ihre Thätigkeit angebahnten Resultates mechanisch beweisen. Durch induktive vergleichend-morphologische Forschung waren wir zu dem Resultate gelangt, daß der Vierstrahler die morphologische Grundlage unserer Gerüstbildungen ist, durch die Erkenntnis seiner mechanischen Bildungsursache können wir deduktiv beweisen, warum er es sein muß: die aetiologisch-mechanische Probe auf das morphologische Exempel.

Wir fassen, am Ende der Betrachtung der zweiten Entwicklungsetappe des Nassellariengerüstes angelangt, das Charakteristische der Ringbalkengerüste noch einmal kurz zusammen. — Das Ringbalkengerüst ist die Fortführung des Nadelgerüstes, es legt sich auf der Grundlage des primären Vierstrahlers an. Diese erste Grundlage des Nassellariengerüstes, der Vierstrahler, war, wie wir nachher sehen werden, durch mechanische Bildungsfaktoren erzeugt, der Organismus spielte nur eine untergeordnete Rolle dabei. Nicht vom Organismus geformt, entspricht der Vierstrahler

auch nur unvollkommen den Organisationsverhältnissen und somit auch Bedürfnissen desselben; vier starre Nadeln, die in einem Punkte zusammentreffen, gewähren der abgerundeten Centralkapsel weder feste Stütze und Halt, noch genügenden Schutz. Der organische Weichkörper hat dem starren Nadelgerüst gegenüber eine sehr unbequeme Position, und doch muß er sich mit demselben auseinandersetzen. Im ersten Stadium wird durch anorganische Faktoren die Grundlage des Skelettes in dem Nadelgerüst gelegt, das Charakteristische des zweiten Entwicklungsstadiums, des Ringbalkengerüstes, besteht darin, daß der Organismus diese Grundlage seinen Organisationsverhältnissen, speziell der Centralkapsel entsprechend umgestaltet. Die gemeinsame Tendenz aller Ringbalkenbauten besteht darin, der Centralkapsel ein zweckentsprechendes, ihrer Gestalt konformes Gehäuse herzustellen (vergl. die Abbildungen). In der ersten Entwicklungsetappe des Gerüstes überwiegen anorganische, in der zweiten organische Bildungsfaktoren. Der Hauptstamm des Nassellarienstammbaumes ist da, wo er das Ringbalkenstadium passiert, in den Cortinarformen verkörpert, bei denen sich Vierstrahler- und Ringcharaktere die Wage halten, zu der Hauptmasse der höheren Nassellarien, den Cyrtoiden werden beide durch Vererbung mit hinübergenommen und verleihen ihr ihr charakteristisches Gepräge, während in den von dem Hauptstamm abgehenden stephoiden Seitenzweigen die Produkte der anorganischen Gestaltungsfaktoren von denen der organischen Verhältnisse unterdrückt, die Vierstrahlercharaktere durch die Ringcharaktere verdrängt werden.

Die beiden ersten Entwicklungsetappen sind immer noch unvollkommen insofern, als in ihnen noch keine kontinuierlichen Schalen, wie wir sie bei den Spumellarien kennen lernten, erzeugt werden. Die Nadel- sowohl wie die Ringbalkengerüste sind nach allen Seiten hin offene Balkengerüste, die noch des einheitlichen Abschlusses nach außen entbehren. Sie sind vergleichbar dem Gerüst eines Zeltes oder einer Bude, dem der Tuchüberzug oder der Bretterschlag noch mangelt oder dem Balkenskelett eines gerichteten Hauses, dem die Wände noch fehlen. Die Schalenbildung findet erst im dritten und letzten Stadium der Entwicklung des Nassellariengerüstes (von der Spiculumbülle

der Beloideen zur Kugelschale der Spumellarien ist nur ein Schritt, der Weg von dem einzigen Plectoideenspiculum zur umhüllenden Schale ist natürlich länger), dem Stadium der Cyrtoidschalen, statt, welches dadurch charakterisiert ist, daß die Balkengerüste mit einer Schalenwandung rings überkleidet werden. Ebenso wie die Ringbalken auf den Nadelgerüsten durch das Auswachsen und die mächtige Verlängerung und Verstärkung einiger Seitendornen entstehen, so bilden sich die zwischen den einzelnen Balken des Gerüstes angespannten Partien einer Schalenwand dadurch, daß Dörnchen der Gerüstbalken zu Bälkchen auswachsen, die durch vielfache Verästelung und Anastomosenbildung einer Gitterplatte den Ursprung geben. Diese Verästelung folgt dem Dreistrahlerotypus, und es wiederholen sich bei den Cyrtoidschalen dieselben Formen der Dictyose, auf die wir schon bei den Sphäroidschalen der Spumellarien aufmerksam machten und auf die wir später bei der Darstellung der Aetiologie des Vierstrahlertypus noch näher einzugehen haben werden.

Die Schalenbildung kann bei den verschiedensten Gerüstformen stattfinden und zwar ebenso wie bei Ringbalkengerüsten auch, unter Überspringung des zweiten Entwicklungsstadiums, direkt von Nadelgerüsten aus. Wir wollen im Folgenden die verbreitetsten Fälle von Schalenbildung an einer Reihe von Beispielen kurz Revue passieren lassen.

Bei den Nadelgerüsten hatten wir schon Gelegenheit zu beobachten, daß es häufig vorkommt, daß die Dornen der Stacheln stärker wachsen, sich verästeln und durch Anastomosenbildung mit denen der benachbarten Stacheln Gitterplatten bilden, die sich in den Stachelwinkeln ausspannen (S. 317 u. Fig. 110). Durch solche radial gestellte und in den Stachelwinkeln ausgespannte Platten wird aber noch kein geschlossener Schalenraum nach außen abgegrenzt, sondern höchstens (bei Vier- und Mehrstrahlern) nach außen offene Fächer gebildet; erst durch tangentiale, die Stachelwinkel überspannende Gitter kann die erste Schalenbildung eingeleitet werden. Immerhin sind aber die erwähnten Fälle einer Dictyose bei Plectoideen als erster Anlauf zur Schalenbildung von Interesse.

Eine echte, wenn auch noch sehr primitive Schalenbildung und zwar bei einem Dreistrahler haben wir aber bereits in der Form der Figur 129. Die 3 Stacheln sind hier in angemessener Entfernung vom Centrum durch einen hexagonalen Balkenrahmen verbunden, von dessen 6 Ecken ebenso viele sekundäre Stacheln

ausstrahlen, zwischen welchen und zugleich auch den 3 primären Stacheln Kieselfäden ausgespannt sind, die so ein neunstrahliges Netz bilden. Das Wesentlichste an dem Gerüst, worauf es uns ankommt, ist aber ein aus feinen Kieselfäden gebildetes Netzwerk in dem inneren Balkenrahmen, welches den Radiationspunkt des Dreistrahlers überspannt und so eine echte, wenn auch nach unten noch weit offene Schalenhöhle umschließt. Das Ganze hat große Ähnlichkeit mit einem Spinngewebe; im centralen Rahmen desselben, in der Schalenhöhle zwischen apikalem Netz und basalem Dreistrahler, wird die Centralkapsel gesessen und ihre Pseudopodien auf dem peripheren Balkennetz auf Fang ausgesandt haben.

Häufiger schon sind die Fälle von Schalenbildung auf der Grundlage eines Vierstrahlers. Ein einfaches Beispiel dieser Art haben wir zunächst in Figur 130. Die Genese einer solchen Form ist leicht verständlich, wenn wir uns denken, daß die einem vierstrahligen Plectoideengerüst aufsitzende Centralkapsel (Fig. 99) von einer Gitterplatte überwachsen würde.

Die Grundlage der Schale von Figur 131 ist ebenfalls ein Vierstrahler, nur unterscheidet sich dieser Fall von dem vorhergehenden dadurch, daß die Schale dem Apikalstachel nicht einseitig angeklebt ist, sondern von demselben in der Mitte durchsetzt wird.

Am häufigsten ist ein Vierstrahler mit sagittalem Ring (Fig. 113, 122), also ein Gerüst, welches bereits in die zweite Entwicklungsstufe eingetreten ist, der Ausgang der Schalenbildung.

Ein Beispiel hierfür haben wir zunächst in Figur 132, wo nicht nur die centrale Ringpartie, sondern auch Apikal- und Basalstacheln zum größten Theil von einem Schalenmantel überzogen und so in das Schaleninnere einbezogen sind.

Ein weiteres Beispiel bietet die in Figur 133 dargestellte Form, bei welcher das ganze Ringbalkengerüst von dichtem, spongiös-schaumigem Kieselgebälk übersponnen ist.

Den meisten Schalen, besonders der höheren mehrgliedrigen Cyrtoiden, liegen Ringbalkengerüste zu Grunde, bei denen neben dem sagittalen Ring auch schon ein oder mehrere basale Bogenpaare angelegt sind. Diese basalen Bogenbalken in Verbindung mit den proximalen Theilen der Basalstacheln und der Basis des Sagittalringes rahmen, wie wir bereits sahen, eine entsprechende Anzahl von Löchern ein, welche zusammen bei der primären Nassellarienschale die basale Pylomöffnung bilden. Die

Identifizierung und Vergleichung der Löcher bei verschiedenen Formen ist durch ihr Lagerungsverhältnis zu den Stacheln des konstanten basalen Tripodiums und der Ringbasis ermöglicht. BÜTSCHLI und HAECKEL haben daraufhin diesen Löchern eine große vergleichend-morphologische und phylogenetische Wichtigkeit beigelegt, sie mit besonderen Namen versehen und teilweise auch nach ihnen Formengruppen und -reihen aufgestellt, die thatsächlichen Verwandtschaftsbeziehungen entsprechen sollten. Wir müssen uns diesen Versuchen gegenüber reserviert verhalten. Es ist ja sehr wahrscheinlich, daß sich ein gleicher Bau der Pylomöffnung hie und da durch Reihen von Generationen konstant bleiben wird, auf der anderen Seite können wir aber auch als geradezu sicher ein mehrfaches selbständiges Auftreten derselben Formen, die Bildung von Parallelformen und -Reihen annehmen, und derartige parallele Reihen auseinanderzuhalten haben wir, so, viel ich sehe, keinerlei Anhaltspunkte. Hier wie überall bei unseren Rhizopodengerüsten kommen wir immer wieder zu dem Resultat, daß es ebenso wichtig wie lohnend ist, die allgemeinen Baupläne festzustellen und mechanisch zu verstehen zu suchen, wie es vergeblich und fruchtlos ist, im einzelnen nach Verwandtschaftsverhältnissen und Homologieen zu haschen. —

In Figur 134 haben wir zunächst eine Form, die deutlich als Gerüst ein Ringbalkengerüst, bestehend aus Vierstrahler, sagittalem Ring und einem basalen Bogenpaar, erkennen läßt, ähnlich dem unbeschalteten Ringbalkengerüst von Figur 114 oder 119. An der Basis sind infolgedessen 2 große basale Löcher vorhanden.

Meist finden sich jedoch 3 basale Löcher, in jedem Winkel des basalen Tripodiums eins (Fig. 144). Dies kommt daher, daß die Gitterplatte sich nicht vollständig in den Winkel zwischen den beiden vorderen Basalstacheln einschmiegt, sondern ihn in einiger Entfernung vom Radiationspunkt überspannt und so auch hier ein Loch frei läßt. Es ist aber auch möglich, daß das vordere Loch von einem unpaaren vorderen Bogenbalken herrührt.

Ebenso häufig wie 3 Löchern, begegnet man auch 2 Löcherpaaren, die sich an der Zusammensetzung des Pyloms beteiligen, wir sehen dies an dem Beispiel unserer Figur 145. Solche Schalen leiten sich von Gerüsten mit 2 basalen Bogenpaaren ab (Fig. 116). Die Entstehung der beiden hier neu hinzukommenden vorderen Löcher kann man auf zweierlei Art auffassen. Entweder man nimmt an, daß sich von den beiden vorderen Basalstacheln zu dem Ring zwei weitere Bogenbalken gebildet haben, oder man

denkt sich, daß sich die vordere basale Ringpartie zur Pylomplatte herabsenkt und hier als Trennungsstab ein bereits vorher vorhandenes unpaares vorderes Loch in zwei seitliche getrennt habe. Beide Auffassungsweisen kommen jedoch im Grunde auf dasselbe hinaus, ihr Unterschied ist mehr von formaler als von realer Bedeutung. Zwischen dem vorderen Löcherpaar tritt häufig ein sekundärer 4. Basalstachel auf, wie dies auch an unserem Beispiel der Figur 145 der Fall ist. — Denselben Bau der Pylomplatte resp. des Collarseptums zeigt Figur 146, von oben gesehen, bei einer Cyrtoidee nach Entfernung der primären Schalenkammer.

Wenn eine sekundäre Vermehrung der Basalstacheln gleich vom Radiationspunkte des primären Vierstrahlers ausgeht, ist mit ihr naturgemäß auch eine entsprechende Vermehrung der Basallöcher durch Teilung verbunden. Als Beispiel hierfür möge Figur 147 dienen, bei der sich die primäre Anzahl der Basalstacheln verdoppelt hat, infolgedessen auch 6 Basallöcher ausgebildet sind (Fig. 147 b). —

Die Schalenbildung kann von verschiedenen Gerüstformen ausgehen, das schließliche Endresultat ist aber im Großen und Ganzen dasselbe, die primären Cyrtoidschalen stimmen in den wesentlichen Merkmalen miteinander überein. Die Grundform der Schale schließt sich, wie begreiflich, der Grundform ihrer Grundlage, des Vierstrahlers resp. Ringbalkengerüstes, eng an. Zunächst können wir an ihr eine senkrechte Hauptachse unterscheiden, deren Verlauf durch den Apikalstachel bezeichnet wird. In der Richtung derselben ist die Schale entweder langgestreckt (Fig. 130, 132—134) oder zusammengedrückt resp. durch den Sagittalring eingeschnürt (Fig. 135). Die Pole der Hauptachse sind ungleichwertig, an dem einen, den man als Apikalpol bezeichnet, tritt die Spitze des Apikalstachels aus der Schale hervor, an dem anderen, oralen Pole, befindet sich, umstellt von den Basalstacheln, das aus den Basallöchern zusammengesetzte Pylom. Endlich ist die eudipleure Grundform der ersten Gerüstanlage an den meisten Cyrtoidschalen noch an der exzentrischen Stellung des Apikalstachels kenntlich (vergl. die Abbildungen), oft besitzt auch die ganze Schale deutlich bilateral-symmetrisches Gepräge. Durch sekundäre Verwischung kann die eudipleure Grundform zu einer amphitekten (Fig. 135) oder radiären (Fig. 140) oder, unter Aufhebung jeder Kreuzachsendifferenzierung, zu einer rein monaxon-heteropolen Grundform vereinfacht werden (Fig. 141, 142).

Bei vielen Nassellarien ist die Ausbildung des Gerüsts mit der Bildung der einen primären Schalenkammer abgeschlossen, die Mehrzahl der höheren Formen besitzt jedoch ein sekundäres Wachstum der Schale. Dasselbe ist, durch den Bau des primären Gerüsts bedingt, ein terminales, und zwar werden durch Vermittelung der Basalstacheln vor dem Pylom in der Richtung der Hauptachse neue Kammern angebaut. Schon bei den einschaligen Formen kann man hier und da beobachten, wie sich zwischen den Basalstacheln Kieselgewebe ansetzt (Fig. 129, 131, 135), und dies ist schon ein Zeichen dafür, daß dem Weichkörper die eine Schale zu eng gewesen ist: die Gitterbildung zwischen den Basalstacheln wird von aus dem Pylom herausgequollener Sarkode herrühren. Bei stärker ausgeprägtem Wachstum werden diese Anfänge gesteigert; die Basalstacheln wachsen kontinuierlich weiter fort, und zwischen ihnen setzt sich eine Kammer nach der anderen an, wie die aneinandergereihten Kammern der Thalamophorenschalen (Fig. 136—138).

Bei den einkammerigen Schalen sind Weichkörper und Schale einander vollständig konform und harmonieren miteinander: die Centralkapsel ruht auf den das Pylom überspannenden Gerüststäben und wird nach oben von der Schale überwölbt (Fig. 143). Wo ein sekundäres Schalenwachstum stattfindet, ist dieser primäre Zustand jedoch nur im Anfang der Entwicklung realisiert, bei deren weiterem Fortgange eine Kollision der Centralkapsel mit dem Gerüste eintreten muß. Die die primäre Kammer von den sekundären Schalenräumen trennenden Gerüststäbe des Collarseptums (Fig. 146) stellen sich dem Wachstum der Centralkapsel hinderlich in den Weg und nötigen dieselbe, sich in Form von Bruchsäcken zwischen ihnen hindurchzudrängen. Die Zahl der in die sekundären Schalenräume hinabhängenden Bruchsäcke dürfte wohl der Zahl der Basallöcher der primären Pylomplatte entsprechen (Fig. 136). Hier sei auf diese Verhältnisse nur noch des Zusammenhangs wegen einmal kurz hingewiesen, da wir sie bereits früher bei der Betrachtung der Centralkapsel beleuchtet haben (vergl. S. 271—272).

Daß die primäre Kammer den sekundären nicht unmittelbar gleichzusetzen ist, wurde schon von den früheren Autoren richtig erkannt und betont. Die erste primäre Kammer, von HAECKEL Cephalis oder Köpfchen genannt, beherbergt in sich das phylogenetisch wichtige primäre Balkengerüst und ist, wie wir sahen, durch die basalen Teile desselben, die Radiationspartie des Vier-

strahlers, von den folgenden Kammern geschieden (Fig. 146). Von hier gehen auch die in der Wand der sekundären Kammerreihe hinablaufenden Basalstacheln aus (Fig. 136).

Je stärker die sekundären Schalenteile entwickelt sind, desto mehr pflegt die primäre Kammer oder das Köpfchen nicht nur relativ, sondern auch absolut an Größe zurückzutreten; ihre Anlage findet eben dann auf immer früheren Entwicklungsstadien statt, wo der Weichkörper noch sehr klein ist (vergl. Fig. 136—138). Diese Reduktion des Köpfchens führt hie und da auch zu dessen gänzlichem Schwunde, besonders bei Formen, bei denen eine einzige und zwar die zweite Kammer zur ausschließlichen Herrschaft gelangt. In der in Figur 141 *a—c* wiedergegebenen Form finden wir einen solchen Fall sehr schön vertreten: an der Spitze der monothalamen Schale ist die Cephalis nur noch als minimales Rudiment vorhanden, welches zwar noch eine kleine Höhlung und einen Dreistrahlerabschluß nach unten besitzt, dem aber die Centralkapsel bereits mit keinem Teile mehr angehört. Von hier ist dann nur noch ein kleiner Schritt zu den monothalamen Formen, bei denen die Cephalis gänzlich geschwunden ist (Fig. 142), und bei denen man sich vor einer Verwechslung mit primär ein-kammerigen Formen zu hüten hat¹⁾.

Bei mehrkammerigen Cyртоideen erweitern sich meist die Kammern successive nach unten hin, so daß die ganze Kammerreihe die Gestalt eines schlankeren oder breiteren Kegels erhält, dessen Spitze das Köpfchen mit seinem Apikalstachel und dessen Grundfläche die Pylomöffnung der letzten Kammer bildet. (Vergl. die Abbildungen.) Diese auf anhaltender Steigerung des Wachstums beruhenden Verhältnisse sind vollständig denen analog, die wir bei den Thalammophorenschalen bereits kennen lernten (vergl. S. 235). — Auch bei den Cyrtoidschalen begegnen wir Formen, denen man es ansieht, daß ihre Entwicklung und ihr Wachstum seinen Abschluß erreicht hat und die wir auch hier als geschlossene Formen bezeichnen können. Entweder erstirbt die Wachstumsenergie allmählich, und die letzten Kammern der Reihe werden immer kleiner, bis sich eventuell die letzte schließt. Solche Formen haben dann die Gestalt eines Doppelkegels, etwa in der Mitte liegt ihr Dickenmaximum, und nach beiden Enden hin spitzen sie sich zu.

1) Über die Konvergenz solcher Formen mit pylomatischen Spumellarien (Sphaeropyliden) und deren Unterscheidungsmöglichkeit vergl. Radiolarienstudien, Heft I: Die Pylombildungen, Jena, G. Fischer, 1889, S. 122—124.

Oder der Abschluß kann auch innerhalb des Gebietes einer Kammer stattfinden; geschieht dies allmählicher, so zieht sich das Pylom der letzten Kammer in eine lange Röhre aus, und von hier finden sich alle Übergänge bis zu einem plötzlichen und unvermittelten Abschluß; durch eine Verkürzung des Endsiphon werden wir durch allmähliche Abstufungen zu einem spitzen, beutel-förmigen Abschluß der letzten Kammer geführt (Fig. 140) und von hier wieder zu solchen Formen, bei denen die terminale weite Pylomöffnung unvermittelt durch eine flache Siebplatte verschlossen wird ¹⁾.

Diesen Wachstumserscheinungen der ganzen Schale lassen sich analoge Wachstumserscheinungen der einzelnen Kammern vergleichen. In der Regel erreichen die Kammern ihr Breitenmaximum vor ihrem Ende, um sich zuletzt wieder etwas zusammenzuziehen; hierdurch werden die Einschnürungen bedingt, durch welche sich die Kammern mehr oder weniger voneinander absetzen, und infolgedessen ist auch die Gestalt der ganzen Schale oft keine rein kegelförmige, nach unten weit ausgespannte (Fig. 136, 146), sondern mehr glockenförmig, mit etwas zusammengezogener Pylomöffnung (Fig. 137, 139). In der Zu- und Abnahme der Wachstumsenergie der ganzen Schale ist der rhythmische Fortgang des Lebensprozesses im Verlaufe ganzer Generationen verkörpert, wo jedes Individuum einer Welle entspricht, in dem Wachstum der einzelnen Kammern hingegen der rhythmische Verlauf des Lebens beim einzelnen Individuum, wo die aufeinander folgenden Wachstumsperioden Wellen vergleichbar sind.

Die Differenzierungsvorgänge und deren Kombinationen sind auch bei den Cyrtoidschalen von mannigfacher Art und durch sie wird auch hier aus dem einheitlichen abstrakt-theoretischen Typus der Formenreichtum der Wirklichkeit erzeugt. Als besonders häufig sind hier zu nennen: Formenwandlungen der ganzen Schale, verschiedene Dictyose bei verschiedenen Formen ebenso wie bei den einzelnen Kammern derselben Form (Fig. 137), sekundäre Vermehrung, Verminderung oder gänzliche Rückbildung der Basalstacheln (Fig. 138, 139, 141, 142, 147) und gelegentliche Rückbildung des Apikalstachels (Fig. 141, 142), Differenzierung der Basalstacheln an ihren Enden oder in ihrem Verlaufe durch die

1) Vergl. hierzu „Pylombildungen“, S. 79—81.

Schalenwand (Flügelfortsätze, Gitterplatten, etc.) und ebenso Differenzierungen des Apikalstachels.

Auch bei stephoiden Formen kommt es hie und da zur Schalenbildung, so zeigt z. B. Fig. 126 eine Schale, die als Fortführung und Abschluß einer den Figuren 122—125 etwa entsprechenden stephoiden Entwicklungsreihe zu betrachten ist. Bei den Stephoidschalen kommen die Characteristica der stephoiden Entwicklung: Aufgabe der Vierstrahlercharaktere und der monaxonen Grundform und Hinneigung zur homaxonen Grundform, noch prägnanter zum Ausdruck, als bei den Stephoidgerüsten. Wir können hier alle Übergänge von monaxonen bis zu vollkommen kugelrunden homaxonen Schalen beobachten (Fig. 126—128), die man oft nur daran von Sphäroideenschalen unterscheiden kann, daß sich in ihrem Innern als Grundlage und Ausgang der Gerüstbildung der primäre Sagittalring befindet (Fig. 126, 127). Eine natürliche Folge der stephoiden Entwicklung ist auch die Unterdrückung des terminalen Wachstums; entweder lassen die Stephoidschalen überhaupt kein sekundäres Wachstum erkennen, und dies ist meist der Fall, oder sie zeigen deutliche Ansätze zum konzentrischen Wachstum und somit eine weitere Konvergenz zu den Sphäroideenschalen. So hat sich z. B. bei Figur 126 um die aus starken Balken gefügte primäre Schale von kleinen Radialstacheln aus eine aus zarten Kiesel-fäden gesponnene zweite Schale entwickelt. —

Zum Schlusse stellen wir die Differentialcharaktere des Spumellarien- und Nassellariengerüstbaues noch einmal einander vergleichend gegenüber:

Spumellarien.

Homaxone Grundform.
Ausgang der Gerüstbildung zahlreiche Vierstrahler.
Homaxone Kugelschale.
Konzentrisches Wachstum, vermittelt durch die Apikalstacheln der Vierstrahler.

Nassellarien.

Monaxone Grundform.
Ausgang der Gerüstbildung ein Vierstrahler.
Monaxon - heteropol - eudipleures Nadelgerüst: Ringbalkengerüst: Cyrtoidschale.
Terminales Wachstum, vermittelt durch die Basalstacheln des Vierstrahlers.

II. Aetiologie des Vierstrahlertypus.

Durch die Einführung des morphologischen Prinzips des Vierstrahlers in die vergleichende Betrachtung der Spongien-, Echinodermen- und besonders Polyeystinenskelette haben wir eine befriedigende einheitliche Anschauung von der Gerüstbildung dieser Organismengruppen gewonnen. Mit dieser formal-morphologischen Anschauung dürfen wir uns aber nicht begnügen, sondern müssen nach einer realen mechanischen Erklärung des Vierstrahlers selbst trachten. Unsere morphologische Vierstrahlertheorie schwebt noch, wie alle morphologisch-biologischen Theorien, wie eine Wolke in der Luft; wir müssen bestrebt sein, sie mit dem festen Boden der exakten Naturwissenschaft zu verbinden und hier fest zu begründen. Wir hätten wenig Hoffnung, dies in absehbarer Zeit zu erreichen, wenn wir es in dem Vierstrahlergerüste mit einem Produkt der Lebens-thätigkeit spezifisch organisierten Protoplasmas zu thun hätten; das Leben ist zwar sicher ein Komplex chemisch-physikalischer Kräfte, aber ein so verwickelter, daß die Auflösung und das Verständnis sowohl seiner selbst als auch seiner Produkte nicht durch die einfache Untersuchungs- und Betrachtungsreihe einer Arbeit zu erwarten ist, sondern der angestrengten Thätigkeit einer ganzen wissenschaftlichen Epoche bedarf, die augenblicklich kaum erst anzubrechen scheint. Wir haben jedoch bedeutsame Fingerzeige, welche dafür sprechen, daß die Bildung der Vierstrahlergerüste mit einer spezifischen Lebens-thätigkeit in keinem direkten engen Zusammenhange steht, sondern durch elementare allgemeingültige mechanische Ursachen bedingt ist und sich einer direkten mechanischen Erklärung als zugänglich erweist. Wie wir schon früher erwähnten, wird diese Annahme wahrscheinlich gemacht dadurch, daß der Typus des Vierstrahlergerüsts mit allen seinen charakteristischen Eigentümlichkeiten unabhängig bei verschiedenen Organismengruppen und unabhängig vom Baumaterial auftritt. — Versuchen wir also, ob wir eine exakte Erklärung unseres Gerüstbildungstypus finden! — Vorher wird es jedoch zweckmäßig sein, die früher in dieser Richtung gemachten Versuche kurz darzustellen und kritisch zu beleuchten; die hierdurch erzielten negativen Resultate werden uns davor bewahren, in alte Fehler zu verfallen.

a) Kritisch-geschichtliche Vorbemerkungen.

Bei den früheren Versuchen, unsere Gerüstbildungsverhältnisse zu erklären, hatte man zunächst nur die Spongienspicula im Auge, während erst in der letzten Zeit und zwar von uns selbst die Skelettbildung der Spongien mit der der Echinodermen und Rhizopoden zu einem umfangreicheren, allgemeineren Problem zusammengezogen wurde. —

Schon HAECKEL sprach in seiner Monographie der Kalkschwämme ¹⁾ Vermutungen aus über das Wesen der Spongienspicula. Nach ihm sind die Kalkschwammnadeln einheitliche Krystalle, die Abweichungen derselben von gewöhnlichen Krystallen, welche sich in der äußeren Form, dem sogenannten „Centralfaden“ etc. äußern, erklären sich aus den abweichenden Bedingungen, unter denen ihre Bildung innerhalb eines lebenden, aktiv thätigen Organismus stattfindet. Der Vorgang der anorganischen Krystallisation wird modifiziert durch die Thätigkeit des lebenden Protoplasma; diesen Bildungsvorgang, bei welchem anorganische und organische Prozesse gemischt zusammenwirken, nennt HAECKEL Biokrystallisation, das Produkt, die Spicula, Biokrystalle. Die morphologischen Achsen eines drei- oder vierstrahligen Spiculums repräsentieren die Achsen des Krystalles.

Diese Theorie der Biokrystallisation fand jedoch keinen Boden wegen der Unmöglichkeiten, die sich ihrem Verständnisse entgegenstellten. Besonders war die Annahme, daß die Achsen der Schwammnadeln den Krystallachsen entsprechen sollten, nicht haltbar, denn die morphologischen Achsen der Spicula sind nicht vergleichbar mit den Achsen eines echten Krystalles, welche ja als solche in Wahrheit gar nicht existieren, sondern physikalisch ausgezeichnete gleichwertige Richtungen sind, die sich parallel durch das ganze Krystallindividuum hindurch verschieben lassen. —

Das Problem des Wesens der Spiculumbildung blieb seitdem lange Zeit ruhen, bis in neuerer Zeit V. v. EBNER seine ausgezeichneten gründlichen Untersuchungen über die Struktur der Kalkschwammnadeln veröffentlichte ²⁾. Indem ich in bezug auf

1) E. HAECKEL, Die Kalkschwämme. Eine Monographie. Berlin, 1872.

2) V. v. EBNER, Über den feineren Bau der Skeletteile der Kalkschwämme nebst Bemerkungen über Kalkskelette überhaupt. Wiener Sitzungsberichte, XCIV. Bd., I. Abt., 1887, März-Heft.

die Einzelheiten der Untersuchung naturgemäß auf die Originalarbeit des Verfassers verweisen muß, referiere ich hier nur kurz über die uns interessierenden allgemeinen Ergebnisse.

v. EBNER ging, wie er sagt, anfänglich von der Erwartung aus, daß die Nadeln der Kalkschwämme im Grunde spezifisch organisierte Bildungen seien. Er vermutete, daß ihnen „eine organische Grundlage zukommen müsse, welche trotz der massenhaften Beimischung von kohlenurem Kalke das Bestimmende für den Aufbau der Nadel — nach Art der Cuticularbildung — sein würde. Es schien das Wahrscheinlichste, daß alle Nadeln geschichtet seien, und daß die Richtung senkrecht auf die Schichtung überall gleichwertig sei, etwa in der Weise, daß der beigemischte krystallinische Kalkspath in zahllosen kleinen Prismen, welche radiär zur morphologischen Achse der Nadeln gestellt sind, abgelagert wäre.“

Diese anfängliche Vermutung v. EBNER'S bestätigte sich jedoch nicht, sondern es stellte sich durch die optische Untersuchung heraus, daß sich die Kalknadeln, Vierstrahler sowohl wie Dreistrahler und Stabnadeln, wie einheitliche Krystalle verhielten. Untersucht man eine beliebige Kalknadel im polarisierten Licht „unter dem Mikroskop zwischen gekreuzten Nikols, und dreht man dieselbe durch alle Azimute, so erscheint sie bei vier Stellungen schwarz, bei vier Stellungen aber im Maximum hell, je nach der Dicke in mehr weniger hohen Farben bis zum gleichmäßigen Weiß, wie es bei etwas beträchtlicheren Dicken der Substanz immer auftritt. Die Nadeln sind also stark doppelbrechend und außerdem sind die beiden Schwingungsrichtungen durch die ganze Nadel hindurch wie in einem Krystall gleich gerichtet, denn sonst könnte man nicht stets vier Stellungen finden, bei welchen die Nadeln absolut schwarz wie das Gesichtsfeld erscheinen.“

„Diese optischen Erscheinungen an den Skelettteilen der Kalkschwämme lassen sich in einfachster und nächstliegendster Weise so deuten, daß jeder Skelettteil ein Individuum eines einzigen Kalkspatkrystalles darstelle, das man sich künstlich aus einem Stücke Doppelspat herausgeschnitten denken könnte.“ So schien auch die alte HAECKEL'sche Vermutung wieder eine Stütze zu erhalten, indem die beobachteten Erscheinungen für eine einheitliche Krystallnatur der Spicula sprachen. Hierzu kommt noch, daß v. EBNER den Nachweis führen konnte, daß der Schichtung

und dem sogenannten Centralfaden nicht, wie man dies bisher anzunehmen pflegte, eine organische Substanz zu Grunde liege.

Wenn nun zwar demnach in den Nadeln auch keine organische Substanz vorhanden ist, so muß doch den in Schichtung und Centralfaden sich aussprechenden optischen Ungleichheiten eine entsprechende Ungleichheit in der chemischen Zusammensetzung zu Grunde liegen, die sich mit einem einheitlichen Krystallindividuum nicht verträgt. Außerdem zeigt das Material der Kalknadeln nach verschiedenen Richtungen hin Abweichungen von den Eigenschaften des reinen Kalkspates, wie die „unvollkommnere Spaltbarkeit, die Löslichkeit in Alkalien, das Dekrepitieren und das Auftreten von Gasbläschen im Innern der Substanz beim Erhitzen, endlich das geringere spezifische Gewicht“. Es hat sich nun auch wirklich durch die Untersuchungen v. EBNER's herausgestellt, daß die Nadeln der Kalkschwämme nicht ausschließlich aus kohlensaurem Kalk bestehen, sondern daß dem letzteren noch andere Stoffe beigemischt sind, welche diese Abweichungen erklären. Nachgewiesen wurden durch v. EBNER Natrium, Magnesium, Schwefelsäure und Wasser.

Hiernach ist es naheliegend, „die Kalkschwammnadeln als Mischkrystalle zu betrachten und sich vorzustellen, daß die beigemischten Salze, ohne irgend welche durch Isomorphie gegebene Beziehungen deshalb in den molekularen Aufbau des Kalkspates hineingezogen werden, weil sie mit diesem gleichzeitig ausgeschieden werden. Wie insbesondere BRÜGELMANN¹⁾ betont, ist aber gerade gleichzeitige Ausscheidung zweier Salze aus einer Lösung oder Schmelze etc. Bedingung für die Entstehung eines Mischkrystalles. Es würde ferner unter dieser Annahme die Existenz des Centralfadens und der gelegentlich vorkommenden Schichtung und der damit zusammenhängenden histologischen Strukturverhältnisse darin eine Erklärung finden, daß das Mischungsverhältnis der von dem Bildungsplasma ausgeschiedenen Salze ein nach Zeit und Ort wechselndes ist, und zwar im allgemeinen so, daß der zuerst ausgeschiedene Kalkspat am meisten Beimengungen enthält (Centralfaden), und daß beim Fortwachsen der Nadelspitzen zunächst stets eine dem Centralfaden entsprechende Substanz sich bildet. Ganz reiner Kalkspat scheint nirgends abge-

1) „Berichte der Deutsch. chem. Ges. in Berlin, Bd. XV, S. 1883, sowie eine Reihe späterer Mitteilungen, deren letzte (4.), „Über Krystallisation und physikalische Bindung“, Leipzig 1886 erschienen ist.“

schieden zu werden, doch dürften die Oberflächen der ausgebildeten, ungeschichteten Nadeln, sowie die äußeren Parteen der einzelnen Schichten kolossaler Nadeln aus kohlensaurem Kalke bestehen, der nur minimale Beimengungen enthält“. Die Thatsache, daß sich jede Kalkschwammnadel optisch wie ein einheitliches Krystallindividuum verhält, läßt sich nun mit den eben mitgeteilten Befunden durch die Annahme vereinigen, „daß jeder Skelettteil aus einer größeren Zahl von Kalkspatindividuen besteht, die zwar alle eine parallele Stellung ihrer optischen Achsen besitzen, aber deshalb noch nicht mit ihren krystallographisch gleichwertigen Richtungen parallel orientiert zu sein brauchen“. Hiernach giebt v. EBNER folgende Charakteristik von dem Wesen der Kalkschwammspicula:

„Die Nadeln der Kalkschwämme sind hauptsächlich aus Kalkspat bestehende, keine organische Substanz enthaltende Individuen von Mischkrystallen, deren äußere Form — ohne Begrenzung durch wahre Krystallflächen — von der spezifischen Thätigkeit eines lebenden Organismus bedingt ist und deren innere Struktur, obwohl vollständig krystallinisch, durch eine eigentümliche Verteilung der Gemengteile mit der äußeren Form in Beziehung steht“.

Im Anschluß an seine Forschungen über die Natur der Kalkschwammnadeln stellte v. EBNER auch Untersuchungen an Skelettteilen von Echinodermen an und kam zu dem höchst interessanten und wichtigen Resultate, daß sich dieselben genau so verhielten wie die Kalkschwammspicula. Optisch verhielten sie sich im polarisierten Lichte wie einheitliche Krystalle und zeigten überhaupt alle oben angeführten Eigentümlichkeiten der Kalkschwammspicula. Es kommt jedoch bei den Echinodermen noch ein Moment von ganz besonderer Wichtigkeit hinzu. Den Paläontologen war schon lange bekannt, daß die Skelettteile fossiler Echinodermen eine massive, großkrystallinische Struktur besitzen, daß sich jeder Skelettteil, jede Platte und jeder Stachel wie ein einheitliches Krystallindividuum verhält und die rhomboedrische Spaltbarkeit des Kalkspates in sehr ausgeprägter Weise besitzt. Bei den Stacheln fällt die optische Krystallachse mit der morphologischen Längsachse zusammen. Die Skelettteile von rezenten Echinodermen zeigen uns bereits dieselben Eigenschaften, wie ja durch die Untersuchungen v. EBNER's von neuem bestätigt wurde, nur nicht so deutlich ausgeprägt, was darin seinen Grund hat, daß sie nicht wie die fossilen Skelette großkrystallinisch und massiv sind, sondern eine aus feinen Kalkbalken bestehende Netzstruktur

zeigen (Fig. 178). Diese Befunde erklären sich in der Weise, daß die Zwischenräume des Kalkgewebes während des Fossilisationsprozesses durch kohlsauren Kalk ausgefüllt werden, der sich an die Skelettbalken parallel und in ganz derselben Weise anlagert, wie dies bei der während des Lebens gebildeten Masse der Fall war. Dieser während der Versteinerung stattgehabte Prozeß ist auch künstlich nachgeahmt worden von SOLLAS, welcher die Beobachtung machte, daß sich an Nadeln von Kalkschwämmen, die er in Wasser, welches kohlsauren Kalk gelöst enthielt, legte, eine Kruste von Kalk bildete, deren Teilchen dieselbe optische Orientierung, wie die der Nadel beibehielten. Wir sehen also hieraus, daß die Skelettteile der Kalkschwämme und Echinodermen nach dem Tode des Organismus in derselben Weise weiterzuwachsen vermögen, woraus hervorgeht, daß auch die während des Lebens gebildeten Kalkmassen nach den Gesetzen der anorganischen Krystallisation und unabhängig vom Lebensprozeß sich zusammenlagern. Zu derselben Deutung ist auch v. EBNER gekommen, welcher sehr treffend bemerkt: „Diese und ähnliche Erfahrungen lassen vermuten, daß bei der Bildung der Biokrystalle die krystallographische Orientierung der zuerst abgeschiedenen Substanz nach den Gesetzen der Krystallisation, ohne besondere Thätigkeit des lebenden Protoplasmas, sich an die erstgebildete anlagert, während von der lebenden Substanz nur ein modellierender Einfluß auf die äußere Form und auf die jeweilige Mischung des abgeschiedenen Materiales genommen wird.“

Durch die im Vorstehenden im Auszuge kurz mitgeteilten Untersuchungen v. EBNER's sind wie wir sehen wichtige Resultate zu Tage gefördert, die uns einen Einblick in die Natur der Kalkskelette der Spongien und Echinodermen gestatten. Wir sind durch dieselben mit der feineren inneren Struktur der Kalkskelette der genannten Organismen bekannt gemacht worden und haben gelernt, daß die Bildung der Letzteren zu einem großen Teil durch chemisch-physikalische Kräfte bedingt und von der Lebensthätigkeit des Organismus unabhängig ist. Besonders schön ging dies aus dem postmortalen Wachstum der Echinodermenskelette hervor. Die v. EBNER'schen Untersuchungen haben die Natur des Gerüstmateriales der Kalkskelette unserem Verständnis in erfreulicher Weise näher gebracht; darüber aber, wonach wir gerade suchen, über die Mechanik der äußeren Formgestaltung des Vierstrahlertypus, vermögen sie uns keinen Aufschluß zu geben. v. EBNER selbst scheint an die Mög-

lichkeit einer mechanischen Erklärung in dieser Richtung fürs erste noch nicht zu denken, wenn er — in seiner oben citierten Charakteristik des Wesens der Kalkschwammspicula — sagt, daß „deren äußere Form von der spezifischen Thätigkeit eines lebenden Organismus bedingt ist“. —

Ich selbst war dann vor einigen Jahren zu der Erkenntnis gekommen, daß der Skelettbildung der Spongien, Radiolarien und Echinodermen derselbe Bauplan zu Grunde liegt. Diese Erkenntnis setzte uns in den Stand, die Skelettmorphologie der genannten drei ganz verschiedenen Organismengruppen von einem einheitlichen allgemeinen Standpunkte aus zu betrachten, ohne Zweifel ein interessantes Ergebnis und eine erfreuliche Vertiefung unseres morphologischen Verständnisses; eine Erklärung der merkwürdigen Thatsache fehlte uns aber, das Bedürfnis nach einer solchen trat jedoch nach dieser unserer Verallgemeinerung des Problems um so brennender an uns heran.

So machte ich denn in meiner Dissertation¹⁾, in welcher ich zum ersten Male die im ersten Teile dieses Abschnittes gegebene Morphologie des Vierstrahlergerüsts in Form einer vorläufigen Mitteilung kurz niederlegte, den Versuch, die äußere Formgestaltung mit den durch die Untersuchungen v. EBNER'S zu Tage geförderten Resultaten über die innere Struktur der Kalkskelette in Beziehung zu bringen, indem ich die Vermutung aussprach, daß die äußere Form vielleicht in der Art und Weise der Aneinanderlagerung der das Spiculum zusammensetzenden kleinen Krystallindividuen bedingt sei.

Dieses Unternehmen erwies sich jedoch — und zwar gerade im Hinblick auf unsere Verallgemeinerung des Problems — bei einigem Nachdenken sehr bald als nicht lebensfähig. Wenn man es nur mit den Skeletten der Kalkschwämme und Echinodermen zu thun hätte, ließe sich wohl allenfalls noch in diesem Sinne diskutieren, man ist aber sofort aufs Trockene gesetzt, sobald man die Kieselskelette der Kieselschwämme und Radiolarien in Betracht zieht, denn diese besitzen überhaupt keine krystallinische Struktur, sondern sind amorph; gänzlich ratlos steht man endlich den Hornspiculis (Fig. 82, 83) der Hornschwämme gegenüber, die aus rein organischer Substanz bestehen und so jede Art einer Krystallisation von vornherein ausschließen.

1) Die Theorie der Biokrystallisation im allgemeinen und die Skelettbildung der Polycystinen im besonderen. Jena, 1890.

Der Umstand, daß der Vierstrahlertypus unabhängig in verschiedenen Organismengruppen auftritt, berechtigte uns zu dem Schlusse, daß er nicht durch die spezifische Lebensthätigkeit der Organismen, sondern durch allgemein giltige elementare anorganische Bildungsfaktoren bedingt sei. Ebenso müssen wir aus seiner Unabhängigkeit vom Materiale schließen, daß seine Bildungsursachen nicht in dem Materiale innewohnenden und an dieses gebundenen molekularen Kräften liegen können, sondern in mechanischen Kräften der Außenwelt. Die Vierstrahlergerüste können sich nicht selbständig von innen heraus gestalten, wie es eine Biokristallisationstheorie annehmen würde, sondern sie müssen von äußeren Kräften geformt werden, wobei das Material nicht in Betracht kommt, sich passiv verhält. Das Gebiet, auf dem wir nach den Ursachen des Vierstrahlertypus zu suchen haben, ist hierdurch schon bedeutend eingeschränkt, und wir können nun schon eher hoffen, die Lösung des Problems zu finden, nachdem wir den richtigen Weg gefunden haben. —

Schon früher, etwa gleichzeitig mit der Arbeit V. v. EBNER'S veröffentlichte FRANZ EILHARD SCHULZE in den Abhandlungen der Berliner Akademie einen Essay ¹⁾, in dem er die allgemeinen Resultate niederlegte, zu denen er durch die Bearbeitung der Challenger-Hexamitelliden gekommen war. Es geht dieser Forscher hier auch näher auf die Frage nach der Entstehung der charakteristischen Nadelformen der Spongien ein, und seine Auffassung des Gegenstandes kommt der Wahrheit schon um einen Schritt näher, insofern als sie Biokristallisationstheorien verwirft und äußere Faktoren als Bildungsursachen der Nadelformen in Anspruch nimmt.

SCHULZE präzisirt seine allgemeine Stellung dem Problem gegenüber mit folgenden Worten: „Ich meinerseits muß mich gegen jeden Versuch aussprechen, die Gestalt der Spongienadeln, mögen sie nun aus kohlensaurem Kalk oder aus Kieselsäurehydrat bestehen, in Verbindung zu bringen mit dem Krystallisationsverhalten dieser Substanzen, oder gar von demselben abzuleiten resp. aus demselben zu erklären. Dagegen spricht zu-

1) F. E. SCHULZE, Zur Stammesgeschichte der Hexactinelliden. Abhandlungen der Berliner Akademie, 1887.

nächst bei den Kieselnadeln der Umstand, daß die Kieselsäure in denselben überhaupt gar nicht in einem krystallinischen Zustande, sondern als völlig amorphes Kieselsäurehydrat oder Opal enthalten ist; was sich unter anderm dadurch markiert, daß sie nicht doppelt-, sondern einfach-lichtbrechend ist. Sodann spricht dagegen die Thatsache, daß sich die Form der betreffenden Skelettbildungen nicht auf das Krystallsystem der Substanz, aus welcher sie bestehen, beziehen oder aus demselben ableiten läßt. Ferner vertragen sich die so außerordentlich häufigen und oft recht bedeutenden Abweichungen der Strahlenachsen von dem typischen Winkel, welchen sie miteinander machen sollen, sowie die starken Biegungen der Strahlenachsen nicht mit der Annahme maßgebender Krystallachsen.

Vielmehr muß ich annehmen, daß die Gestalt aller Spongienadeln durch die organische Grundlage, in und aus welcher dieselben entstehen, bedingt wird, und daß hier die formativen Kräfte keine prinzipiell anderen sind, als diejenigen, welche überall bei der Formgestaltung des lebenden Organismus und seiner Teile wirksam sind.

Wenn wir nun auch von diesen die Form bestimmenden Kräften im allgemeinen noch sehr wenig wissen, so lassen sich doch gerade für die Skelettbildungen hier und da bestimmende Momente nachweisen, welche zwar nicht alles erklären, aber doch manches verständlich erscheinen lassen.

Gelingt es, einen notwendigen, gesetzmäßigen Zusammenhang zwischen Gestalt und Lage eines Skelettteiles einerseits und der erforderlichen Leistung desselben andererseits überzeugend nachzuweisen, so haben wir vom Standpunkte des Nützlichkeits- und somit auch des Selektionsprinzipes das Auftreten und Fixieren dieser Form und Lage des betreffenden Skelettteiles verständlich gemacht.“

Nach dieser allgemeinen Direktive geht nun SCHULZE zur speziellen Behandlung des Gegenstandes über. Ich lasse auch diese zunächst mit den eigenen Worten des Verfassers im Auszuge folgen unter Übergehung der auf Hexactinelliden bezüglichen Auseinandersetzungen, die in unsere Behandlung des Vierstrahlertypus nicht hineingehören.

SCHULZE nimmt für die Kalkschwämme „als typische und Ausgangs-Nadelform“ den „planen regulären Dreistrahler“, für die „Tetraxonier und die davon abgeleiteten Monaxonier und Hornschwämme den regulären Vierstrahler (spanischen Reiter)“ an.

Für die Frage, weshalb sich diese Nadelformen ausgebildet haben, scheint ihm von wesentlichster Bedeutung der Unterschied in der Architektonik des Weichkörpers der beiden genannten Hauptspongiengruppen zu sein.

„Die Asconen, welche als Ausgangsgruppe der Kalkschwämme betrachtet werden können, stellen bekanntlich im einfachsten Falle eine festsitzende dünnwandige, am freien Ende offene Röhre dar, deren Seitenwand von gleichmäßig verteilten, kreisrunden Lochporen durchbohrt ist.“

„Als typische Form der im einzelnen allerdings recht verschiedengestaltigen Gruppe der Tetraxonier und ihrer Descendenz können wir einen dickwandigen Kelch hinstellen, in dessen kompakter Wandung rundliche oder ganz kugelige Geißelkammern in Haufen nebeneinander liegen, etwa wie die Acini einer acinösen Drüse.“

„Indem ich von der Voraussetzung ausgehe, daß die in der Körperwand der Spongien gelegenen Skelettnadeln im wesentlichen zur Stütze oder zur Versteifung der Weichmasse dienen, so wird sich auch von vorneherein erwarten lassen, daß diejenige Form und Lagerung der Festteile sich hat ausbilden müssen, welche unter den bestehenden Verhältnissen am besten geeignet war, die nötige Festigkeit der Körperwand herbeizuführen.“

„Ich bin nun der Ansicht, daß sich mit überzeugender Wahrscheinlichkeit eine solche notwendige Beziehung zwischen der Figuration des Weichkörpers jeder der beiden genannten Hauptspongiengruppen und den für dieselben charakteristischen typischen Nadelformen nachweisen läßt, welche wir als die Ur- oder Ausgangsform für jede Abteilung durch die vergleichende Anatomie und Entwicklungsgeschichte anzunehmen gezwungen sind.“

„Die regulären Dreistrahler der Asconen finden sich bekanntlich in der Röhrenwand tangential eingelagert, und zwar so, daß der eine Strahl parallel der Röhrenachse nach hinten gegen die Basis, die beiden anderen aber schräg nach vorn und zur Seite gerichtet sind, und daß die beiden letzteren in der Regel je eine Wandpore von hinten her umfassen.“

„Wenn eine Platte von möglichst vielen, gleich großen, kreisrunden Löchern in der Weise durchsetzt werden soll, daß das Lumen der Löcher einen gewissen Spielraum der Erweiterung und Verengung habe, so werden diese Lücken nur eine bestimmte Art der Anordnung und zwar dieselbe zeigen, welche die Zellen

einer Bienenwabe darbieten, aber ein Netz mit etwas breiteren Balken zwischen sich lassen.“

„Besteht nun die Platte aus einer Masse, welche der Stützung durch eingelagerte Festteile bedarf, und sollen diese letzteren zwar einerseits dem Ganzen die größtmögliche Festigkeit gewähren, andererseits aber doch eine gewisse Erweiterungsfähigkeit der ganzen Röhre und auch der zwischenliegenden Poren zulassen, so stellen sich dreistrahlige Nadeln als die zweckmäßigste Form heraus. Dieselben könnten in einer derartigen Anordnung verteilt sein, daß in jedem Interstitium zwischen je drei benachbarten Poren der Centralteil eines regulären Dreistrahlers zu liegen käme, und von diesem aus die drei Strahlen unter gleichen Winkeln zwischen je zwei der benachbarten Löcher hineinragten (Fig. 148 a), oder so, daß nur die Hälfte aller Poreninterstitien von dem Centralteile der Dreistrahler eingenommen wird, während die andere Hälfte die zusammentreffenden drei Strahlenenden von je drei benachbarten Dreistrahlern enthält (Fig. 148 b). Diesen letzteren Modus sehen wir in zahlreichen sehr einfach gebauten Kalkschwämmen vom Asconen-Typus realisiert, und werden ihn für den hier vorliegenden Fall einer mit dem einen Ende festsitzenden, am anderen (dem Oscular-) Ende frei emporragenden und offenen Röhre bei näherer Betrachtung der Verhältnisse für den vorteilhafteren halten müssen. Auf diese Weise wird die Umgrenzung jeder einzelnen Pore besonders an deren unterem Rande gefestigt durch die Gabelung des dahinter gelegenen Dreistrahlers, welcher die Pore von unten (hinten) her gleichsam umfaßt; und es wird die ganze Schwammröhre durch die verhältnismäßig längeren Nadelausläufer besser gestützt als in dem ersterwähnten Falle. — Wir dürfen also wohl die Entwicklung gerade der regulären Dreistrahler als durch die ganze Architektonik des Weichkörperbaues bei den ersten Kalkschwämmen bedingt oder gefordert ansehen.“

„Bei den Tetraxonia liegen die typischen regulären Vierstrahler in ihrer einfachsten und reinsten Form zwischen den kugelligen Geißelkammern, während in der Regel die von Geißelkammern freie Rinde, Basis oder Umgebung der großen Kanäle mehr oder weniger stark differenzierte Nadeln aufweisen.“

„Hinsichtlich dieser den Tetraxoniern eigenen regulären Vierstrahler stelle ich folgende Betrachtung an. Wenn eine Anzahl gleich großer Kugeln von allen Seiten gleichmäßig fest zusammengedrängt wird, so lagern sich dieselben so aneinander, daß immer zwischen je vier benachbarten und direkt aneinanderstoßenden

Kugeln je ein regelmäßig geformter Hohlraum bleibt, welcher sich in vier unter gleichen Winkeln zu einander gestellte dreiseitige Spalten fortsetzt, und durch diese mit den benachbarten Zwischenräumen gleicher Form zusammenhängt. Am besten kann man die Form dieser Räume regulären Tetraedern mit eingebauchten Wandungen und ausgezogenen Ecken vergleichen, welche letzteren direkt in die entsprechenden ebenso ausgezogenen Ecken der benachbarten Tetraederräume übergehen und so den Zusammenhang sämtlicher Lückenräume untereinander herstellen. Denkt man sich nun dieses ganze Lückensystem mit einer halbweichen Masse gefüllt und die Kugeln als leere Räume, so entsteht ein der Stütze bedürftiges Gerüst halbweicher Substanz. Soll das zur Stütze dieses Gerüsts erforderliche Skelettsystem aus gleichartigen beweglichen Skelettkörpern mit drehrunden Ästen bestehen, so wird jeder dieser Skelettkörper sein Centrum notwendig in der Mitte je einer solchen tetraedrischen Masse haben müssen, wie sie zwischen je vier benachbarten Hohlkugelräumen vorhanden ist, und es müssen von diesem Centrum aus vier Balken in die Achsen der vier ausgezogenen Ecken des tetraedrischen Gebildes ausgehen. Es werden demnach als beste Stützkörper einer derartig gebauten Masse gerade solche regulären Tetracte erfordert, wie wir sie in dem entsprechend gearteten Parenchyme bei Tetraxoniern zwischen den Geißelkammern antreffen und als typische Skeletteile dieser Spongiengruppe längst erkannt haben.“

„So dürfte die Kenntnis der mechanischen Verhältnisse des zu stützenden Weichkörpers auch hier zur Einsicht von der Zweckmäßigkeit einer ganz bestimmten Gestalt der stützenden Skeletteile führen.“

Dies ist der Erklärungsversuch SCHULZE'S. Wie wir oben bemerkten, nähert sich derselbe der Wahrheit insofern, als er eine biokrystallinische Gestaltung verwirft und äußere Faktoren als Bildungsursachen der Nadelform in Anspruch nimmt. Er gerät dagegen sofort in eine falsche Bahn, indem er die Form des Gerüsts nicht auf allgemein gültige mechanische Ursachen zurückführt, sondern als eine selektuelle Anpassung an den speziellen Bau der Schwammkörper auffaßt. Diese Erklärungsweise ist in doppelter Hinsicht unzureichend. Einmal ist das Selektionsprinzip nicht imstande, das Wesen einer Bildung zu erklären. Die Selektion kann von verschiedenen Bildungen eine, welche den Verhältnissen am besten entspricht, auswählen und ihre Entwicklung begünstigen, nicht aber als bildender Faktor selbst-

thätig wirken; sie ist ein äußerlich regulatives, aber kein innerlich formatives Prinzip; sie kann in vielen Fällen das Vorhandensein einer Bildung, dieser oder jener zweckmäßigen Einrichtung erklären, niemals aber den Bildungsvorgang selbst. Der zweite Fehler besteht darin, daß SCHULZE seine Erklärung für die Schwämme spezialisiert. Selbst wenn wir von dem ersten, prinzipiellen methodischen Fehler absehen, würden wir mit der Erklärung SCHULZE's nur bei den Spongien auskommen, wären aber sofort im Stiche gelassen, sobald wir sie auf die Vierstrahlergerüste der Radiolarien und Echinodermen anwenden wollten. Weder die Radiolarien noch die Echinodermen besitzen Poren und Geißelkammern, welche das Vorhandensein eines Vierstrahlergerüsts verständlich machen könnten. Auf der anderen Seite sehen wir aber wieder, daß das Formverhältnis aneinandergelagerter Kugeln zu ihren Zwischenträumen, welches SCHULZE im Hinblick auf die Geißelkammern der Spongien erörtert, mit der Tetraeder-Vierstrahlerform überraschend harmoniert. Das Verdienst SCHULZE's ist es, hierauf zuerst hingewiesen zu haben. Die Vorzüge der Theorie SCHULZE's sind die Postulierung äußerer Bildungsfaktoren und die Zuhilfenahme der Kugelmorphologie, ihre Fehler die Erklärung durch Selektion unter Bezugnahme auf die speziellen Bauverhältnisse des Spongienkörpers. Suchen wir uns unter gleichzeitiger Vermeidung der letzteren die ersteren zu Nutze zu machen, indem wir danach trachten, die Kugelmorphologie als allgemeingültiges und verbreitetes mechanisches Prinzip nachzuweisen, welches nicht nur bei den Spongien, sondern überall Geltung hat.

b) Die Blasenspannung als formende Ursache des Vierstrahlertypus.

Die kugeligen Geißelkammern lassen sich in mancher Hinsicht am besten mit Blasen vergleichen. Unsere Aufgabe ist es also, zu zeigen, daß Blasen nicht nur als Geißelkammern bei den Spongien vorkommen, sondern sich ganz allgemeiner Verbreitung erfreuen.

Dieser Nachweis ist sehr leicht zu führen, es ist hierzu nur eine Erinnerung an die Grundlehren der Histologie nötig.

Die Elementarorganismen, welche die Körper der Tiere und Pflanzen aufbauen, die Zellen, sind vom physikalischen Gesichtspunkt aus als Blasen aufzufassen.

Die einzelne Zelle erhält sehr häufig schaumigen Bau durch in ihrem Inneren sich bildende Vakuolen.

Endlich machen es neuere Untersuchungen mehr und mehr wahrscheinlich, daß das Protoplasma selbst in seinem Inneren allgemein wabige resp. blasige Struktur besitzt.

Die organisierten Körper besitzen also ganz allgemein und in mehrfacher Hinsicht blasigen Bau. Formal ließe sich hierauf schon die Morphologie des Vierstrahlergerüstes in seiner allgemeinen Verbreitung begründen. Wir könnten sagen, ebenso wie bei den Geißelkammern der Spongien, so ist auch bei den Zellen, den Vakuolen und den Protoplasmawabern diejenige Stellung die beste, bei der in der von SCHULZE charakterisierten Weise immer je 4 blasige Elemente zusammenstehen, und für die Stütze der hierdurch gebildeten Zwischenwände ist der Vierstrahler die zweckmäßigste und daher auch durch die Selektion gezüchtete Form. Wir begnügen uns jedoch bei dieser teleologischen Deutungsweise nicht, sondern bestreben uns, eine reale, mechanische Erklärung zu geben. Hierzu müssen wir beweisen, daß sich Blasen in der in Rede stehenden Weise nach physikalischen Gesetzen aneinanderlagern müssen. Zugleich mit dem Blasenwerk ist dann auch das Vierstrahlergerüst erklärt, da die Formation des Gerüstes in engstem Zusammenhange steht mit dem Baue des Weichkörpers, von und in welchem es gebildet wird.

Wir müssen uns also zunächst mit der Physik der Blasen-
spannung etwas bekannt machen.

Hier können wir natürlich nur auf das Wichtigste und für unsere Beweisführung Nötige hinweisen. Erschöpfend hat diesen Gegenstand PLATEAU behandelt, auf dessen Werk¹⁾ wir in bezug auf eingehende Informierung verweisen; außerdem hat BERTHOLD in seiner Protoplasma-mechanik²⁾ die Verhältnisse der Blasen-
span-

1) J. PLATEAU, *Statique expérimentale et théorique des liquides*. Paris, 1873.

2) G. BERTHOLD, *Studien über Protoplasma-mechanik*; 7. Kapitel: Teilungsrichtungen und Teilungsfolge. Definitive Ausgestaltung des Zellnetzes. — Unmittelbar nach BERTHOLD weist auch LÉO ERRERA in einer kleinen Mitteilung: *Sur une condition fondamentale d'équilibre des cellules vivantes* (*Bulletin des séances de la Société belge de microscopie*, t. XIII, no. 1. Séance du 30 octobre 1886 und *Comptes rendus* du 2 novembre 1886) darauf hin, daß für die Stellung der Zellwände dieselben Gesetze maßgebend seien wie bei den Blasenwänden.

nung in extenso auf die Gestaltung des Zellgewebes der Pflanzen angewandt und so die Atiologie derselben einer vortrefflichen Beleuchtung unterzogen.

Das für die Stellung der Zwischenwände eines Blasengerüsts „fundamentale Prinzip, aus welchem sich alle Einzelfälle ableiten lassen, ist das Prinzip der kleinsten Flächen. Die Lamellensysteme ordnen sich so an, die einzelnen Lamellen krümmen sich in der Weise, daß die Summe der Oberflächen aller unter den gegebenen Verhältnissen ein Minimum wird. Die treibende Kraft ist die Spannung, die in den flüssigen Oberflächen ihren Sitz hat“¹⁾.

Hieraus ergeben sich für die Gestaltung jedes Blasenwerkes folgende Hauptregeln.

In jeder Kante stoßen 3 Wände zusammen, welche ebenso viele Blasenräume scheiden. In jedem Eckpunkt stoßen 4 Blasenräume, 4 Kanten und 6 Wände zusammen. Die durch das Prinzip der Minimalflächen resp. die Oberflächenspannung bedingte Stellung der Blasen und ihrer Wände ist also gerade die als Voraussetzung des Vierstrahlers postulierte, die Kanten und Wände des Zwischenwandsystems eines Blasengerüsts folgen in ihrer Anordnung dem Vierstrahlertypus; quod erat demonstrandum.

Von dem Größenverhältnis der aneinanderstoßenden Blasenräume sind die Winkel und die Krümmung der Wände und Kanten abhängig.

Nur wenn die 4 einen Eckpunkt resp. ein Vierstrahlerzentrum umlagernden Blasen gleich groß sind, sind die Wände eben ausgespannt und von gleichem Flächenraum und alle am Vierstrahlerzentrum liegenden einander entsprechenden Winkel gleich groß. Die von dem centralen Radiationspunkt ausstrahlenden Kanten verkörpern die Achsen eines regulären Vierstrahlers (Fig. 150).

Mit Größendifferenzen der Blasen gehen entsprechende Veränderungen der Winkel und der Krümmung der Wände Hand in Hand. Nach einem größeren Blasenraume zu sind die Winkel größer und die Wände konvex gewölbt, nach einem kleineren die Winkel kleiner und die Wände konkav gewölbt. Durch das Verhalten der Wände wird wieder die Krümmung einer Kante und ihr Winkel zu den austoßenden Kanten bestimmt; jede Kante ist

1) BERTHOLD, Protoplasmamechanik, S. 219—220.

die Resultante der 3 in ihr zusammenstoßenden Wände, die letzteren sind die 3 Komponenten der formbestimmenden Kraft der Kante. Auch die Kanten, unsere Vierstrahlerachsen, werden also in letzter Linie durch die anstoßenden Blasenräume bestimmt, die von einem Radiationspunkte ausgehenden 4 Kanten oder Linien, unser Vierstrahler, also durch die 4 in ihm zusammenstoßenden Blasen.

Zur Beobachtung dieser Verhältnisse giebt es ein sehr einfaches und probates Mittel. Man braucht nur aus einer Bierflasche das Bier teilweise oder ganz auszugießen, so bleibt in dem entleerten Raume das schönste Blasengerüst zurück, an dem sich die eben angegebenen, sich aus der Blasenspannung ergebenden Regeln für die Formation der Wände und Kanten sehr gut beobachten lassen. In jedem Eckpunkte stoßen ausnahmslos 4 Kanten zusammen, das Netz der Kanten entspricht vollkommen und ausnahmslos dem Vierstrahlertypus. In ihrer aktiven Wirksamkeit treten die Spannkraften hervor, sobald in dem Blasenwerke eine Blase platzt; die benachbarten Wände verschieben sich dann augenblicklich so, daß sie den neugebildeten Raumverhältnissen Rechnung tragen, erst dann ist ihr Gleichgewicht wieder hergestellt¹⁾.

Besonders wegen ihrer Einfachheit sehr klare Bilder geben Komplexe von großen Seifenblasen. Eine Reihe solcher Blasengruppen habe ich in den Figuren 149–157 zur Darstellung gebracht und hie und da in das Liniennetz der Kanten der Deutlichkeit halber Vierstrahler und Doppelvierstrahler verschiedener Formen (daneben auch Drei- und Einstrahler) rot eingezeichnet. Die Blasengruppen sitzen der Oberfläche des Seifenwassers auf, sind also an ihrer Basis flachgedrückt, nur Figur 150 hat man sich frei in der Luft schwebend zu denken.

Zu empfehlen ist auch die Herstellung von Blasengerüsten mit einer gefärbten Flüssigkeit, etwa Tinte oder einem histologischen Färbemittel, dadurch daß man die nicht ganz gefüllte Flasche einmal kurz schüttelt. Durch die Färbung tritt in einem solchen Falle das Gerüst sehr deutlich hervor. —

Bei der bis jetzt gegebenen Besprechung der Blasengerüste haben wir die Blasenwände als so dünn angenommen, daß wir

1) Durch die gelegentliche Beobachtung des Blasengerüstes in einer Bierflasche sind wir gerade auf die Erklärung des Vierstrahlertypus gekommen.

ihre Stärke vernachlässigen konnten, wir betrachteten die Wände als mathematische Flächen, die Kanten als Linien und die Ecken als Punkte. Dies können wir uns auch gestatten, sobald wir es nur mit großen Blasen zu thun haben, deren Wände aus einer dünnflüssigen Substanz bestehen. Gleich nach der Bildung eines solchen Blasensystems, wie z. B. unserer Seifenblasengruppen, läuft die überflüssige Flüssigkeit der Schwerkraft folgend an den Wänden nach unten ab, und nur gerade so viel wird durch die Oberflächenspannung zurückgehalten, als zur Bildung dünnster Wandhäutchen nötig ist. Dann ist auch das Vierstrahlernetz der Kanten ein System von Linien, die keine nennenswerte Dickenausdehnung besitzen; welche als die idealen Achen eines Vierstrahlergerüsts, noch nicht aber als ein körperliches Gerüst selbst erscheinen.

Die Verhältnisse verändern sich, sobald die Blasen kleiner und die Flüssigkeit dickflüssiger und zäher ist. Dann bleibt in den Blasenwänden mehr Material haften. Dasselbe verteilt sich jedoch nun nicht mehr gleichmäßig in den Wänden, um dieselben etwa zu überall gleich dicken Platten zu verstärken, die scharfkantig aneinander stoßen und die Formverhältnisse der dünnen Blasenhäute bewahren, sondern die Verteilung und Anlagerung des überschüssigen Materials geschieht, in bezug auf die ursprünglichen Blasenwände wenigstens, ungleichmäßig, wenngleich streng gesetzmäßig, insofern als in erster Linie die Eckpunkte, in zweiter Linie die Kanten als Attraktionscentra der Anlagerung wirken. Das überschüssige Material ist bestrebt, die Ecken und Kanten der Blasenräume auszufüllen, die letzteren auszurunden. Während sich die Blasen bei wenig Wandmaterial gegenseitig abplatteten, können sie bei genügendem Zwischenmaterial abgerundet neben einander liegen, wie dies besonders bei kleinblasigeren Schäumen der Fall zu sein pflegt (Fig. 160).

Es ist klar, daß durch die Ausrundung gerade das Vierstrahlersystem begünstigt und noch mehr ausgeprägt wird. Ist nur wenig überschüssiges Material vorhanden, so daß nur die Ecken ausgefüllt werden, so bilden sich um die Radiationspunkte der Kanten resp. der Vierstrahlerachsen kleine Tetraeder mit konkav eingebogenen Flächen (Fig. 158), genau dieselbe Form, welche uns bereits als erste Anlage der Echinodermenskeletteile begegnete (Fig. 86 *b, c, c'*), und mit ganz gleichen Tetraedern ist die Schale der von MÖBIUS beschriebenen und abgebildeten *Entosolenia aspera* bedeckt (Fig. 222), worauf wir später noch einzugehen haben. Nimmt das Zwischen-

material noch mehr zu, so verteilt es sich auch den Kanten entlang, aus dem Tetraeder entsteht ein Vierstrahler mit dreikantigen Armen (Fig. 158; vergl. auch die Weiterentwicklung des Echinodermentetraeders, Fig. 86 *d*, *d'* u. 87 *a*) oder nach der Charakteristik SCHULZE's ein Tetraeder mit eingebauchten Wandungen und lang ausgezogenen Ecken — die charakteristische Grundform des Vierstrahlertypus.

Diese kurzen Betrachtungen über die bei Blasengerüsten in Betracht kommenden Momente der Flüssigkeitsmechanik genügen bereits für unsere Beweisführung, daß blasig strukturierte Körper mit mechanischer Notwendigkeit in ihrem Bau dem Vierstrahlertypus folgen.

Wir kommen nun zum zweiten Hauptteil unseres Gedankenganges, zur Anwendung der erkannten mechanischen Gesetze auf die organisierten Körper; wir müssen zusehen, ob diese Regeln der Mechanik auch innerhalb des lebenden Organismus ihre Geltung behalten.

Es ist dies eigentlich selbstverständlich, und wir haben ein Recht, es nach der Allgemeingiltigkeit der Naturgesetze a priori voranzusetzen. Wir halten es aber doch für lohnend, einen Rundgang durch das Thatsachenarsenal der pflanzlichen und tierischen Gewebelehre zu machen. Lohnend und anziehend erscheint uns dies Unternehmen besonders deshalb, weil wir nur in die Fülle der bereits bekannten Thatsachen hineinzugreifen brauchen, um unser Schlußverfahren allerorts bestätigt zu finden. Es bedarf, wie gesagt, nur einer Erinnerung an bereits längst Bekanntes.

Wir hatten bereits darauf hingewiesen, daß wir in den organisierten Körpern blasigen Bau in dreifacher Hinsicht, blasige Gebilde von drei verschiedenen morphologischen Werten unterscheiden können: 1) die Zellen, 2) die Vakuolen und 3) das wabig gebaute Protoplasma selbst.

Beginnen wir mit den Zellen.

Bekanntlich sind die Pflanzen für die Betrachtung der Morphologie des Zellgewebes am instruktivsten. Bei ihnen ist die Differenzierung und Centralisierung nicht so weit fortgeschritten, wie bei den Tieren, die Zellen sind meist noch deutlich individualisiert, und ihre gegenseitige Abgrenzung durch Zellmembranen trägt nicht wenig zur Deutlichkeit der Bilder bei. Wurden doch auch von botanischer Seite die Zellen in ihrer Bedeutung als ele-

mentare Bausteine der Organismen zuerst erkannt, und auch der Vergleich der Zellen mit Blasen ist schon verschiedentlich gemacht worden.

Wegen ihrer Einfachheit besonders instruktiv sind die durch Vierteilung der Pollenmutterzellen entstehenden Gruppen von Pollenzellen, die Pollentetraden. Fig. 164 bringt 5 solcher Pollentetraden von *Neottia nidus avis* zur Anschauung, die alle aus derselben Anthere stammen. In jeder der 5 Gruppen sind die Zellen verschieden gruppiert, jedoch stets so, daß ihre Aneinanderlagerung mit den Regeln der Blasenspannung harmoniert. Die Anordnung der Zellen scheint also hier vom Zufall abzuhängen, jedoch werden von den physikalischen Kräften nur die Eventualitäten geduldet, welche mit ihren Gesetzen in Einklang stehen. Die Zellgruppen der Tetraden kann man ohne weiteres mit Blasengruppen vergleichen; so werden durch Figur 164 a, b, c verschiedene Spezialfälle unserer Blasengruppierung von Figur 151 realisiert, und Figur 164 e entspricht der Blasengruppe von Figur 150.

Ferner sind in erster Linie beachtenswert junge Pflanzenembryonen (Fig. 165), da bei ihnen die Zellen und ihre Gruppierung weder schon sekundär verändert, noch die Zellmembranen erhärtet sind. Sie sind dem modelnden und regulierenden Einfluß der Spannkraften noch vollkommen zugänglich, führen uns das Zellenbauwerk gleichsam in *statu nascendi* vor Augen.

Figur 167 giebt einen Querschnitt durch den Scheitel eines Embryo, der sich bereits auf einem fortgeschritteneren, vielzelligen Stadium befindet. Auch hier entspricht die Stellung der Zellwände noch den Blasengesetzen, obgleich Reihen älterer Wände (welche durch stärkere Zeichnung hervorgehoben sind) schon fest zu werden beginnen.

Figur 166 giebt eine schematische, perspektivische Darstellung (nach v. KERNER) des Markgewebes. Die Ähnlichkeit mit einem Blasengerüste ist so frappant, daß es eines Kommentares nicht bedarf.

Die nahe morphologische und physikalische Verwandtschaft zwischen Gerüsten, deren blasige Elemente sich gegenseitig polyedrisch aneinanderdrücken, und solchen, bei denen dieselben sich abrunden, wird durch die Stengelquerschnitte Fig. 168 a, b, c vortrefflich illustriert. Es wechseln hier Zellschichten mit an- und ineinander gedrängten polyedrischen Zellen in verschiedenen Abstufungen mehrfach mit solchen Schichten ab, deren Elemente abgerundet sind.

Endlich führe ich in Figur 169 a, b, c noch Querschnitte durch 3 Zellgewebsstücke vor, deren Zellkammern sich in den ersten Anfängen der Ausrundung befinden, die Wände bilden auf dem Querschnitt polygonale Figuren mit ausgerundeten Ecken. Ausserdem ist hier die Begünstigung der Ecken und Kanten durch den Ausrundungsvorgang noch an dem Verhalten der Interzellularen sehr schön zu sehen. Bei Figur 169 a haben sich erst in den Ecken und Kanten (die auf dem Querschnitt natürlich auch als Ecken erscheinen) Interzellulargänge angelegt. Erst bei stärkerer Entwicklung des Interzellularsystems spalten sich von ihnen aus die Wände (Fig. 169 b). Bei Figur 169 c sind endlich die Zellen in ihrem ganzen Umfange von Interzellularsubstanz umgeben.

Diese wenigen Beispiele aus dem Gebiete der pflanzlichen Gewebelehre mögen für uns genügen. Wer sich näher dafür interessiert, den verweise ich auf die bereits citierte gründliche und vorzügliche Behandlung des Gegenstandes in BERTHOLD'S Protoplasmamechanik, die wir wegen des verwandten Geistes geradezu als Schwesterarbeit betrachten möchten.

Der morphologischen Anschauung und der mechanischen Erklärung weniger leicht zugänglich sind die tierischen Gewebe; größere Centralisation infolge von weitergehender Differenzierung und weniger scharfe Abgrenzung der Elementarteile (Zellmembranen fehlen oder sind doch schwächer entwickelt als bei den Pflanzen) gegen- und ihre oft innige Verbindung miteinander sind die hauptsächlichsten erschwerenden Umstände. Gleichwohl zweifeln wir aber nicht daran, daß die Betrachtung auch der tierischen Gewebe und Gewebsbildung von unseren Gesichtspunkten aus schöne Früchte zeitigen wird, wenn sich nur jemand findet, der vor der ernsthaften systematischen Inangriffnahme der seiner hier wartenden Aufgaben und Probleme nicht zurückschreckt. Natürlich wird man auch hier am besten von den verhältnismäßig einfachsten und durchsichtigsten Verhältnissen auszugehen haben; so erscheint es uns z. B. als eine lohnende Aufgabe, den Einfluß der Blasenspannung auf die Gruppierung der Furchungszellen im Beginne der embryonalen Entwicklung bei verschiedenen Tiergruppen zu studieren.

Also einige Belege für die Herrschaft der Blasenspannung im animalen Zellgewebe.

Als einfache und typische Bilder eines Zellgewebes sind die Epithelien schon lange bekannt und vielfach herangezogen. So ist das Plattenepithel der embryonalen menschlichen Epidermis

(Fig. 170) ein Mosaik von ziemlich regelmäßigen hexagonalen Bausteinen. Die Zellgrenzen folgen dem Vier- resp. (als Oberflächenbild) Dreistrahlertypus.

Das klassische Beispiel eines typischen Zell- und Blasen- gewebes im tierischen Körper ist das Chordagewebe (Fig. 171). Es zeigt die größte Übereinstimmung mit pflanzlichem Zellgewebe, gab es doch auch einen Hauptfingerzeig, die zunächst für die Pflanzen aufgestellte Zellentheorie auf die Tiere zu übertragen.

Figur 172 stellt Fettgewebe dar. Die durch die Fettablagerung stark aufgeblähten Fettzellen liegen abgerundet neben einander, und die dreieckige resp. tetraedrische Form ihrer Zwischenräume tritt deutlich hervor.

Figur 174 a und b giebt blasiges Bindegewebe eines Plathelminthen (nach A. LANG) auf 2 Stadien der Entwicklung wieder. In a sind die Zellen noch in ihrer ursprünglichen typischen Form erhalten, sie sind nach den Regeln der Blasenmechanik aneinander gelagert, ihre Grenzen folgen deutlich dem Vierstrahlertypus, die Vakuolenbildung im Inneren hat erst begonnen. Allmählich nimmt die Vakuolisierung enorm zu, jede Zelle ist von einer großen Vakuole aufgebläht, die im Verhältnis zum protoplasmatischen Zellkörper selbst eine ganz unverhältnismäßige Größe besitzt (b). Der letztere wird von der nunmehr die Hauptrolle spielenden Vakuole als dünner Beleg an die Zellwände gedrängt, so daß ein im Verhältnis zum ursprünglichen perverses Verhältnis resultirt. Die riesige Vakuole einer jeden Zelle hat die physikalische Rolle des Blaseninhaltes übernommen, und der beiderseitige Protoplasmakörper mit der Zellmembran in der Mitte fungiert als Zwischensubstanz resp. als Blasenwand.

Dieses blasige Bindegewebe halte ich deshalb für besonders wichtig, weil es uns, wie mir scheint, den Weg zum Verständnis von eigentümlichen Zellformen zeigt, wie sie besonders für die Gruppe der Binde- und Sekretgewebe charakteristisch sind, also gerade diejenigen Gewebspartien, die wir als hauptsächlichsten Bildungsherd der Skelette anzusehen haben. Ich meine die sogenannten Sternzellen, nach der gewöhnlichen Auffassung Zellen, welche mehr oder weniger dicht in der massenhaften Zwischensubstanz eingebettet liegen und zackigen Ausläufern zum Ausgangspunkt dienen, die in Sarkodestränge auslaufen, durch welche die Zellen untereinander zusammenhängen. Durch diese Ausläufer erhalten die Zellen Sternform (Fig. 176 u. 177).

Ein wertvoller Übergang von dem blasigen Bindegewebe zu

den Sternzellen scheint mir in den sogenannten Blasenzellen der Spongien gegeben (Fig. 175 a, b, c). Figur 175 a stimmt in allen wesentlichen Punkten noch mit den Zellen des blasigen Bindegewebes (Fig. 174) überein, Auch Figur b macht noch den Eindruck einer durch eine riesige Vakuole exorbitant aufgetriebenen Zelle, denkbar wäre jedoch auch ihre Auffassung als Spindelzelle, deren beide Ausläufer sich zu einem Ringe vereinigen. Nach dem Querschnittsbild läßt es sich eben nicht ohne weiteres entscheiden, ob man es mit einer dünnwandigen Blase oder einem Ringgebilde zu thun hat; und doch entscheiden wir uns, ganz abgesehen von der morphologischen Vergleichung, unwillkürlich für das erstere. Weshalb dies? — Ich glaube, wir ergänzen uns, ohne uns dessen richtig bewußt zu werden, unser Ringgebilde deshalb im Geiste zu einer körperlichen Kugel, weil wir die Form einer kugelrunden Blase, die im Querschnitt als Ring erscheint, durch Blasenspannung sehr einfach erklären können und zu erklären gewohnt sind; das Zustandekommen eines Ringes können wir dagegen nicht ohne weiteres ableiten. — Figur c erkennen wir auch noch als Blasen zelle an, zugleich nähert sie sich aber durch ihre Ausläufer schon den Sternzellen. Ein vollständiges Mittelding zwischen Blasen- und Sternzellen ist nun vollends der in Figur 175 d dargestellte Komplex von Bindegewebszellen. Auf den ersten Blick hin glauben wir einen Komplex von „Sternzellen“ vor uns zu haben. Nehmen wir das Bild näher in Augenschein, so bemerken wir in der „Spindelzelle“ rechts oben eine Vakuolenblase, dies ist nichts weiter Auffallendes. Weiter sehen wir, daß die mittlere „Zelle“ des Komplexes in ihrer unteren Partie durch eine größere Vakuolenblase aufgetrieben ist; betrachten wir noch unter diesem Eindrucke die rechte Wand dieser Vakuole, so sehen wir, daß von ihr eine weitere Wand, offenbar die Zwischenwand von zwei angrenzenden größeren Vakuolenräumen ausgeht; das in Rede stehende System dieser Zwischenwände ist, wie es die Blasenspannung verlangt, dreistrahlig: in der gemeinsamen Zwischenkante stoßen 3 Zwischenwände zusammen, die 3 Blasenräume voneinander scheiden. Überschaun wir jedoch nun wieder einmal das Gesamtbild des Komplexes vom Eindrucke des „Sternzellengewebes“ aus, so kommen wir plötzlich in Verlegenheit. Wir können keinen Unterschied herausfinden zwischen dem betrachteten dreistrahligen Zwischenwandsystem und den dreistrahligen „Sternzellen“ des Komplexes unten, rechts und links darüber, außer daß die letzteren etwas stärker entwickelt sind. Während uns bei unserer vorher

angestellten Einzelbetrachtung unser Beobachtungsgebiet ohne weiteres als Querschnittsbild eines Zwischenwandsystems von Vakuolenblasen feststand, sind wir jetzt wieder zweifelhaft. —

Unserer Ansicht nach besteht denn auch zwischen Blasen- und „Sternzellen“ kein prinzipieller, sondern nur ein gradueller Unterschied, unsere Auffassung der Sternzellen ist die folgende. Wir denken uns den Prozeß, welcher zur Entstehung des blasigen Bindegewebes (Fig. 174 b) führte, noch weiter fortschreitend, die Vakuolen werden sich immer mehr und mehr ausdehnen, und die Zwischensubstanz, die protoplasmatischen Zellkörper, nimmt im Verhältnis immer mehr ab. Das schließliche Endresultat ist ein großblasiges Blasengerüst mit sehr dünnen Zwischenwänden, nur in den Ecken und Kanten der Blasenräume haben sich nach den (oben erörterten) Regeln der Blasenmechanik etwas reichlichere Protoplasmamassen angesammelt, und hierhin haben sich auch die Kerne zurückgezogen. Als Querschnitt würde ein solches blasiges Bindegewebe mit dem Querschnittsbilde eines Sternzellengewebes vollkommen übereinstimmen und nicht von ihm zu unterscheiden sein, und wir glauben auch nicht, daß überhaupt ein Unterschied existiert. Das Sternzellengewebe ist unserer Ansicht nach weiter nichts als ein extrem blasig entwickeltes Binde- oder Sekretgewebe. Die Körper der sogenannten Sternzellen sind die quergetroffenen Ecken und Kanten mit stärkerer Protoplasmansammlung, ihre Ausläufer die dünnen Zwischenwände der Blasenräume. Hieraus ergibt sich als wichtige Konsequenz eine veränderte morphologische Auffassung des „sternzelligen“ Bindegewebes. Die Zellen liegen nicht innerhalb der Grundsubstanz, die sie nach außen hin abgeschlossen haben, sondern die Grundsubstanz liegt innerhalb der durch sie blasig mächtig aufgetriebenen Zellen; sie ist kein intercelluläres, sondern ein intracelluläres Sekret. Naturgemäß geht dann auch die Grenze zwischen zwei „Sternzellen“ nicht quer durch die als deren Verbindungsstrang erscheinende Blasenzwischenwand, sondern dieselbe ist, falls sie überhaupt noch ausgeprägt ist, eine die letztere in deren ganzer Ausdehnung durchsetzende und in 2 Lamellen spaltende Scheide, von denen die eine zu der einen, die andere zu der anderen der beiden in der Zwischenwand aneinander grenzenden Blaszellen gehört. Ebenso wären dann natürlich auch die sternförmigen Protoplasmakörper, eben die „Sternzellen“, keine einheitlichen

Zellen, sondern gehören als Kanten und tetraedrische Ecken des Blasengerüsts zu ebensoviel Zellen, als in ihnen Blasen zusammenstoßen. Um sich alles dies anschaulich klar zu machen, braucht man nur Fig. 175 mit der darüber stehenden Fig. 174 b zu vergleichen; bei dem in Fig. 174 b dargestellten blasigen Bindegewebe sind die Verhältnisse noch ohne weiteres klar und leicht durchschaubar; bei Fig. 175 b sind die Verhältnisse dieselben geblieben, nur extremer entwickelt und etwas verwischt und deshalb nicht so unmittelbar einleuchtend.

Die Berechtigung dieser unserer Auffassung des „Sternzellengewebes“ ist dieselbe, wie bei der Deutung der Blasenellen. Das „Sternzellennetz“ folgt dem Vierstrahlertypus resp. als Querschnittsbild Dreistrahlertypus, seine Knotenpunkte sind zum größten Teil Dreistrahler und Doppeldreistrahler (meist mit sehr kurzem, gemeinsamem Verbindungsbalken) (Fig. 175—177). Es kommen zwar auch zahlreiche abweichende, mehrstrahlige Sterne vor, in bezug auf solche Abweichungen muß man aber immer bedenken, daß einmal die mehr oder weniger zähe Konsistenz der in Betracht kommenden Bindegewebe der Blasen- spannung den Ausgleich sekundär verschobener und veränderter topographischer Verhältnisse erschweren, stellenweise unmöglich machen wird, und dann, daß die bisherigen Erforscher und Darsteller der uns hier beschäftigenden Befunde gerade den uns von unserem neu gewonnenen Gesichtspunkte wichtig erscheinenden Punkten keine besondere Aufmerksamkeit zugewandt haben. Im großen und ganzen, wenn man mit der unvollkommenen Anschaulichkeit der Querschnittsbilder rechnet, ist aber der Vierstrahlertypus nicht zu verkennen (Fig. 175—177). So ist das Vorherrschen von dreistrahligen Protoplasmakörpern nur natürlich, denn ein Tetraeder wird auf dem Querschnitt meist als Dreieck erscheinen, in gewissen Richtungen getroffen auch als spindelförmiger Körper mit zwei Ausläufern. Ebenso wie für die kugelrunde Blasenform, so kennen wir auch für die Formen des Vierstrahlertypus nur eine bewirkende Ursache und hinreichende Erklärung, die Blasen- spannung. Wenn wir uns daher einigermaßen in die Gesetzmäßigkeiten der Flüssigkeitsmechanik und die Morphologie des Vierstrahlertypus hineingedacht haben, so werden wir uns das dem letzteren folgende Netz der „Sternzellen“ ebenso unwillkürlich zu einem körperlichen Blasengerüst resp. Wabenwerk ergänzen, wie einen regelmäßig kreisrunden Ring zu einer blasenförmigen kugelrunden Zelle; und das, wie mir scheint, mit Recht.

Es war uns gelungen, den Vierstrahlertypus als Folgeerscheinung der Blasenspannung nachzuweisen und zu erklären; wir sind auch berechtigt, das Schlußverfahren umzukehren, und aus dem Vorhandensein der Vierstrahlermorphologie auf blasigen Bau zu schließen. Es liefert uns dieses Beispiel einen neuen Beweis für die Fruchtbarkeit der Einführung mechanischer Gesichtspunkte in die Biologie, indem wir in dem vorliegenden Falle durch unsere Methode zu einer naturgemäßen und befriedigenden Auffassung einer weit verbreiteten Gewebsform geführt wurden. Natürlich ist für unsere Auffassung die empirische Bestätigung zu erwarten, und es ist der künftigen Forschung als ein lohnender Einsatzpunkt anzuempfehlen, zu untersuchen, in welchem Umfange bei den Bindegeweben blasiger Bau und Blasenspannung eine Rolle spielen.

Wenden wir uns nunmehr der Betrachtung der Vakuolengerüste zu.

In den Blasen zellen hatten wir bereits einen uns von den Zellen zu den Vakuolen überleitenden Spezialfall von Vakuolisierung; jede Zelle wurde durch eine einzige, riesige Vakuole zur Blase aufgebläht, deren Wand von dem Sarkodeleib der Zelle gebildet wurde; jede Vakuolenblase hat in diesem Falle den morphologischen Wert einer Zelle. Dasselbe Verhältnis der Vakuolisierung finden wir in großer Verbreitung bei pflanzlichen Gewebszellen. Dieselben, in der Jugend von einem soliden Protoplasmakörper erfüllt, werden mit zunehmendem Alter durch eine oder mehrere miteinander konfluierende Vakuolen mächtig ausgedehnt, so daß das Protoplasma oft nur einen dünnen Wandbeleg, den sogenannten Primordialschlauch, bildet. Die Zwischenwände eines solchen Pflanzengewebes bestehen dann aus den Protoplasmalagen der beiderseitigen aneinander stoßenden Zellen, welche die, meist gemeinschaftliche, Zellmembran zwischen sich fassen.

Meist sind jedoch mehrere, sehr zahlreiche Vakuolen im Plasmakörper einer vakuolisierten Zelle vorhanden, das schaumige Gerüst der protoplasmatischen Zwischenwände der Vakuolen folgt dann denselben Gesetzen der Blasenspannung und somit auch dem Vierstrahlertypus. Solcher vakuolisierten blasigen Bau des Zellkörpers ist sowohl bei pflanzlichen, als auch bei tierischen (Fig. 179 a u. b) Gewebszellen verbreitet, ohne Frage die größte Rolle spielt er aber bei den Rhizopoden, und ganz besonders ist er gerade für diejenige Abteilung derselben charakteristisch, bei der der Vierstrahlertypus auch im Skelettbau zu klassischer Vollendung gelangt, bei den Radiolarien (Fig. 42, 44, 49, 51, 53—56,

58—62, 94, 180—182, 186, 230, 272, 275). Der Kausalzusammenhang dieser Thatsache ist klar, wir werden bald näher auf ihn einzugehen haben.

Das Calymma ist keine Bildung *sui generis*, sondern als eine einfache Weiterbildung des vakuolisierten Exoplasma der Heliozoen aufzufassen. Schon bei den Heliozoen zeichnet sich das Exoplasma vor dem Entoplasma häufig durch größere Vakuolen aus (Fig. 58), bei den Radiolarien haben sich die Vakuolen des Exoplasma noch mehr vergrößert, ihr Inhalt hat oft mehr oder weniger gallertige Beschaffenheit angenommen, während das Protoplasma, dessen Masse nicht in dem gleichen Maße mit zugenommen hat, als zartes Wabengerüst die voluminösen Sekretmassen durchzieht. — Hiergegen scheint HAECKEL und mit ihm viele der früheren Autoren anzunehmen, daß das Protoplasma das Calymma in Form eines Netzwerkes von Strängen durchsetze. Dieser Ansicht giebt HAECKEL wenigstens noch neuerdings in seiner „Allgemeinen Naturgeschichte der Radiolarien“ mehrfach klaren Ausdruck. Nach ihm beteiligen sich an dem Aufbau des extrakapsularen Radiolarienkörpers folgende Bestandteile: „1. die Sarcomatrix oder der Mutterboden des Exoplasma, welcher als zusammenhängende Sarkodeschicht die Centralkapsel umhüllt und vom Calymma trennt; 2. das Sarcoplegma oder das gerüstartige Netzwerk des Exoplasma, welches sich in der Gallertsubstanz des Calymma ausbreitet; 3. das Sarcodictyum oder des Sarcode-Netz an der äußeren Oberfläche des Calymma; und 4. die Pseudopodien oder Scheinfüßchen, welche sich aus letzterem erheben und frei in das Wasser ausstrahlen“ (loc. cit. pag. 50). Abgesehen davon, daß durch diese Auffassungsweise das Calymma die so nahe liegenden Beziehungen zu den verwandten Verhältnissen bei Heliozoen und anderen Rhizopoden verlieren würde, können wir, daß wir es in dem Exoplasma der Radiolarien wirklich mit einem System geschlossene Blasenfächer voneinander trennender Wände, nicht mit einem Netzwerke von Strängen zu thun haben, daraus schließen, daß die in Querschnitten von Radiolarienkörpern erscheinenden Netzbilder, wie gesagt, alle Characteristica von durch Blasenspannung gebildeten Systemen deutlich zur Schau tragen; wir haben hier einen dem soeben behandelten „Sternzellengewebe“ ganz analogen Fall. Übersetzen wir HAECKEL'S Schilderung vom Baue des Calymma in unsere Auffassungsweise, so ist sein Sarcoplegma der Komplex der in der Ansicht quergetroffenen Kanten und Wände des Blasengerüsts, sein Sarcodictyum das Netz der Kanten und optisch verkürzten radialen Wände der äußersten Blasenschicht, denn es ist leicht verständlich, daß, wenn man senkrecht von oben auf die Oberfläche eines dünnwandigen Blasenwerkes herabsieht, ebenso wie auf dem optischen Querschnitt ein Netzbild entstehen muß, da man durch die dünnen tangentialen Blasenwände, ohne sie gewahr zu werden, hindurchsieht. Trotz des netzförmigen Sarcodictyumbildes zweifeln wir daher auch nicht daran, daß die Sekretmassen des Calymma nirgends frei liegen, sondern auch an der Oberfläche des Radiolarienkörpers von zarten protoplasmatischen Blasenwänden überzogen werden. — HAECKEL hat sich

offenbar, dem bloßen Augenscheine folgend, sein Bild von dem Baue des extrakapsulären Radiolarienkörpers entworfen, ohne sich mit der Deutung der optischen Befunde lange aufzuhalten und der Sache überhaupt besonderes Gewicht beizulegen. Wir halten es begreiflicher Weise für nötig, die in Rede stehenden Verhältnisse klarzustellen, da wir zur Erkenntnis ihrer fundamentalen Wichtigkeit für das ganze mechanisch-morphologische Verständnis des Baues des Sarkodekörpers und, wie wir gleich sehen werden, noch mehr der Skelette unserer Rhizopoden gelangt sind. — Zuweilen bringt HAECKEL sein Sarco-plegma in unmittelbare Beziehung zu den Pseudopodien, indem er es als den Komplex der „intracalymmaren Teile der Pseudopodien“ hinstellt. Die Pseudopodien zerfielen hiernach in zwei Teile, einen intracalymmaren, von der Sarcomatrix bis zur äußeren Oberfläche des Calymma verlaufenden und einen extracalymmaren, von hier frei in das Wasser ausstrahlenden Teil, das Pseudopodium im engeren, gewöhnlichen Sinne. Es ist dies als eine Konsequenz seiner irrthümlichen Auffassung des Baues des Radiolarienkörpers leicht zu verstehen, wir können von unserem Standpunkte aus einer solchen Gleichsetzung von intracalymmaren Sarkodeteilen und Pseudopodien natürlich nicht das Wort reden, da das Blasengerüst der ersteren unter dem Einfluß der Blasenspannung, also ganz anderer hydro-mechanischer Verhältnisse steht, wie die freien Sarkodestränge der Pseudopodien. Wir werden dies bei der Bildungsmechanik der Kieselgerüste noch zu würdigen haben, indem wir einen prinzipiellen Unterschied zwischen in der Sarkode der Vakuolengerüste abgeschiedenen und innerhalb von Pseudopodien gebildeten Skeletteilen zu konstatieren haben werden. — Sehr häufig sind die Vakuolenblasen des Calymma so deutlich ausgeprägt, daß sie als solche unmittelbar erkennbar sind. Dieser Befunde gedenkt denn auch HAECKEL, jedoch in folgendem Sinne: „Die extracapsulare Gallerthülle erscheint bei allen Radiolarien ursprünglich insofern strukturlos, als dieselbe eine homogene wasserklare Ausscheidung des Exoplasma darstellt und weder Fasern, noch anderweitige geformte Bestandteile enthält. Dagegen kommen später in einigen Gruppen bestimmte Strukturverhältnisse sekundär zur Ausbildung. Das häufigste und auffallendste von diesen ist die Alveolarstruktur, welche durch die Entwicklung zahlreicher Vakuolen oder Alveolen im Extracapsulum bedingt ist. Das Calymma nimmt infolgedessen eine auffallend schaumige Beschaffenheit an und erscheint aus großen, hellen, dünnwandigen Blasen zusammengesetzt; so besonders bei den Collodarien und bei vielen großen Phäodarien, besonders den Phäocystinen“ (loc. cit. pag. 43—44). HAECKEL betrachtet die Vakuolen des Calymma als sekundäre Gebilde, nach unserer Überzeugung beruht die Entstehung und das ganze Wesen des Calymma auf Vakuolenbildung. Das nach HAECKEL gleichartige, vakuolenfreie Calymma wird ein solches sein, bei welchem die protoplasmatischen Zwischenwände sehr dünn sind und so optisch den Eindruck von dünnen Strängen machen. Ist dagegen die Sarkodemasse reichlicher vorhanden, so können sich die Gallertvakuolen des Calymma abrunden und treten dann deutlich als Blasen hervor. —

Es liegt uns natürlich fern, abstreiten zu wollen, daß sich in der Masse des Calymma auch sekundär Vakuolen bilden können, ebenso halten wir es nicht nur für möglich, sondern sogar für höchst wahrscheinlich, daß das Calymma nebenbei auch hie und da von Sarkodesträngen durchzogen wird, dies ändert aber nichts an der prinzipiellen Differenz der Standpunkte — denn was wir für primär und hauptsächlich halten, hält HAECKEL für sekundär und nebensächlich, und umgekehrt — und diese scharf zu formulieren, hielten wir zur Klärung der Situation im Hinblick auf die Wichtigkeit der Sache für angebracht.

Endlich wird es nach neueren Untersuchungen, besonders von BÜTSCHLI¹⁾, mehr und mehr wahrscheinlich, daß auch das Protoplasma selbst in seinem Innern wabigen oder schaumigen Bau besitzt. Wir stehen den Untersuchungen und der Auffassungsweise BÜTSCHLI's sehr sympathisch gegenüber. Zu Gunsten der Auffassung BÜTSCHLI's scheint uns, abgesehen von den bereits vorliegenden thatsächlichen Beobachtungsergebnissen, besonders auch der Umstand zu sprechen, daß man mit den bekannten chemischen und physikalischen Kräften einen blasigen Bau genetisch viel leichter erklären kann, wie etwa eine Netzstruktur. Wie sich in einer ursprünglich gleichmäßigen Masse durch Entmischung Tropfen ausscheiden und durch ihre allmähliche Vergrößerung blasigen resp. wabigen Bau veranlassen können, ist leicht verständlich und von BÜTSCHLI selbst an seinen Ölseifenschäumtropfen sehr schön demonstriert worden. — Das System der Wände der Protoplasmawaben folgt, wie es nicht anders zu erwarten ist, denselben Gesetzen der Blasenspannung und mithin auch dem Vierstrahlertypus, deren Herrschaft wir schon in der anorganischen und organischen Natur überall nachweisen konnten; als Beispiele mögen die Figuren 183 und 184 dienen, die Darstellungen von zwei der von BÜTSCHLI auf ihren Bau neuerdings untersuchten Bakterien. Wir sind auch der festen Überzeugung, daß viele beschriebenen Netzstrukturen des Protoplasma auf Wabenstruktur und denselben Beobachtungs- resp. Deutungsfehler zurückzuführen

1) O. BÜTSCHLI, Müssen wir ein Wachstum des Plasmas durch Intussusception annehmen? *Biolog. Centralbl.*, Bd. VIII, 1888, S. 161—164.

— —, Über die Struktur des Protoplasmas. *Verhandl. des naturhist. akad. Ver. zu Heidelberg.*, N. F. Bd. IV, 1889. Referat hierüber (von J. H. LIST in Graz) im *Biolog. Centralbl.*, Bd. IX, 1889, S. 560—563.

— —, Über den Bau der Bakterien und verwandter Organismen. Leipzig, 1890.

sind, dem wir schon bei der Deutung des „Sternzellengewebes“ und des Sarcoplegma der Radiolarien begegneten. Eine große Zahl von in der Litteratur verstreuten Darstellungen von Protoplasmanetzen zeigen mehr oder weniger klar den Vier- resp. Dreistrahlertypus, als besonders deutliches Beispiel gebe ich die Darstellung des „Plastinetzes“ eines Zellkernes nach CARNOY (Fig. 185). Gerade auf dem außerordentlich schwierigen Beobachtungsfelde der Protoplasmastrukturen, wo man der Gefahr der Sinnestäuschungen, besonders des Übersehens dünnster Blasenhäutchen so vielfach ausgesetzt ist, glauben wir unsere Methode des Rückschlusses von der morphologischen Konfiguration des Bildes auf den körperlichen Bau eines Gebildes, also in diesem Falle von dem Vierstrahlertypus auf blasigen Bau, als die Untersuchung leitendes und unterstützendes Hilfsmittel empfehlen zu sollen. Sie ist logisch und physikalisch gut begründet, und wir zweifeln nicht, daß sie viele Fragen zu Gunsten des wabigen Baues, also zu Gunsten BÜTSCHLI's entscheiden helfen wird.

Wir sehen also, daß sich dieselben physikalischen Befunde und unwandelbaren Gesetze durch das ganze organische Reich hindurchziehen, eine Erkenntnis, die uns für ein weites Gebiet von Erscheinungen einen höheren allgemeinen Standpunkt gewinnen hilft, der unserem Kausalbedürfnis eine große Befriedigung verschafft.

Nunmehr sind wir genügend vorbereitet, um zum dritten Hauptteil unseres Gedankenganges, zur Anwendung der erhaltenen Resultate auf die Skelettbildung übergehen zu können. Das Schlußverfahren ist überaus einfach, um nicht zu sagen selbstverständlich. Wir hatten erstens gesehen, daß die Blasenmechanik den Vierstrahlertypus bedingt, zweitens hatten wir gesehen, daß die organisierten Körper ganz allgemein und in mehrfacher Beziehung blasig strukturiert sind und von denselben Gesetzen der Blasenspannung beherrscht werden, hieraus ergibt sich drittens in bezug auf die Skelettbildung mit Notwendigkeit der Schluß: Die Skelettsubstanz wird von und in der lebenden Substanz abgeschieden, die Skelette entstehen durch Verkalkung, Verkieselung oder Verhornung organischer Teile; da nun die letzteren in ausgebreitetem Maße von den Gesetzen der Blasenspannung beherrscht werden und diese den Vierstrahler-

typus bedingen, so werden auch die Skelette, die die ihrer Bildung zu Grunde liegenden organischen Teile und deren Formen gleichsam im versteinerten Zustande konservieren (Fig. 186), nach dem Vierstrahlertypus gebaut sein. Daß sie nach dem Vierstrahlertypus gebaut sind, haben wir im morphologischen Teile dieses Abschnittes für Polycystinen-, Spongien- und Echinodermenskelette schon ausführlich gezeigt, hier im ätiologischen Teile können wir die kausale Erklärung dieses Befundes geben.

Die Skelette der drei Organismengruppen der Polycystinen, Spongien und Echinodermen haben wir zu einem eigenen Gerüstbildungstypus, eben dem Vierstrahlertypus, vereinigt, wegen der dominierenden Rolle, die bei ihnen der Vierstrahlerbau spielt, der ihrer Genese und ihrem Bau den ganzen Charakter aufprägt. Wie es sich im Hinblick auf die universelle Verbreitung des blasigen Baues nicht anders erwarten läßt, macht sich der Vierstrahlertypus aber auch an den Gerüsten anderer Organismengruppen, besonders der Phäodarien, Acantharien und Thalamophoren, geltend, kommt hier nur nicht in dem Maße zur Geltung und maßgebenden Herrschaft. Um so interessanter ist es aber gerade, das Auftauchen des Vierstrahlertypus in analogen Formverhältnissen an verschiedenen weit von einander abgelegenen Punkten des Systems zu beobachten, und wir werden daher auch diesen Vorkommnissen in unseren folgenden Betrachtungen unsere besondere Beachtung schenken.

Bei den verschiedenen Organismengruppen treffen wir den Gerüstbildungstypus der Vierstrahlerskelette auf verschiedener Höhe der Ausbildung an.

Bei den Spongien kommt es nur zur Bildung einzelner Spicula (Fig. 68—83), die wohl sekundär und äußerlich untereinander verkittet werden können (Fig. 84 u. 85) oder mechanisch ineinander greifen, nie aber zu genetisch einheitlichen, aus einem Gusse gefertigten und mannigfaltig gebauten Skeletten. Diese relativ niedere Ausbildung des Gerüstbaues erklärt sich leicht aus der Organisation und dem Körperbau der Spongien. Die Energie und Mannigfaltigkeit der innerhalb eines Schwammes sich abspielenden vitalen Prozesse ist im Verhältnis außerordentlich gering, und auch die Kräfte der Außenwelt werden in den meist massigen Körper nur unvollkommen eindringen und so ihren variierenden Einfluß geltend machen können; kein Wunder, daß

die innerhalb solcher trägen Gewebskörper verlaufende Gerüstbildung sich relativ einförmig gestaltet.

Auch bei den Echinodermen kommt der Vierstrahlertypus im Verhältnis nur wenig zur Geltung, rein und in allerdings klassischer Weise nur bei der ersten Anlage der Skelettelemente (Fig. 86—92) und dann in der einförmigen, gleichmäßig spongiösen Struktur der ausgebildeten Skeletteile (Fig. 178), während das Skelett in seinen äußeren makroskopischen Formen, in seinen einzelnen Teilen sowohl wie auch als aus diesen zusammengesetztes Ganze als kompliziertes Produkt der Anpassung an die Organisation eines hochstehenden Organismus imponiert. In den Echinodermen haben wir das den Spongien entgegengesetzte Extrem, bei diesen steht die Skelettbildung auf einer niederen Stufe wegen der Indifferenz und Einförmigkeit ihrer Bedingungen, bei jenen werden die den Vierstrahlertypus bedingenden elementaren Kräfte und Verhältnisse übertäubt und zurückgedrängt durch eine hoch gesteigerte spezifische Lebensthätigkeit, welche die ersteren nur während der einfacheren Anfangsstadien der Entwicklung und bei dem elementaren inneren Aufbau des Skelettes zur Geltung kommen läßt.

Wie in vielen Fällen, so erweist sich auch für die Vierstrahlergerüste die Mittelstraße als die beste, und diese finden wir bei den Rhizopoden. Bei den kleinen Sarkodekörpern dieser Protisten ist das Wechselspiel der physikalisch-chemischen Kräfte des Körperinneren und der Außenwelt ein überaus reges und wechselvolles, und dabei ist die spezifische Organisation und Lebensenergie noch so niedrig und gering, daß den elementaren Bildungsfaktoren noch ungestörter Spielraum bleibt. So entfaltet sich denn auch bei diesen ihrem ganzen Wesen nach noch auf der Grenze zwischen anorganischer und organischer Natur stehenden Urwesen der Typus der Vierstrahlergerüste zu einer ganz erstaunlichen Blüte (vergl. die Figg. 93—147 u. 186—223). Daher werden uns auch im Folgenden, wo wir uns die Aufgabe gestellt haben, den Vierstrahlertypus in seinen verschiedenen Erscheinungsweisen an den Skeletten mechanisch zu begreifen, die Rhizopoden am meisten beschäftigen. Hierzu kommt noch, daß wir bei den einzelligen Rhizopoden das Wesen und die Wertigkeit der blasigen Elemente, die der Bildung der Vierstrahlergerüste

zu Grunde liegenden Verhältnisse des Weichkörpers, genau kennen: Daß Vakuolen bei den Protisten zu den verbreitetsten Erscheinungen gehören, daß der Sarkodekörper gerade der Protisten, bei denen die Vierstrahlergerüste die größte Rolle spielen, der Radiolarien, von Vakuolenblasen ganz durchsetzt und aufgebläht ist, ist eine längst bekannte Thatsache. Das Protoplasma bildet bei ihnen die Zwischenwände der dicht gedrängten Vakuolen, ist in Form eines Zwischenwandgerüsts eines Blasenkomplexes vorhanden und folgt als solches wie jedes Blasengerüst den Gesetzen der Blasenmechanik, aus denen sich, wie oben gezeigt wurde, der Vierstrahlertypus ergibt — hierauf wurde bereits genügend hingewiesen und kann man sich durch Beobachtung jederzeit leicht davon überzeugen — die in dem so gebauten Protoplasma auftretenden Verkieselungen, Verkalkungen oder Verhornungen, kurz die Skelettbildungen jeder Art müssen somit natürlich auch den Regeln des Vierstrahlertypus folgen (Fig. 186); — klarer können wohl die Verhältnisse nicht liegen. —

Daß die bei der Skelettbildung in Betracht kommenden Verhältnisse bei den differenzierten Geweben der mehrzelligen Organismen komplizierter sind, ist natürlich. Eimal treten hier die Blaselemente, wie wir sahen, in drei verschiedenen morphologischen Wertigkeiten auf, und dann können die Verhältnisse auf jeder der drei histologisch-morphologischen Wertigkeitsstufen, bei dem wabigen Protoplasma, den Vakuolengerüsten und den Zellgeweben, wieder verschieden sein. Außerdem ist noch folgender Punkt in Betracht zu ziehen: wo die Skelettbildung auch stattfinden mag, kann sich der Einfluß der Blasenspannung auf sie äußern. Ein Skelettteil kann sich zuerst im Anschluß an die Protoplasma waben anlegen, nach einiger Vergrößerung tritt er in Beziehung zu dem Gerüst der Vakuolenwände, und wird ihm selbst seine Bildungszelle zu klein, so rückt er zwischen die Zellen des Gewebes ein, überall unterliegt er denselben formativen Kräften der Blasenspannung. Es ist wenigstens sehr leicht möglich, daß bei mehrzelligen Organismen eine solche Wanderung stattfindet (vergl. Fig. 86), daß ein Skelettteil während des Verlaufes seiner Bildung die 3 (oder nur 2) Stufen der organischen Blasesysteme durchwandert, von der niederen der nächsthöheren Stufe

überwiesen wird ¹⁾. — Die spezielle Untersuchung und Feststellung dieser verschiedenen in Betracht kommenden histologischen Verhältnisse überlassen und empfehlen wir anderen Forschern. Wir glauben, daß sich hier der künftigen Forschung ein weites und fruchtbares Gebiet eröffnet. Auf dem Gebiete der Histologie ist zwar, und gerade in der letzten Zeit, schon viel und gründlich gearbeitet worden, bisher aber unseres Wissens noch nicht mit den von uns hier angeregten Gesichtspunkten im Auge, und hierauf kommt viel an, denn ohne allgemeine Direktive geht man selbst beim gründlichsten Untersuchen an wertvollen Thatsachen vorbei, und wenn sie gleich dicht am Wege liegen.

Wir begnügen uns hier in unseren „Prinzipien der Gerüstbildung“ natürlich damit, den Vierstrahlertypus im Prinzip auf die Mechanik der Blasenspannung begründet zu haben.

Wir hatten bereits oben gesehen, was bei Vorhandensein von überschüssigem Zwischenwandmaterial in einem Blasenkomplexe geschieht: das Material hat das Bestreben, in erster Linie die Ecken und in zweiter Linie die Kanten auszufüllen, während die Wände zunächst noch nicht und erst in dritter Linie in Betracht kom-

1) Wie wir in unserer geschichtlichen Einleitung sahen, machte F. E. SCHULZE seiner Zeit den Versuch, die drei- und vierstrahligen Formen der Spongienspicula aus dem anatomischen Bau der Spongienkörper zu erklären, indem er schloß, für einen von runden Poren resp. kugeligen Geißelkammern durchsetzten Weichkörper seien drei- resp. vierstrahlige Spicula die zweckmäßigste Stütze, woraus sich „vom Standpunkte des Nützlichkeits- und somit auch des Selektionsprinzipes das Auftreten“ dieser Spiculumformen bei den Spongien erkläre. Wir konnten mit diesem Erklärungsversuch zunächst im Prinzip deshalb nicht übereinstimmen, da wir die Erklärung eines Bildungsvorganges durch das Selektionsprinzip für unmöglich halten. Andererseits glauben wir jedoch allerdings, daß die runden Poren und Geißelkammern ein Moment sind, welches speziell für die Spongien eine weitere Begünstigung des Vierstrahlertypus bei der Skelettbildung bedingt, aber in rein mechanischer oder sogar stereometrischer Weise. Das von dem Körpergewebe ausgefüllte Zwischenraumsystem zwischen den in Rede stehenden runden Körperhöhlen des Spongienkörpers zeigt ebenso den Bau des Vierstrahlertypus wie das Zwischenwandsystem zwischen runden Blasen, und natürlich giebt sich derselbe dann auch in der Gestalt der zwischen den Poren oder Geißelkammern sich bildenden Spicula kund. Die Spicula gestalten sich konform den ihnen zum Wachstum zur Verfügung stehenden Raumverhältnissen; ob hierdurch für die Bedürfnisse des Spongienkörpers zweckmäßige Einrichtungen entstehen oder nicht, kommt hierbei zunächst gar nicht in Betracht,

men. Wir wählten als einfachstes, typisches Beispiel einen frei schwebenden Komplex von 4 gleich großen Blasen, die dann in einem regulären Vierstrahler zusammenstoßen (Fig. 150). Bei Vermehrung des Wandmaterialies wird in diesem Falle (vollständig typisch würden sich die Verhältnisse natürlich nur nach Aufhebung der Schwerkraft darstellen) zunächst um den Radiationspunkt des Kantenvierstrahlers ein Tetraeder mit eingebauchten Flächen entstehen (Fig. 158), greift dann bei weiterem Materialzufluß die Anlagerung auch auf die Kanten über, so entsteht aus dem Tetraeder ein Vierstrahler mit dreikantigen Armen (Fig. 158). Die Kanten der Arme entsprechen den im Vierstrahler zusammenstoßenden Blasenwänden: zwischen je 2 Armen spannt sich eine Blasenwand aus, jede der 3 Kanten eines Armes setzt sich in die entsprechende Kante des anstoßenden Armes fort. In einem solchen Vierstrahler sind alle Grundeigentümlichkeiten des Vierstrahlertypus schon vertreten.

Konform diesem Typus gestaltet sich auch die Skelettbildung. Entsprechend der durch den Blasenmechanismus gegebenen Bevorzugung der Kanten findet sie auch vorzüglich im Verlaufe des Kantengerüstes statt (denn es ist leicht verständlich, daß da, wo die Sarkode am stärksten angesammelt ist, auch die Lebensenergie, die Prozesse des Stoffwechsels, die Sekretion von Skelettsubstanz am kräftigsten sein wird), und wo die Skelettbalken und -stacheln überhaupt kantig sind, sind sie, besonders bei Polycystinen, dreikantig (Fig. 99, 100, 102—104, 108, 109, 163, 191, 205, 206, etc.).

Die oben (S. 303) geschilderte Anlage der Skeletteile der Echinodermen stimmt überraschend mit den Forderungen der Flüssigkeitsmechanik überein. Zuerst entsteht ein Tetraeder mit eingebauchten Flächen, dessen Ecken dann allmählich zu den Armen eines drei- oder vierstrahligen Spiculums auswachsen (Fig. 86, 87). —

Ist die Disposition zur Abscheidung von Skelettsubstanz geringer, so findet die Skelettbildung nur an einzelnen Stellen statt. Dies ist bei Organismen mit isolierten Spiculis der Fall. In der Regel nimmt der Prozeß in einem Radiationspunkt seinen Ausgang und greift von hier aus auf alle vier Kanten der betreffenden Partie des Blasengerüstes über, es entstehen dann vierstrahlige Spicula. Werden nur 3 Kanten in Mitleidenschaft gezogen, so entstehen Dreistrahler, und spielt sich der Prozeß nur im Verlaufe einer Kante ab, ohne einen Radiationspunkt zu überschreiten,

Stabnadeln. Die Länge der einzelnen Stacheln richtet sich natürlich einmal nach der Länge der Blasenkante, in welcher sie gebildet werden, dann aber auch nach der Länge der Strecke, auf welcher die Skelettbildung stattfindet, da nicht immer die ganze Kante dabei beteiligt zu sein braucht. Die Winkel, welche die aneinander stoßenden Stacheln zwischen sich fassen, ebenso wie eventuelle Krümmungen der letzteren sind von dem Größenverhältnis der anstoßenden Blasenräume abhängig; nach kleineren Blasen sind auch die Winkel kleiner und die Stacheln einander mehr genähert, nach größeren Blasen die Winkel größer und die Stacheln mehr divergent, eine Krümmung resp. Ausbiegung findet in der Richtung von den kleineren zu den größeren Blasenräumen statt. Es ist jedoch nicht nötig, auf diese bereits erörterten Gesetze der Blasenmechanik hier nochmals zurückzukommen, da es ein Leichtes sein wird, sich durch den Vergleich der auf Tafel XX gegebenen Auswahl von Spiculumformen mit den auf Tafel XXIV dargestellten Blasengruppen (vergl. auch besonders noch Fig. 186) in die Bildungsmechanik der Spicula hineinzudenken.

Ein Fortschritt in der Energie der Skelettbildung ist bei denjenigen Spiculis zu konstatieren, deren Bildung über das Gebiet eines Vierstrahlercentrums hinausgeht. Als typische und besonders bei Polycystinen häufige Form ist hier zunächst der Doppelvierstrahler zu nennen, ein Stab, der an jedem Ende in drei Stacheln ausläuft, d. h. mit anderen Worten zwei einen Zwilling bildende Vierstrahlerindividuen, denen ein Strahl gemeinsam ist (vergl. Fig. 93, 94, 101, 186 und die Blasengruppen, in die auch einige Doppelvierstrahler eingezeichnet sind). An die Doppelvierstrahler schließen sich Spicula mit 3, 4 und mehr, oft zahlreichen Radiationspunkten an, zahlreiche Beispiele dafür finden sich bei Spongien (Fig. 75, 79, 80), Echinodermen (Fig. 87, 92) und Polycystinen (Fig. 95, 98). Es brauchen natürlich nicht immer von jedem Radiationspunkte aus alle vier Strahlen in die Skelettbildung einzugehen, im Gegenteil kommt es häufig vor, daß nur 3 Stacheln von einem Punkte ausgehen, was dann das Bild einer dichotomischen Verzweigung der Skelettbalken hervorruft (vergl. die citierten Figg.).

In den polycentrischen Spiculis ist der Übergang zu einheitlichen Skeletten gegeben.

Ein Spiculum von *Thalassoxanthium cervicorne* (Fig. 95 a) repräsentiert bereits eine ansehnliche versteinerte Partie des Kantengerüsts des schaumigen Weichkörpers und von einer aus der-

artigen, untereinander verfilzten Spiculis gebildeten Hülle (Fig. 95) ist nur noch ein Schritt zu den einheitlichen spongiösen Skeletten, wie sie bei zahlreichen Radiolarien (Spumellarien Fig. 188, Nassellarien Fig. 133, und Phäodarien Fig. 189, 190) vorkommen. Beim Anblick eines solchen regellosen schwammigen Skelettes drängt sich einem schon unwillkürlich der Eindruck eines in seinen Kanten versteinerten Schaumes auf.

Hier schließen sich dann noch spongiöse Gerüstbildungen an, wie wir ihnen bei höheren Organismen verschiedentlich begegnen. In erster Linie ist hier der inneren spongiösen Netzstruktur der Echinodermenskelette (Fig. 178) zu gedenken; als zwei weitere Beispiele wollen wir den sogenannten Knorpelknochen (Fig. 173) und das Stützfasergerüst im Gallertgewebe der Medusen (Fig. 176), letzteres augenscheinlich durch Erhärtung von Partien des „Sternzellengewebes“ entstanden, anführen.

Die mehr oder weniger den ganzen Weichkörper durchsetzenden spongiösen Gerüste der Radiolarien sind jedoch den aus einer gleichmäßigen Gitterplatte bestehenden, den Weichkörper rings umschließenden Schalen gegenüber in der Minderzahl. Es fragt sich nun, wie wir uns das Zustandekommen solcher Schalen zu denken haben. Die Erklärung ist sehr einfach, wir brauchen auch hier nur an Bekanntes zu erinnern. — Die konzentrische Schichtung ist eine allgemeine, weit verbreitete Eigenschaft der Zellkörper¹⁾, die sich allerorts mehr oder weniger deutlich ausgeprägt konstatieren läßt. Ganz besonders charakteristisch ist der konzentrische Bau des Sarkodekörpers aber gerade für Heliozoen und Radiolarien (vergl. Fig. 42, 45, 46, 58—60, 62, 93—95, 233, 275). Die Schichtung beruht auf Unterschieden in der chemischen und morphologischen Beschaffenheit der Protoplasmlagen, und mit ihr geht eine geschichtete Lagerung auch der Vakuolen Hand in Hand. Gerade durch die Vakuolen tritt die Schichtung häufig erst deutlich hervor, indem sich die Vakuolen der einzelnen Schichten nach Größe und Anzahl verschieden verhalten: man kann groß- und kleinblasige; vakuolenreiche, vakuolenarme und homogene Schichten unterscheiden (vergl. die citierten Abbildungen). Die Verschiedenheit der Schichten ist besonders auch durch die verschiedenen Einschlüsse und Produkte derselben kenntlich. Besonders instruktiv ist in dieser Beziehung die Cuticulaschale der Radiolarien, die Centrankapsel. Die Centrankapselmembran bildet sich ausschließlich in einer ganz be-

1) Vergl. hierüber BERTHOLD, Protoplasmamechanik.

bestimmten Schicht des Radiolarienkörpers, nur diese ist durch ihre spezifischen Eigenschaften hierzu befähigt. Ebenso findet in einer bestimmten Schicht vermöge des spezifischen Chemismus derselben die Aufspeicherung und Sekretion von Kieselsäure statt, in ihr kommt es zur Bildung der Schale. Findet die Schalenbildung spät statt, nachdem der Rhizopode seine endgültige Größe schon ganz oder nahezu erreicht hat, so kommt es nur zur Abcheidung einer Schale. Anders ist es, wenn die erste Schale schon frühzeitig angelegt wird. Der Zellkörper dehnt sich dann durch Wachstum weiter aus, wächst durch die erste Schale hindurch, die so mehr und mehr in centrale Partien, in das Innere des Weichkörpers zu liegen kommt, während die kieselabscheidende, skelettbildende Schicht als sich vergrößernde Hohlkugel peripherwärts über sie hinauswächst. Hat sich in ihr wieder genügend Kieselsäure angesammelt, so wird dieselbe als eine zweite Schale abgedehnt, und durch öftere Wiederholung dieses Vorganges können mehrere konzentrische Schalen gebildet werden. Die Kontinuität der Schalen wird durch Radialstacheln gewahrt, welche dem radialen Wachstum des Weichkörpers Schritt für Schritt folgen. Die Bildung einer Schale geschieht, wie schon früher erwähnt wurde, sehr schnell, so daß HAECKEL sogar von einem Lorikationsmoment redet; unvollendete Schalen (Fig. 108) gehören zu den Seltenheiten. Wahrscheinlich sammelt sich in der skeletogenen Protoplasmaschicht so viel Kieselsäure im gelösten Zustande an, als zur Bildung einer Schale erforderlich ist, die dann mit einem Male abgedehnt wird. Es ist bekannt, daß, wenn man eine heiße, übersättigte Lösung eines Salzes langsam erkalten und ungestört stehen läßt, sich ohne weiteres noch kein Salz abscheidet, es bedarf jedoch nur eines geringfügigen, zufällig eingreifenden Insultes, einer kleinen Erschütterung oder des Hineinfallens eines festen Gegenstandes, um das sofortige Auskrystallisieren des überschüssigen Salzes einzuleiten. Mit diesem Vorgange ist möglicherweise die Schalenbildung der Radiolarien verwandt. In der skeletogenen Schicht sammelt sich Kieselsäure bis zur Kapazitätsgrenze der Sarkode an, ist diese erreicht, so findet auf geringen Anstoß hin die Abcheidung statt, das in die skeletogene Schicht fallende, mit Kieselsäure gesättigte Netz der Zwischenwände der Protoplasmaabläsen versteinert plötzlich, etwa wie an einem Fenster Eisblumen anschießen. Ist die Sarkode hierdurch entlastet, so kann die Aufnahme von Skelettmaterial von neuem beginnen; unterdes wächst der Weichkörper und mit ihm seine skeletogene Schicht weiter, so daß nach

abermaliger Erreichung des Maximums der Aufnahme die zweite Schale in einiger Entfernung von der ersten gebildet wird. Es ist einleuchtend, daß eine solche ruckweise Schalenbildung eine notwendige Vorbedingung konzentrischer Schalensysteme ist, denn nur auf diese Weise können durch skelettlose Zwischenräume scharf voneinander getrennte Gitterplatten entstehen. Würde die Skelettbildung von dem Augenblicke der Bildung der ersten Schale an bis zur Beendigung des Wachstums gleichmäßig fort dauern, so würde ein zusammenhängendes, den Weichkörper gleichmäßig durchsetzendes Gerüstwerk resultieren, wie es bei den spongiösen Gerüsten auch thatsächlich der Fall ist.

Die durch Differenzierung bestimmter, promorphologischer Achsen von der homaxonen Grundform abweichenden Gerüstformen und deren Wachstumsverhältnisse, so die Diskoidschalen mit verkürzter, die Prunoidschalen mit verlängerter Hauptachse, die monaxon-heteropolen Cyrtoidschalen mit terminalem Wachstum, u. s. w., u. s. w., ergeben sich von selbst aus entsprechenden Verschiedenheiten in Form und Wachstum des Weichkörpers (hierüber vergl. Abschn. V).

Es lassen sich auch Erscheinungen verzeichnen, welche vom Spiculum zur die Schale bildenden Gitterplatte hinüberführen, ebenso wie die verästelten Spicula von *Thalassoxanthium cervicorne* (Fig. 95) zu den spongiösen Skeletten.

So verzweigt sich das in Figur 98 dargestellte Polycystinen-spiculum nach dem Dreistrahlertypus dichotomisch unter Winkelbildung von 120° und, was für die Plattenbildung das Charakteristische ist, in einer Ebene. Denkt man sich die Verzweigung fortgesetzt und die fortwachsenden Enden in geeigneter Weise miteinander verwachsen, so kann man sich ein solches Spiculum leicht zu einer Gitterplatte mit polygonalen Maschen ergänzen.

Für die Entstehung einer Gitterplatte durch solche gesetzmäßige Verzweigung und Verwachsung haben wir ein sehr schönes Beispiel in der Entwicklung der Synaptidenplatten (Fig. 92). Aus einem einfachen Stäbchen wächst hier nach und nach eine Gitterplatte mit hexagonalen Maschen heran.

Die Bildungsmechanik der Gitterschale ist an der Hand unserer bisherigen Erörterungen leicht verständlich. Figur 159 möge die äußerste Blasenschicht eines vakuolisierten Rhizopodenkörpers darstellen. Nach außen können sich die Vakuolen als runde Kuppeln frei hervorwölben, seitlich drücken sie sich gegenseitig flach. In der Querschnittsfläche der skeletogenen Schicht bildet dann das protoplasmatische Zwischenwandsystem der Vakuolenlage ein

Netz mit polygonalen Maschen, und diese Form überträgt sich, sobald in der skeletogenen Schicht (sei es, wie in unserer Figur, in der äußersten, oder in einer der tieferen Schichten des Rhizopodenkörpers) die Verkieselung stattfindet, auf die resultierende Schale.

Sind die protoplasmatischen Zwischenwände dünn, so daß sich die Vakuolen in ihrem Zwischenwandsystem gegenseitig flach drücken, so entsteht ein Gitter mit polygonalen Maschen und dünnen Balken (Fig. 159 d u. 132, 136, 138, 146, 193, 203). Greift die Verkieselung auch auf die senkrechten resp. radialen Kanten über, so entstehen von den Knotenpunkten des Gitters aufstrebende Radialstacheln (Fig. 159 e u. 102, 103, 194, 212). Die absolute und relative Größe der Maschen hängt von der Größe der Vakuolen ab. Waren die Vakuolen von ungleicher Größe, so sind auch die Maschen ungleich; waren die Vakuolen gleich groß, so bilden die Maschen gleich große, reguläre Sechsecke.

Bei den Acantharien, bei welchen sich, wie wir im vorigen Abschnitt sahen, die Schale aus Gitterplatten zusammensetzt, die von den Radialstacheln des Achsengerüsts aus getrennt angelegt werden, kann man meist einen deutlichen Einfluß des Radialstachels auf die Formation seiner Gitterplatte wahrnehmen. Die Gitterung folgt auch bei den Acantharien dem Vierstrahlertypus, ist aber bei jeder Platte nach dem Radialstachel als Centrum regelmäßig orientiert. Meist sind die Maschen in der unmittelbaren Umgebung des Stachels größer, als die peripheren (Fig. 203), oder sind sonstwie, durch in bestimmter Weise ausgezeichnete Stellung etc. vor den anderen ausgezeichnet. Es ist dies ein weiterer Ausdruck des beherrschenden Einflusses, den die Stacheln des Achsengerüsts der Acantharien auf ihre Umgebung ausüben (vergl. die Darstellung der Achsengerüste).

Viele Phäodarien zeichnen sich durch außerordentlich weitmaschige und luftige Gerüste aus, was auf sehr große Vakuolen, auf eine starke Entwicklung des Calymma hinweist. Als Beispiel möge die in Figur 204 dargestellte Form dienen. Das um die kleine zentrale Markschale, welche in enger Anpassung an die umschlossene Centralkapsel in der diese umhüllenden Sarcomatrix gebildet sein wird, entwickelte Gerüst wird dem Kantenwerk riesiger Blasen entsprechen.

Zuweilen trifft man es, daß das Skelett einer Form zu äußerst von einer Schale umgeben ist, die sich durch außerordentliche Dünne der Balken auszeichnet. Dieselben sind haarfein, und die durch sie gebildete Hülle gleicht eher einem Spinnwebgewebe als

einer Schale (Fig. 109, 126). Entweder waren hier die Protoplasma-wände und -kanten der Vakuolen wirklich so fein, oder die Kieselsekretion war schon so schwach geworden, daß sie nur noch dünne Fäden hervorbringen konnte. Für die letztere Deutung würde der Umstand sprechen, daß so feine Schalengewebe immer zu äußerst bei den Gerüsten d. h. also zuletzt auftreten, wo die Energie der Skelettbildung vielleicht schon nachläßt. Die definitive Entscheidung ist hier nicht gut anders wie durch die Beobachtung des lebenden Organismus zu erbringen.

Ist mehr Zwischenwandmaterial, also mehr Protoplasma zwischen den Vakuolen vorhanden, so daß sich dieselben abrunden können, so erhalten dementsprechend auch die in demselben gebildeten Schalen runde Poren, die wieder ihren Blasen entsprechend regelmäßig kreisrund oder unregelmäßig rundlich, von gleicher oder ungleicher Größe sein können. Findet die Ausscheidung von Kieselsäure nur in der Schicht der Gitterplatte statt, so wird eine ebene Schale gebildet (Fig. 159 f), erstreckt sich der Silikationsprozeß auch auf die radialen Kanten der Vakuolenwände, so werden von den Knotenpunkten des Gitterwerkes aufstrebende Radialstacheln gebildet (Fig. 159 g u. a). In dem Grade der Ausrundung der Maschen kann man alle Übergänge von polygonalen Maschen bis zu runden, in größerer Entfernung voneinander stehenden Poren beobachten; von flachen, von einfachen Lochporen durchsetzten Schalenplatten bis zu Schalen, bei denen die runden Poren, infolge eines Übergreifens der Skelettbildung auf eine Strecke auch der senkrechten Zwischenwände (Fig. 159 a, f, g), von mehr oder weniger hohen, meist deutlich polygonalen Leistenwällen umrahmt sind (Fig. 45, 92, 104, 106—109, 126, 127, 130, 131, 134, 135, 139, 140, 143—145, 147, 191, 192, 224, 225, 227).

Oft sind die Poren nicht gleichmäßig über die Schale verteilt, sondern einander gruppenweise genähert. Zwischen den Poren solcher Gruppen kommt es dann häufig zur gegenseitigen Verschmelzung, die man bei den verschiedensten Polycystinenformen in allen Stadien beobachten kann. So giebt Figur 195 eine Partie einer Schale wieder, deren Poren sich in den verschiedensten Stadien der Annäherung und Verschmelzung befinden, dasselbe in etwas anderem Charakter zeigt Figur 196. Bei Figur 197 ist die Verschmelzung so weit gediehen, daß die Gebiete der zu einer Gruppe gehörigen Poren nur noch durch dünne Kieselfäden geschieden sind. Figur 198 endlich zeigt eine Schale, bei der die

Verschmelzung der Poren überall vollendet ist, aus jeder Porengruppe ist eine große, unregelmäßig gestaltete Pore mit ausgebogtem Rande entstanden. Der Befund der Porenverschmelzung ist leicht verständlich. Wenn die der Porenbildung zu Grunde liegenden Vakuolen gruppenweise nahe aneinanderrücken, so werden ihre Zwischenwände immer schwächer, und in demselben Maße läßt auch ihre Kieselproduktion nach. Zunächst bilden sich in denselben nur noch dünne Kieselfäden (Fig. 197), und sind sie noch zarter, so beteiligen sie sich an der Abscheidung von Skelettsubstanz überhaupt nicht mehr. Den einzigen Anhaltspunkt zur Beurteilung der Blasengruppe liefern dann nur noch die Ausbuchtungen des Randes, nach ihnen kann man sich das Blasenbild rekonstruieren, wie ich dies in Figur 198 bei einer Pore angedeutet habe. Sind die Vakuolen einer Gruppe gleich groß und regelmäßig angeordnet, so können sehr regelmäßige rosettenförmige Poren mit ausgebuchtetem Rande entstehen (Fig. 199). Auf den ersten Anblick einer solchen Schale hin bewundert man unwillkürlich ihre zierliche und verhältnismäßig komplizierte Ausführung und ist erstaunt, daß eine solche Bildung von einem so primitiven Organismus erzeugt werden kann. Jetzt sehen wir dagegen, daß wir auch sie rein mechanisch erklären können und auch hier mit unserem Prinzip der Blasenmechanik ausreichen. Auch die Bildung einer solchen Schale ist auf dieselben einfachen mechanischen Gesetze zurückführbar, sie sind die hauptsächlichen Bildungsfaktoren, und der Organismus selbst kann, wenn man sich so ausdrücken darf, zum Teil gar nichts dazu, daß ihn eine so schöne Schale schmückt. — Auch bei Figur 199 habe ich in eine Pore das Blasengerüst rekonstruiert punktiert eingezeichnet.

Ist die Sarkode zwischen den Vakuolen sehr reichlich vorhanden, so daß sich die letzteren ausgiebig abrunden können, so werden auch die Zwischenwände stärker und können sich, worauf bereits hingewiesen wurde, eine Strecke weit an der Skelettbildung beteiligen. Demgemäß zeigen starke Schalen mit runden Poren die Neigung, sich im Umkreis der letzteren zu Leistenwällen zu erheben, die sich dann an den Ecken eventuell wieder zu Stacheln ausziehen können (Fig. 159 a, f, g). Wir konstatieren ein solches Verhalten in großer Verbreitung und in allen Stufen der Ausbildung bei Polycystinen (Fig. 105, 137, 200, 205, 206), Phäodarien (Fig. 192) und den Schalen vieler Globigeriniden (Fig. 215). Ganz besonders stark ausgeprägt ist es

aber bei den Schalen vieler Acantharien, bei welchen die Poren am Grunde tiefer Waben liegen (Fig. 214). Die Waben geben die unteren resp. proximalen Teile der Blasen wieder, die Stellung ihrer Wände wie ihre ganze Formation überhaupt entspricht genau den Forderungen der Flüssigkeitsmechanik. Bei vielen Acantharien sind die meisten Waben sogar am Grunde geschlossen und nur einige (meist durch besondere Stellung in der Umgebung der Radialstacheln ausgezeichnete) sind von Poren durchbrochen und dienen der Sarkode zum Durchtritt.

Ist in der skeletogenen Sphäre eines Rhizopodenkörpers unterhalb einer vakuolösen Schicht eine zusammenhängende, stärkere Protoplasmaschicht vorhanden, so kann sich innerhalb der letzteren eine massive Schale bilden, auf deren Oberfläche die darüberlagernden Vakuolen nur unbedeutende muldenförmige Eindrücke hinterlassen. Dies finden wir bei Phäodarien, besonders der Gruppe der Circoporiden, als Beispiel möge die in Figur 216 dargestellte Schale einer Haeckeliana dienen. Die kleinen Blasen-eindrücke sind nicht so tief, daß sie einen Durchbruch der Schalenwand und die Bildung von Poren veranlassen könnten. Porenöffnungen sind nur im Umkreise der Radialstacheln vorhanden, sie rühren jedenfalls von größeren Vakuolen her, die bis durch die skeletogene Protoplasmaschicht hinabreichten. Die Radialstacheln deuten auf eine stärkere, in ihrem Radius stattgehabte Sarkodeströmung hin, in der sie abgeschieden wurden; in ihren Radien war das Spiel chemisch-physikalischer Prozesse ein regeres als an den übrigen Partien des kugeligen Körpers, und hieraus wird auch das Vorhandensein größerer Vakuolen in ihrer Umgebung verständlich ¹⁾.

Dieselben Blasen-eindrücke kommen auch an Skelettbalken und Radialstacheln vor (Fig. 220, 221), sie sind im Hinblick auf Balken, bei denen auch das Kantengerüst des angrenzenden Blasenwerkes durch Verkieselung erhalten ist (Fig. 219), leicht verständlich. Auch die Anhänge des Apikalstachels der auf Figur 131 wiedergegebenen Cyrtoischale erklären sich durch ein Übergreifen des Silikationsprozesses auf die protoplasmatische Zwischenmasse der angrenzenden Vakuolen, auch ihre Ausbuchtungen kann man sich ohne weiteres zu Blasenurissen ergänzen. (Vergl. auch Fig. 107 die Hauptstacheln u. Fig. 133.)

1) Über den Bau der Circoporidenschalen vergleiche meine „Pylombildungen“, S. 65—66 u. 72—75.

Die Schalen der Challengeriden, einer Gruppe der Phäodarien, zeichnen sich durch eine eigenartige Struktur aus, dieselbe wird durch Figur 223 erläutert: a zeigt ein Stück der Schale, b ein Schalenstück bei stärkerer Vergrößerung bei mittlerer Einstellung, im optischen Flächenschnitt, c die Schale bei stärkerer Vergrößerung im optischen Querschnitt. Die skeletogene Schicht wird hier aus einer Lage gleich großer, kleiner, dicht zusammen gedrängter Vakuolen bestehen, bei denen nicht nur die Kanten und ein Teil der Wände, sondern die Wände in ihrer Gesamtheit verkieseln. Es entsteht so eine Schale, die in ihrem Innern den Vakuolen entsprechende, dicht gedrängte wabige Hohlräume enthält. Nur in der Mitte der unteren und oberen Wand jeder Höhlung bleibt eine Porenöffnung. — Dieselbe Struktur finden wir bei der Schale der Süßwasseramöbine *Arcella*, nur daß bei ihr auch keine Porenöffnungen vorhanden und die hexagonal-prismatischen Waben völlig abgeschlossen sind ¹⁾).

Einen merkwürdigen und interessanten Bau der Schale kann man bei vereinzelt Polycystinen beobachten, als Beispiele für uns mögen die beiden Figuren 205 und 206 dienen. An der eigentlichen Schale ist zunächst nichts Außergewöhnliches zu bemerken: ihre Poren sind ausgerundet und von hohen, an ihrem oberen Rande ausgebogten Leistenwällen umgeben, die sich an den Knotenpunkten des Schalengitters zu radialen Stäben erheben. Diese Radialstäbe nun zeigen ein eigenartiges Verhalten, indem sie sich an ihrem oberen Ende in drei Gerüstbalken gabeln, die sich im Bogen zu den drei benachbarten Radialstäben hinüberspannen, die Radialstäbe treten, mit anderen Worten, durch Bogen untereinander in Verbindung. Es entsteht hierdurch auf der Schalenoberfläche ein zierliches Arkadenwerk, bei dem man die Möglichkeit der Zurückführung auf einfache mechanische Bildungsursachen zunächst nicht vermuten dürfte, und doch ist gerade dieser Bau das klassischste Beispiel einer Harmonie einer Gerüstform mit den Gesetzen der Blasenmechanik. Um sich hiervon zu überzeugen, hat man nur nötig, in die Poren und die diese überspannenden Arkaden sich Blasen hineinzudenken, die Übereinstimmung ist dann eine vollkommene, das Gerüst erweist sich als ein getreuer Abguß einer äußersten Vakuolenschicht (Fig. 159 a). Die Poren mit ihren Wällen geben die protoplasmatische Zwischenmasse am Grunde der Vakuolen-

1) Vergl. BÜTSCHLI, Protozoa, Taf. II, Fig. 9.

schicht wieder, die senkrecht emporstrebenden Radialstäbe die Kanten der seitlichen, radialen Zwischenwände und die Arkadenbögen die Kanten zwischen den nach außen vorgewölbten Blaskuppeln. Bei der Schale von Figur 205 ist das Arkadenwerk stärker, bei Figur 206 sehr zart und gleicht hier den dünnen peripheren Schalengespinnten (Fig. 109 u. 126), deren wir bereits oben gedachten. Der Unterschied zwischen beiden Gerüstformen ist nur der, daß die die letzteren bildenden Kieselfäden zwischen den radialen Stützfäden gerade ausgespannt, hier dagegen nach außen emporgewölbt sind; die Ursache ist die, daß die tangentialen Kieselfäden des Schalengewebes hier in den Kanten der freien Oberfläche der äußersten Vakuolenlage gebildet wurden, wo sich die Blaselemente frei nach außen vorwölben können, dort dagegen in einer tieferen Schicht, wo die Blasen sich gegen die darüberlagernde Schicht flachdrücken und so gerade Kanten erhalten. Das Arkadengewebe ist also weiter nichts wie eine von zahlreichen Radialbalken getragene Schale, die in dem oberflächlichen Kantennetz der äußersten Vakuolenschicht entstand.

Denkt man sich, daß nicht das Kantenwerk einer äußersten Vakuolenschicht in seiner Gesamtheit, sondern nur einzelne radiale Kanten mit den drei in sie übergehenden tangentialen und gewölbten Kanten in die Skelettbildung übergehen, so erhalten wir dreiarmlige Anker (Fig. 159 b, auch in die Blasengruppen sind verschiedene Anker eingezeichnet), wie wir sie an den distalen Stachelenden verschiedener Radiolariengerüste antreffen (Fig. 207 u. 210). Zuweilen sind nur zwei Arme entwickelt (Fig. 212), oder das Ankerende besteht aus einem Schirm vieler kleiner, rückwärts gebogener Haken (Fig. 211 u. 213), aber auch diese Bildung wird auf ähnlichen Bildungsursachen unter etwas modifizierten Neben Umständen beruhen. — Die distalwärts von dem Skelett ausgestreckten Anker (vergl. auch Fig. 190, wo zahlreiche kleine Anker in Büscheln das Skelett zieren) erscheinen sehr zweckmäßig zum Zurückhalten anschwimmender Nahrungspartikel und als Haftapparate. Im Hinblick hierauf ist die Selektionslehre mit einer „Erklärung“ schnell fertig, sie wird sagen, die Entstehung der Anker sei in ihrer Eigenschaft als zweckmäßige Anpassung gegeben. Wir können die Bildung der Anker auf ihre mechanischen Ursachen zurückführen. Gerade an diesem Beispiel ist es lehrreich, beide Erklärungsarten auf ihren Wert hin zu vergleichen. — Ankerförmige Spicula kommen außerdem bei Spongien (Fig. 71, 77, 78) in großer Verbreitung, vor und besonders sind sie

auch als für die Holothurien (Synaptiden) charakteristische Gebilde bekannt (Fig. 92). Bei Spongien und Echinodermen kann man eine Bildung von Skelettteilen an der freien Oberfläche des zelligen Körpers nicht wohl annehmen, die Skelettbildung findet hier wohl stets im Inneren des Gewebskörpers, im Mesenchym oder Sekretgewebe statt, aber auch unter diesen Umständen ist die Entstehung von ankerförmigen Skelettteilen leicht erklärbar. Wir brauchen nur an das Gesetz der Blasenmechanik zu erinnern, daß da, wo kleine Blasen an größere angrenzen, sich die Zwischenwände und mithin auch die Kanten nach dem Hohlraum der letzteren konvex hervorwölben; im Grunde ist ja auch dasselbe Verhalten von an die freie Oberfläche eines Komplexes angrenzenden Blasen nur ein Spezialfall dieses Gesetzes, da wir die ganze Außenwelt in diesem Falle als einen einzigen Blasenhohlraum von unendlicher Größe betrachten können. Es ist nur das Aneinandergrenzen verschieden großer Blasenelemente nötig, so sind auch im Innern eines Gewebskörpers die Bedingungen zur Bildung von Ankern erfüllt.

Das Gegenstück zu den ankerförmigen sind mistgabelförmige Spicula, bei ihnen sind die Formverhältnisse in entgegengesetztem Sinne entwickelt, die Arme nicht rückwärts gekrümmt, sondern nach vorne resp. oben zusammengebogen; auch solche Bildungen sind bei Spongien und Radiolarien vertreten (Fig. 76 u. 208). Die Bildungsverhältnisse der Mistgabeln, wie wir diese Formen bezeichnen können, sind auch denen der Anker entsprechend entgegengesetzt, sie kommen da zustande, wo eine kleine Blase auf drei großen sitzt (vergl. die Blasenkomplexe, Fig. 152, 155—157). Der lange Arm des Vierstrahlers resp. der Stiel der Gabel wird in der zwischen den Scheidewänden der drei großen Blasen herablaufenden Kante, die drei kurzen Arme resp. die Zinken der Gabel in den drei die kleine Blase umspannenden Kanten angelegt. Gabelformen können sich daher auch nie an der freien Oberfläche eines blasigen Körpers bilden, und wenn bei einem Gerüst die Stacheln gabelförmig enden (Fig. 194), kann man daraus entnehmen, daß jede Gabel unter einer kleinen Vakuole gebildet wurde, daß sich also über den Stachelenden mindestens noch eine Vakuolenlage befand.

Bei Radiolarien (Polycystinen, Phäodarien und Acantharien) kommen häufig Gerüstbalken vor, die nicht gerade, sondern zickzackförmig verlaufen und bei denen außerdem jede äußere Ecke des Zickzackbalkens in einen kurzen Stachel ausläuft (Fig. 211,

212, 213 u. 67). Betrachten wir einen typischen Fall dieser Art bei entsprechender Vergrößerung (Fig. 213), so sehen wir, daß jeder Winkel des Zickzackbalkens zusammen mit den von den beiden angrenzenden Ecken seitlich abgehenden Stacheln resp. Dornen gerade der Hälfte einer hexagonalen Masche entspricht, man kann sich eine solche leicht vervollständigen, wenn man sich die in Betracht kommenden Balkenteile seitlich herumgeklappt denkt; eine mittlere Reihe hexagonaler, nach dem Dreistrahler-typus gebildeter Maschen würde auch resultieren, wenn man zwei Zickzackbalken nebeneinander legen würde. Auch diese Gerüstform stimmt also mit der Blasenmechanik überein, sie wird entstehen, wenn in einem kleinvakuolösen Körper die in gerader Flucht liegenden Kanten in Gemeinschaft mit den seitlich abgehenden Kanten in die Skelettbildung übergehen.

Endlich möchte ich noch der Skelette der Dictyochiden gedenken: als charakteristisches Beispiel möge Figur 209 dienen. Bisher hielt man dieselben allgemein für Skelettelemente von Phäodarien, die im Weichkörper dieser Radiolarien wie Spicula verstreut entstehen. Neuerdings macht uns jedoch A. BORGERT in einer vorläufigen Mitteilung¹⁾ mit wichtigen Untersuchungsergebnissen bekannt, nach denen die Dictyochaformen nicht im Weichkörper der Radiolarien, bei denen sie beobachtet wurden, gebildet werden, sondern in denselben aufgenommene, an ihm festgeklebte Fremdkörper sind. Wir haben in ihnen die Kieselskelette von gewissen Mastigophoren vor uns, für welche BORGERT den Namen der Silicoflagellaten vorschlägt. Das Flagellat sitzt in dem kleinen Gerüst wie in einem Korbe. Für uns sind diese neuen Resultate deshalb wertvoll, weil durch sie die Herrschaft des Vierstrahlertypus für eine weitere Organismengruppe, die Geißelinfusorien oder Mastigophoren, dargethan wird. In den Dictyochagerüsten finden wir den Vierstrahlertypus mit einer für die Aufnahme des Flagellatenkörpers zweckmäßigen, in Anpassung an dessen Gestalt gebildeten, steigbügel- oder körbchenartigen Form vereinigt. Entsprechend der geringen Körpergröße der Flagellaten besteht auch das Gerüst nur aus wenigen Balken und Maschen, ist eine Gitterschale mit Stacheln en miniature, die deutlich nach den Gesetzen der Blasenmechanik gebaut ist. Speziell unsere zur Darstellung gewählte Dictyocha stapedia ent-

1) A. BORGERT, Über den Bau von *Distephanus* (Dictyocha) *speculum* EHRBG. sp. Zoolog. Anz., 1890, S. 227—231.

spricht genau einer Gruppe von 4 Blasen, wie sie in Figur 151 dargestellt ist (vergl. auch Fig. 164 b).

Um viele Gerüstformen richtig verstehen zu können, muß man noch einen Hauptpunkt mit in Rechnung ziehen. Nicht alle Gerüste werden gleich in ihrer definitiven Form abgeschlossen, die Bildung von vielen geht successive vor sich. Im ersteren Falle, wenn also ein Skelett nur einem einzigem Lorikationsmoment seinen Ursprung verdankt, muß es allerdings auch einem Blasenwerk entsprechen, es muß sich mit allen seinen Formen in ein bestimmtes Blasengerüst einzeichnen lassen. Anders liegen jedoch die Dinge, wenn die Skelettbildung successive stattfindet und sich über einen längeren Zeitraum der Lebensgeschichte des Organismus erstreckt. Die einmal abgeschiedenen Skelettpartieen konservieren starr und unveränderlich die Formverhältnisse, welche zur Zeit ihrer Entstehung im Weichkörper vorlagen. Unterdessen entwickelt sich der Organismus weiter, der Stoffwechsel, die Lebensprozesse in ihm dauern stetig fort, und Hand in Hand hiermit geht eine Veränderung der morphologischen Befunde, von Größe und Verteilung der Blasenelemente und Verteilung und qualitativen Eigentümlichkeiten des protoplasmatischen Zwischenmaterials. Die später abgeschiedenen Skelettteile entsprechen anderen Verhältnissen, zeigen die Formen eines anderen Blasengerüsts. Durch mannigfache Kombination und innige Verflechtung von zu verschiedenen Entwicklungsperioden gebildeten und verschiedenen Formcharakter tragenden Skelettteilen können sehr komplizierte und schwer verständliche Gerüste entstehen, hat man sich jedoch erst einigermaßen in die Bildungsmechanik des Vierstrahlertypus hineingedacht, so gelingt es meist, auch ihren Mechanismus zu entziffern, indem man die vorliegenden anatomischen Befunde in ihre einzelnen, zeitlich aufeinander gefolgten Bildungsetappen zerlegt.

Das häufigste und einfachste Beispiel einer successiven Gerüstbildung hatten wir bereits in dem den meisten Rhizopodenschalen eigentümlichen periodischen, ruckweisen Wachstum kennen gelernt (vergl. S. 372—374). Zuweilen ist allerdings auch hier der Bau der aufeinander folgenden Schalenabschnitte gleich (Fig. 107, 138—140), woraus man schließen kann, daß sich auch der Bau des Weichkörpers im Verlaufe der Entwicklung ziemlich gleichgeblieben ist. Meistens ist aber die Dictyose der aufeinander folgenden Schalenteile, der konzentrischen Kugelschalen der Spumellarien und der aneinander gereihten Kammern der

Nassellarien, verschieden (Fig. 103, 108, 109, 126, 131, 136, 137, 141, 146, 224—226). Im allgemeinen kann man eine Zunahme der Größe der Poren (sowohl absolut, als auch relativ im Verhältnis zur Stärke der Gerüstbalken) beobachten, was im Hinblick auf die sekundäre Natur der Vakuolen sehr natürlich erscheint; der primäre Zustand ist der des soliden Protoplasmakörpers, durch Entmischungsvorgänge entstehen die Vakuolen zunächst als kleine Sekrettropfen, die dann erst während des weiteren Verlaufes des Stoffwechsels an Größe zunehmen und den Weichkörper aufblähen; dasselbe ist auch bei der pflanzlichen Histogenese der Fall, bei welcher die kleinen soliden Zellen des Urmeristems in einen Zustand übergehen, in welchem sie durch einen großen, mit wässriger Flüssigkeit, dem sogenannten Zellsaft, gefüllten Vakuolenhohlraum so stark ausgedehnt werden, daß das Protoplasma nur noch als dünner Wandbeleg (Primordialschlauch der Botaniker) die Zellkammer auskleidet; ganz analog ist die Lage der Dinge bei den tierischen Fett- und Blasen zellen (vergl. Fig. 172, 174, 175 u. S. 357—361).

Der gegenseitige Abstand der Gitterplatten der konzentrischen Schalensysteme der Spumellarien wird wie bemerkt durch das radiale Wachstum des Weichkörpers bedingt und geregelt; bevor nach einer Schalenabscheidung die nächste stattfindet, ist die skeletogene Körperschicht ein Stück weiter nach außen gerückt. Es lassen sich aber auch Fälle verzeichnen, wo dies nicht der Fall ist, wo zwei Skelettabscheidungen nacheinander stattfinden, ohne daß die skeletogene Schicht ihre Stellung verändert hat. Wohl aber ist ihr Bau inzwischen ein anderer geworden und zwar sind an die Stelle großer Vakuolen viele kleine getreten, und so werden bei der zweiten Kieselabscheidung die Maschen des primären Gitterwerkes durch Porenplatten oder Netze ausgefüllt, deren Formation dem nunmehrigen Bau des Sarkodekörpers entspricht (Fig. 200). Auch bei Nassellarien kommt es vor, daß die Schalenwand durch solche zweimalige Sekretion von Gerüstsubstanz gebildet wird (Fig. 201, 202). Ein derartiges doppeltes Gitterwerk entspricht zwei in ein und derselben Ebene gebildeten Schalenplatten.

Ist in einer von Vakuolen freien Protoplasmalage eine solide Schale mit glatter Oberfläche gebildet worden, und treten nachträglich, der letzteren dicht aufgelagert, Vakuolen auf, so wird, wenn dann nochmals eine Abscheidung von Skelettsubstanz stattfindet, auf der Schalenoberfläche ein den aufstoßenden Vakuolen-

wänden entsprechendes Netz von erhabenen Leisten entstehen, ein Befund, der bei den Schalen vieler Circoporidaen vorkommt (Fig. 217, 218). Außerdem finden wir bei Cuticulaschalen hier und da eine durch ein Leistennetz bewirkte Felderung; bei Betrachtung der Centralkapsel hatten wir bereits derartiger Befunde gedacht (Fig. 47 u. S. 270), und in bezug auf Thalamophorenschalen (Fig. 240—242) werden wir auf diesen Punkt im nächsten Abschnitt noch näher einzugehen haben, ebenso wie auf analoge Erscheinungen bei Circoporidaenschalen (Fig. 238, 239). Alle diese Befunde sind auf dieselbe Ursache, auf den bildenden Einfluß von der Schalenoberfläche aufgelagerten Vakuolen zurückzuführen.

Die Schalen mit oberflächlichem Leistennetz (Fig. 217, 218) sind wohl zu unterscheiden von den ebenfalls bei Circoporidaen vorkommenden Schalen mit grubchenförmigen Einsenkungen (Fig. 216), die wir schon oben besprochen haben. Bei den letzteren müssen die die Einsenkungen bedingenden Vakuolen schon zur Zeit der Bildung der Schale vorhanden gewesen sein, um Eindrücke in der noch weichen skeletogenen Schicht hervorrufen zu können; treten dagegen Vakuolen erst nachträglich auf der Oberfläche einer harten Schale auf, so können sie auf derselben keine Eindrücke mehr hinterlassen, sie werden sich auf ihr flachdrücken und nur den Grundriß ihres Zwischenwandsystems der Schalenoberfläche als Leistennetz an bilden können, wie es bei den in Rede stehenden Befunden der Fall ist. Ebenso muß man sich vor einer Verwechslung der Schalenformen mit Porengruppen (Fig. 195—199) und derjenigen mit primären und sekundären Poren resp. Maschen (Fig. 200—202) hüten. Die Bildung von Poren zweiter Ordnung ist verwandt mit der Bildung von Leistenreliefs, beides beruht auf sekundärer Anlagerung von Skelettmaterial, in ersterem Falle in tangentialer, in letzterem in radialer Richtung, und daher sind auch die Differentialcharaktere von derselben Art. Bilden in der skeletogenen Schicht miteinander gleichzeitig und vor der Verhärtung anwesende Vakuolen Gruppen, so sind bei dem Skelett die Porengruppen den Vakuolen entsprechend am Rande ausgebogt; die die Poren zweiter Ordnung bedingenden Vakuolen hingegen können in den bereits erhärteten Gerüstbalken der primären Schale keine Einbuchtungen mehr machen, sie stehen in Gruppen zusammen, die von einem einheitlich konturierten Leistenwall, eben der primären Gittermasche, umschlossen werden.

Kommt es bei einer der Schalenoberfläche aufgelagerten Vakuolenschicht nur in den Ecken des von den Zwischenwänden gebildeten Grundrißnetzes zur Abscheidung von Skelettsubstanz, so müssen kleine der Schale aufsitzende Tetraeder mit eingebauchten Flächen entstehen, wie dies Figur 159 c (vergl. auch Fig. 158) veranschaulicht. Wir begegnen dieser Erschei-

nung bei der von MÖBIUS¹⁾ beschriebenen und abgebildeten *Entosolenia aspera* (Fig. 222 u. 222 a). Die kleinen Tetraeder stimmen mit den bei der Anlage der Echinodermenskelette gebildeten Tetraedern (Fig. 86) vollständig überein, beide Bildungen haben ja auch dieselbe Ursache, es sind Verkalkungen der Ecken eines Blasengerüsts. Aus den Tetraedern der *Entosolenia aspera* kann man schließen, daß das die Schale bedeckende Exoplasma bei dieser Thalamophore blasigen Bau besaß, wahrscheinlich, wie Figur 159 c es darstellt, einer Vakuolenlage entsprach.

Dies sind einige augenfällige Beispiele von successiver Gerüstbildung. Dadurch, daß wir die aus der successiven Gerüstbildung sich ergebenden Verhältnisse in Betracht ziehen, gewinnen wir für noch manche Befunde ein Verständnis, die sich mit der Bildungsmechanik eines einheitlichen Blasengerüsts nicht zusammenreimen. Wir wollen hier nur noch der Spicula mit überzähligen Strahlen gedenken, wie sich z. B. unter den Spiculis des Radiolarienkörpers von Figur 94 einige befinden. Wir verstehen dieselben, wenn wir bedenken, daß sich nicht nur das Blasengerüst in der Umgebung eines Spiculums verändern, sondern daß auch das Spiculum selbst sehr leicht seine Position innerhalb des Radiolarienkörpers verändern kann, wo ihm dann bei sekundärer Skelettabscheidung noch Stacheln angebildet werden können, die dem Bauplan des Vakuolenkomplexes in dem es ursprünglich entstand nicht entsprechen.

Endlich ist noch darauf hinzuweisen, daß bei Rhizopodengerüsten, welche sonst dem Vierstrahlertypus folgen, häufig Partien vorhanden sind, welche sich dem Vierstrahlertypus thatsächlich nicht unterordnen lassen und ihrem Wesen nach anderer Bildungsart sind; es sind dies die innerhalb der Pseudopodien und freier Protoplasmastränge entstandenen Skelettteile. Schon oben (S. 362—364) wurde darauf hingewiesen, daß man scharf zu unterscheiden hat zwischen den Protoplasmapartien im Innern eines vakuolisierten Rhizopodenkörpers und den von ihm in das umgebende Medium frei ausstrahlenden Pseudopodien; das in Form eines Gerüsts von Blasenzwischenwänden vorhandene Protoplasma steht zunächst unter dem Einfluß der Blasenspannung, die Sarkode freier Protoplasmastränge folgt dagegen in ihren Formen und Verzweigungen den Kräften der

1) MÖBIUS, Foraminifera von Mauritius.

Oberflächenspannung, die durch das wechselnde und regellose Spiel der chemischen Beziehungen und des Stoffaustausches zwischen Sarkode und äußerem Medium bedingt sind. (Im V. Abschnitt werden wir auf die Physik der Oberflächenspannung noch näher einzugehen haben, hier sei nur auf das zum Verständnis augenblicklich Notwendigste hingewiesen.) Ist die chemische Verwandtschaft auf beiden Seiten eine große und der Stoffaustausch ein reger, so pflegt auch die Oberflächenspannung gering zu sein, und es macht sich die Tendenz geltend, die Berührungsfläche zwischen Protoplasma und Medium zu vergrößern; sind hingegen die chemischen Differenzen beträchtlich und herrscht im beiderseitigen Verkehr große Abgeschlossenheit, so ist im Allgemeinen auch die Oberflächenspannung groß, und der Protoplasmakörper zeigt die Tendenz einer entsprechend geringen Oberflächenentfaltung resp. Neigung zur Abrundung. Da, wo die Verhältnisse eine geringe Oberflächenspannung mit sich bringen, werden sich die Pseudopodien lang und fein ausstrecken und vielfach verästeln, je mehr die Oberflächenspannung zunimmt, desto mehr werden die Pseudopodien ihre Form vereinfachen und sich zurückziehen. Die Gestalt der Pseudopodien steht also unter mehr oder weniger zufälligen, wechselnden Verhältnissen und Umständen und daher folgen auch in ihnen entstandene Gerüstbalken in ihrer Stellung und Form keinen bestimmten morphologischen Regeln (vergl. Fig. 113, 119—125, 226—228).

An lebenden oder gut konservierten Radiolarien kann man zuweilen sehr gut die Beteiligung der Pseudopodien an der Gerüstbildung beobachten, ein Beispiel hierfür möge die in Figur 228 (nach HAECKEL) gegebene Darstellung der oralen Partie einer stephoiden Nassellarie geben. Von dem Ring gehen mannigfach verzweigte Balken aus, die in ihrem Verlaufe verkieselten Pseudopodien entsprechen. Über die Zweigspitzen hinaus setzen sich die Pseudopodien noch eine Strecke weit fort.

Zuweilen erhalten die in freien Protoplasmasträngen gebildeten Balken dadurch eine bestimmte Stellung, daß sie unter dem Einfluß älterer Skelettteile stehen. So ist häufig zwischen je zwei Radialstacheln eines Gerüsts ein skeletogener Sarkodestrang gespannt, so daß durch die Skelettbildung ein regelmäßiges Balkennetz entsteht (Fig. 226). Dasselbe zeigt jedoch von dem Vierstrahlertypus (der bei unserem Beispiele von der inneren Schale treu befolgt wird) gänzlich verschiedene geometrische Verhältnisse.

Endlich ist hier noch der Ringbildungen des Gerüstbaues der Nassellarien (vergl. S. 318—328) zu gedenken. In den Ringbalken haben wir allem Anscheine nach Verkieselungen von Sarkodesträngen zu erblicken, die in enger Anlehnung und unter dem unmittelbaren Einflusse der organischen Centralkapsel diese umzogen.

Hie und da begegnet man bei Polycystinen einer Gerüstform, welche in der Weise gebildet wird, daß ein Spalier von Radialstäben von Gerüstbalken quer durchschossen wird. Es entsteht hierdurch ein Gitterwerk mit viereckigen Maschen (Fig. 129, 224, 225). Über die bei der Bildung eines solchen Gerüstbaues zusammenwirkenden Faktoren haben nähere Untersuchungen noch die nötige Aufklärung zu bringen.

Die praktische Unterscheidung zwischen Gerüstteilen, die in Vakuolenwänden, und solchen, die in freien Pseudopodien gebildet wurden, ist in den einzelnen Fällen oft schwer, da auch die Pseudopodien sich meist dichotomisch verzweigen und so einen dem Drei-strahlertypus analogen Bau erzeugen. Als Beispiele für solche zweifelhafte Fälle mögen die Stacheln und verzweigten Ausläufer der in den Figuren 99—101, 107, 112—116 dargestellten Polycystinengerüste dienen. Eine sichere Entscheidung kann bei derartigen Befunden nur nach Beobachtung des Weichkörpers zur Zeit der Bildung der in Frage kommenden Gerüstteile gegeben werden. —

Wir sind am Ende unserer Betrachtung des Typus der Vierstrahlergerüste angelangt. Wir haben in dem vorstehenden Abschnitt eine vergleichend-morphologische Darstellung und ätiologisch-mechanische Erklärung dieses Gerüstbildungstypus gegeben und glauben das Problem seiner Entstehung in den Grundzügen gelöst zu haben. Im einzelnen ist die Erkenntnis des Gegenstandes natürlich noch vielfach auszubauen, und wir hoffen, daß wir Anregung gegeben haben, in dieser Richtung weiterzuarbeiten.

IV. Abschnitt.

4. Gerüstbildungstypus: Die Mosaikschalen.

An verschiedenen Stellen des weit verzweigten Systems der Rhizopoden begegnen wir einzelnen Formen und Formengruppen, denen Schalen eigen sind, welche sich aus einzelnen, zu einer Mosaikplatte zusammengefügt Bausteinen (Plättchen, Schuppen, Stäbchen etc.) zusammensetzen. Wir vereinigen dieselben zu einem Gerüstbildungstypus der Mosaikschalen, bemerken aber gleich im voraus, daß wir dies zunächst nur zum Zwecke einer vorläufigen Zusammenfassung ähnlicher Bildungen thun. Wir können die Mosaikschalen noch nicht in befriedigender Weise auf mechanische Ursachen zurückführen, hierzu liegt unsere Kenntniss der tatsächlichen Befunde noch zu sehr im Argen. Eine ungefähre Vorstellung von ihrer Bildungsmechanik können wir uns aber hie und da immerhin schon jetzt machen und zunächst so viel als sicher annehmen, daß wir in den Mosaikschalen überhaupt nicht einen kausal-einheitlichen Gerüstbildungstypus vor uns haben, sondern auf verschiedenartige Bildungsursachen zurückzuführende, nur äußerlich ähnliche Befunde.

Wir gliedern unsere Behandlung des Gegenstandes in 2 Teile; zuerst geben wir eine kurze Darstellung des vorhandenen Beobachtungsmaterials und versuchen dann von diesem, soweit es geht, auf die zu Grunde liegenden Bildungsursachen zu schließen.

I. Darstellung der Befunde.

Aus Plättchen zusammengesetzte Mosaikschalen finden sich in ziemlicher Verbreitung zunächst bei monothalamen Süßwasser-rhizopoden, als hauptsächlichste typische Beispiele sind die Geschlechter *Quadrula* (Fig. 229), *Euglypha* (Fig. 230), *Trinema* und *Cyphoderia* zu nennen. In chemischer Hinsicht scheinen die Plättchen mit der bei den übrigen Süßwasserrhizopoden herrschenden Cuticulaschale übereinzustimmen und aus chitinig-horniger Sub-

stanz zu bestehen; in einzelnen Fällen will man auch Verkieselung beobachtet haben. Die Form der Plättchen ist verschieden und für die einzelnen Formen charakteristisch, sie können rundliche und polygonale Umrisse in verschiedener Ausführung besitzen, hie und da kommen auch Randverzierungen, Zähnelungen u. dgl. vor oder es sind an bestimmte Stellen der Schale postierte Plättchen in spezifischer Weise durch Stacheln, Hörner u. dgl. ausgezeichnet. In bezug auf derartige Oberflächenverzierungen und Strukturverhältnisse stimmen die Mosaikschalen jedoch im allgemeinen mit den chitinigen Cuticulaschalen der umliegenden Verwandtschaft darin überein, daß sie sich ziemlich ärmlich und indifferent verhalten. Die Anordnung der Plättchen zum Schalenmosaik ist verschieden und für die einzelnen Formen charakteristisch; nur selten ist sie regellos, meist lassen sich Längs- und Querreihen oder Spiralen deutlich unterscheiden.

Der Aufbau der Schale verläuft, wie es scheint, bei den Mosaikschalen der Süßwasserrhizopoden übereinstimmend. Verfolgen wir den Entwicklungsgang bei *Euglypha alveolata* (Fig. 230), wo er durch genaue Beobachtungen in allen seinen Einzelheiten bekannt geworden ist¹⁾. *Euglypha* vermehrt sich, wie die meisten monothalamen Süßwasserrhizopoden, durch Teilung. Die Plättchen für das Tochterindividuum werden schon innerhalb des Mutterorganismus gebildet, und zwar am Grunde der Schale in der Umgebung des Kerns (Fig. 230 a). Beginnt der Teilungsvorgang, so quillt der Sarkodekörper zur Hälfte aus der Mündungsöffnung der Schale heraus und nimmt hier die gleiche Gestalt und Größe wie der Mutterorganismus an. Zugleich strömen die „Reserveplättchen“ aus dem Grunde der Mutterschale durch die Mündungsöffnung hindurch in den jugendlichen Tochterkörper über und fügen sich an dessen Oberfläche zur neuen Schale zusammen (Fig. 230 b u. c). Nachdem auch die Bestandteile des Weichkörpers, die beiden Kerne und die Protoplasmaschichten, beiderseitig gleichmäßig verteilt sind, findet die Trennung beider Individuen statt, jedes sendet Pseudopodien aus und kriecht selbständig umher. In der gleichen Weise wurde der Vorgang für *Quadrula* nachgewiesen.

1) Vergl. A. GRUBER, Über den Wert der Spezialisierung für die Erforschung und Auffassung der Natur. Berichte der Naturforschenden Gesellschaft zu Freiburg i. B., Bd. IV, Heft 4. — Hier findet sich auch ein Verzeichnis der wichtigsten Litteratur über *Euglypha*.

Auffallend ist seine Ähnlichkeit mit der Teilung und Schalenbildung bei sandschaligen Monothalamen, wie *Diffugia* (vergl. S. 241—242 u. Fig. 33 a—c). Hier wie dort sind die Bausteine der zu bildenden Schale schon im Körper des Mutterorganismus vorhanden, in beiden Fällen treten sie mit der einen Hälfte des Weichkörpers aus der Mündungsöffnung heraus, und indem sie sich an der Oberfläche des jugendlichen Tochterindividuums aneinanderlagern, bilden sie in gleicher Weise die neue Schale. Der einzige und allerdings wesentliche Unterschied ist nur der, daß die Bausteine der Sandschale von außen aufgenommene Fremdkörper, die der Mosaikschale hingegen im Organismus selbst gebildete Hartteile sind.

Bei aufmerksamer Beobachtung und konsequentem Durchdenken der Vorgänge, welche sich bei der soeben geschilderten Bildung der Mosaikschale abspielen, stoßen wir auf eine bedenkliche Schwierigkeit, welche sich dem Verständnis der eben geschilderten Schalenbildung entgegenstellt. — Zunächst erscheint es schon wunderbar, daß im Mutterorganismus genau so viel Plättchen gebildet werden, als zur Bildung einer neuen Schale notwendig sind; die Summe der Oberflächen der Plättchen muß der Oberfläche der Protistenform, in der sie gebildet werden, gleich sein. Diese Harmonie läßt sich jedoch immerhin noch begreifen, wenn man eine Korrelation zwischen der Größe des Protists und der Menge des abgeschiedenen Schalenmaterials annimmt. Ist die Dicke der Plättchen konstant, so muß der gleichen Materialmenge auch die gleiche Oberfläche entsprechen. Man muß jedoch bei dem in Rede stehenden Schalenbau nicht nur eine strenge Regelung und Harmonie in quantitativer, sondern auch in qualitativer Beziehung fordern, wenn die Berichte der Autoren genau der Wahrheit entsprechen sollen. Bei einer Mosaikschale — das deutlichste Beispiel ist wegen ihrer großen, einfach gestalteten viereckigen Platten die Schale von *Quadrula* (Fig. 229) — ist die Krümmung der Oberfläche an jeder Stelle etwas anders, und infolgedessen müssen auch die Plättchen verschieden, ihrer Stellung entsprechend, gekrümmt sein. Außerdem ist es zum lückenlosen Aneinanderschließen der Platten erforderlich, daß bei jeder einzelnen die absolute und relative Länge der Kanten und die durch sie gebildeten Winkel, kurz, daß Größe und Gestalt der Platten eine entsprechend verschiedene ist. Noch ausgeprägter werden die Unterschiede, wenn an bestimmten Stellen der Schale Platten durch besondere Differenzierungen ausgezeichnet werden, wohin die Zähnelung des Mündungsrandes (Fig. 230) und regelmäßig gestellte Stacheln und Hörner am apikalen Pole der Schale gehören. Zur Erzielung

eines einheitlichen Schalenbaues ist es eben notwendig, daß jeder Baustein ein seiner Stellung entsprechendes spezifisches Gepräge besitzt. Zwischen 2 Möglichkeiten bleibt uns in diesem Falle nur die Wahl; entweder es werden durch einen unerklärten und für mich wenigstens auch unbegreiflichen, jedenfalls eine außerordentliche Komplikation voraussetzenden Mechanismus die einzelnen Plättchen in ihrer spezifischen Gestalt und Ausführung innerhalb des Weichkörpers gebildet, um dann im gegebenen Moment durch besondere Leitungsbahnen jedes an seinen bestimmten Platz im neuen Schalenbau gebracht zu werden; oder die Plättchen werden alle gleich und zunächst nur in ihren ungefähren Umrissen angelegt und erst, nachdem sie sich zum Schalenbau gruppiert haben, definitiv ausgestaltet. Die Wahl ist unter diesen Umständen nicht schwer, und wir zögern nicht, uns zu Gunsten der zweiten Annahme zu entscheiden. Jedenfalls ist aber eine genaue Untersuchung geeigneter Objekte unter besonderer Beachtung der angegebenen Gesichtspunkte zur definitiven Aufklärung des Gegenstandes erwünscht, und besonders um hierzu anzuregen, haben wir auf diesen dunkeln Punkt aufmerksam gemacht. —

An die aus Plättchen zusammengesetzten Schalen der Süßwasserrhizopoden schließen sich Befunde an, die in der ebenfalls dem Süßwasser angehörigen Formengruppe der Diffugien auftreten. Das typische Beispiel hierfür ist die in Figur 231 dargestellte *Diffugia spiralis*, deren Gehäuse sich aus zahlreichen eng aneinandergelagerten und teilweise miteinander verflochtenen cylindrischen, etwas gekrümmten Stäbchen zusammensetzt. Dieselben bestehen ebenfalls aus organischer Stützsubstanz. — Denselben Schalenbau wie dieser primitive Süßwasserrhizopode besitzt auch eine hoch entwickelte polythalamie marine Thalamophore, die in Figur 232 dargestellte *Carterina spiculotesta*. Figur 232 a giebt eine Schalenpartie dieser Form bei stärkerer Vergrößerung wieder. Die Bausteine der Schale sind hier weberschiffchen- oder wetzsteinförmige Körper von verschiedener Größe. Die Größe derselben nimmt im großen und ganzen mit dem Wachstum der Schale, d. h. mit dem Alter des Protists zu; Schalen von jungen Individuen und von älteren Schalen die Anfangskammern setzen sich aus kleineren Körpern zusammen, während bei den größeren jüngeren Kammern älterer Individuen auch größere Schalenpartikel vorherrschen. —

Unter den Helizoen finden sich verschiedene Beispiele von Mosaikschalen von verschiedenen Bauarten und verschiedener Form

ihrer Bausteine. So besitzt *Pinacocystis rubicunda* (Fig. 233) eine aus kleinen Plättchen zusammengesetzte Schale; das Gleiche gilt für *Pinaciophora fluviatilis*, bei welcher jedoch die Plättchen andere, etwa spindelförmige Gestalt besitzen, mit ihren Umrissen sehr exakt ineinandergreifen und von zahlreichen Poren durchbohrt sind (Fig. 234). *Pompholyxophrys exigua* wird von einer mehrschichtigen Hülle kleiner, aneinandergelagerter Kügelchen umgeben. Bei allen Heliozoen bestehen die Bausteine der Mosaikschalen aus Kiesel. —

Endlich sind Mosaikschalen noch die charakteristische Eigentümlichkeit der Acanthariengruppe der Sphärocapsiden¹⁾. Während bei allen übrigen mit einer Schale versehenen Acantharien diese durch Verwachsung von den Radialstacheln des Achsengerüsts ausgewachsener Seitenzweige, also von den Stacheln aus gebildet wird, entsteht die Schale der Sphärocapsiden ganz unabhängig von den Stacheln des Achsengerüsts, die nach HAECKEL bei *Cenocapsa* sogar völlig rückgebildet sind (Fig. 236), so daß hier nur noch die 20 nach dem MÜLLER'schen Gesetz gestellten Porenöffnungen, die bei den verwandten Geschlechtern den Stacheln zum Durchtritt dienen, für die Acanthariennatur zeugen. Die Plättchen der Sphärocapsidenschalen (Fig. 235—239) besitzen polygonalen bis rundlichen Umriß und jedes wird von einer Pore durchbohrt. Sie bestehen aus derselben Substanz, wie das Achsengerüst, also aus dem chitinig-hornigen Akanthin und werden von einem Cement derselben Natur miteinander zur Schalenwand verkittet. Häufig sind die Ränder der Plättchen erhöht, so daß die Grenzen zwischen den Plättchen als ein erhabenes Netz von Leisten erscheinen, welche die Poren umziehen (Fig. 238 u. 239).

II. Erklärungsversuch.

Die Mosaikschalen der Süßwasserrhizopoden, *Quadrula*, *Euglypha* (Fig. 229, 230), *Trinema* *Cyphoderia*, denen sich noch die von *Diffugia* und *Carterina* (Fig. 231 u. 232) anschließen, scheinen ihrem Wesen nach eine Gruppe verwandtschaftlicher Bildungen für sich zu bilden. Wir hatten gesehen, daß die Schalenplättchen der Ersteren im Inneren des Weichkörpers gebildet und dann erst nach außen geschafft und peripher zur Schale zusammengelagert werden; eine gleiche Entstehungsweise glauben wir auch für die

1) Vergl. HAECKEL, Challenger-Report, Seite 795/6.

Stäbchenschalen von *Diffugia* und *Carterina* als wahrscheinlich annehmen zu dürfen. Auch auf die Aehulichkeit dieser Schalenbildung mit der Bildung der Sandschalen, besonders der *Diffugien*, hatten wir schon aufmerksam gemacht. Die Bildung von Sandschalen hatten wir auf die physiologische Funktion der Nahrungsaufnahme zurückgeführt und auf Amöben, wie *Pelomyxa*, die ständig oder doch sehr häufig Sandkörnchen in ihrem Weichkörper umhertragen (Fig. 32), als auf den Uebergang vermittelnde Erscheinungen hingewiesen (S. 240—242). Merkwürdigerweise dieselbe *Pelomyxa* giebt uns nun auch zum Verständnis der angeführten Mosaikschalen einen wertvollen Fingerzeig. Untersucht man ihr Protoplasma nämlich etwas genauer, so findet man demselben zahlreiche kleine Stäbchen aus organischer Substanz verstreut eingelagert (Fig. 243 a). Zuweilen treten diese Stäbchen auch in nähere Beziehung zu eigentümlichen, glänzenden, tropfenartigen Gebilden, den ihrer Natur und Bedeutung nach noch unbekanntem „Glanzkörpern“ GREEF's, welche ebenfalls einen dem Sarkodekörper der *Pelomyxa* eigenartigen Bestandteil repräsentieren¹⁾, indem sie dadurch, daß sie sich in großer Anzahl der Oberfläche der Glanzkörper dicht anlagern, um diese eine Hülle bilden (Fig. 243 b). Die Stäbchen der *Pelomyxa* sind vermutlich Bildungen derselben Art, wie die Stäbchen und Plättchen der Mosaikschalen. Die Fähigkeit, organische, dem Chitin ähnliche Stützsubstanz abzuscheiden, haben wir als eine allgemeine Eigenschaft des Rhizopodenkörpers kennen gelernt, die sich den Verhältnissen und Umständen entsprechend verschieden äußert. Bei den Thalamophoren wurde diese Stützsubstanz in Form einer kontinuierlichen Membran abgeschieden, bei den Heliozoen und Akantharien in Form radialer Stäbe, bei vereinzelt Rhizopoden wird nun die Sekretion ohne bestimmte topographische Regelung stattfinden und so zur Bildung von dem Protoplasma regellos eingestreuten Stäbchen führen, ein Fall, den wir bei *Pelomyxa* realisiert finden. Von hier aus ist dann nur ein Schritt zur peripheren Ablagerung und Verwendung der Sekretkörper zur Bildung einer Hülle oder Schale. Im Anschluß an ein mit solchen Sekretkörpern durchsetztes Protoplasma kann sich der Bau der Mosaikschale ebenso leicht und natürlich entwickeln, wie von dem mit gefressenen Fremdkörpern angefüllten Sarkodekörper aus der Bau der Sandschale. Auffallend bleibt nur das isolierte Auftreten der Mosaik-

1) Vergl. BÜTSCHLI, Protozoa, S. 105.

schalen; *Quadrula*, *Euglypha*, *Trinema*, *Cyphoderia* stehen unvermittelt zwischen den Rhizopoden mit Cuticulaschale ihrer nächsten Verwandtschaft, ebenso unvermittelt findet sich zwischen den sand-schaligen Formen des Diffflugientypus die *Diffugia spiralis*, welche ihr Gehäuse aus selbstgebildeten Stäbchen zusammensetzt und in noch höherem Grade gilt dies von *Carterina*, die als fremdartige Erscheinung zwischen den hochentwickelten sand- und kalkschaligen Thalamophoren dasteht. Wir stehen hier abermals vor einem dunklen Punkt auf dem Gebiete der Mosaikschalen, der erst dann aufgeklärt werden wird, wenn wir das Wesen der den Mosaikbau der Rhizopodenschalen bedingenden Ursachen erkannt haben werden.

BÜTSCHLI versucht die Mosaikschalen der Süßwasserrhizopoden in nähere genetische Beziehung zu den mit Reliefstrukturen der Oberfläche versehenen Cuticulaschalen zu bringen; er sagt ¹⁾: „Die ersten Andeutungen solcher feineren Strukturen an chitinösen Schalen treten uns entweder als eine Bedeckung der äußeren Schalenoberfläche mit feinen Höckerchen entgegen (*Pyxidicula* EHRBG.) oder als eine zarte Strichelung der Schalenoberfläche (*Plectophrys* ENTZ) oder auch als eine feine retikuläre oder areoläre Zeichnung der Außenseite (so *Pseudochlamys*, einige sogen. Diffflugien, *triangulata* LANG. und *carinata* ARCH.). Von diesen feinen Strukturverhältnissen, welche, wie es scheint, auf die Schalenoberfläche beschränkt sind, leiten sich jedoch wohl die Einrichtungen einer Reihe weiterer Formen ab, bei welchen die Schale aus feinen Plättchen aufgebaut ist, die wohl den durch die erwähnten retikulären Zeichnungen umschriebenen Feldchen entsprechen dürften.“ Uns erscheint diese Auffassung für die Mosaikschalen der Süßwasserrhizopoden und *Carterina* nicht zulässig und zwar wegen des eigenartigen Bildungsvorganges derselben. Daß die Bausteine derselben ursprünglich im Inneren des Sarkodekörpers angelegt und dann erst nach außen gebracht und zur Schale zusammengesetzt werden, scheint uns zu deutlich für die prinzipielle Eigenartigkeit und unsere Ableitung dieser Mosaikschalen zu sprechen, ebenso wie gegen etwaige Beziehungen derselben zu Cuticulaschalen. Die Bildung einer kontinuierlichen Schale in den peripheren Schichten ist zu verschieden von der Bildung einzelner Bausteine im Inneren des Weichkörpers, als daß der Übergang der ersteren Bildungsart in die letztere durch einfachen Zerfall der Schale einleuchten könnte.

1) BÜTSCHLI, Protozoa, S. 19.

Wenn wir also hiermit der Annahme eines Zusammenhanges zwischen der Schalenfelderung und dem Mosaikbau der in Rede stehenden Thalamophoren nicht das Wort reden, so scheint uns eine derartige Vergleichung bei den Mosaikschalen der Sphärocapsiden schon eher anwendbar. Wie wir oben erwähnten, sind die Schalenplättchen der Sphärocapsiden häufig konkav, so daß ihre zusammenstoßenden Ränder ein erhabenes Leistenwerk bilden, welches die die Plättchen in der Mitte durchsetzenden Poren umzieht. Dieses Leistenwerk nun folgt den Gesetzen der Blasenmechanik (Fig. 238 u. 239), und auch da, wo die Plättchen flach sind, läßt sich im großen und ganzen das Gleiche an den Grenzen derselben beobachten (Fig. 236). Diese Befunde berechtigen uns zu der Annahme, daß die Schalen der Sphärocapsiden unter dem formenden Einfluß der Blasenspannung entstehen, wie die verschiedenartigen im vorhergehenden Abschnitte besprochenen Fälle. Sie werden im Protoplasma unterhalb einer Vakuolenschicht secerniert werden, jedes Plättchen entspricht der unteren Wand einer Vakuole. Die morphologische Verwandtschaft des Mosaikbaues der Sphärocapsidenschalen mit dem der gleichen Ursache der Blasenspannung den Ursprung verdankenden Oberflächenrelief bei Cuticulaschalen geht aus der Betrachtung prägnanter Fälle der letzteren Art klar hervor. Besonders schön sind Reliefstrukturen in der Thalamophorengruppe der Lagenen entwickelt. So zeigt Figur 240 eine Form, bei welcher nur an der aboralen Hälfte der Schale eine Vakuolenschicht des extrakortikalen Protoplasmas ihren Abdruck hinterlassen hat, bei Figur 241 ist die ganze Schalenoberfläche in, den Grundflächen auflagernder, dichtgedrängter Vakuolen entsprechende, Felder eingeteilt und Figur 242 macht schon ganz den Eindruck einer Mosaikschale. Der Unterschied zwischen einer solchen Thalamophorenschale mit oberflächlicher Felderung und einer Sphärocapsidenschale besteht nur darin, daß im ersteren Falle die Kontinuität der Schale noch gewahrt bleibt, während im letzteren Falle jede Vakuole an ihrem Grunde einen isolierten Baustein abscheidet.

Die Struktur der Sphärocapsidenschale drängt uns jedoch noch eine andere Erwägung auf. — Jedes Plättchen wird in der Mitte von einer Pore durchbohrt, welche jedenfalls einem durchtretenden Pseudopodium entspricht. Einen ähnlichen Befund hatten wir früher schon bei Thalamophorenschalen kennen gelernt, dort kam es vor, daß die Kalkschale in prismatische Stücke zerfiel, von denen jedes in der Mitte von einem Porenkanal durch-

setzt wird (vergl. Fig. 22 u. S. 228). Wir hatten diesen Befund dadurch erklärt, daß wir annahmen, daß die Basen der zahlreichen vom Rhizopodenkörper ausstrahlenden Pseudopodien als ebensoviele separate Schalenmaterial abscheidende Centra auftreten, jedes prismatische Schalenstück ist das Werk eines, seiner centralen Pore entsprechenden Pseudopodiums. Es erscheint uns sehr wahrscheinlich, daß dieser Faktor auch bei der Bildung der Sphärocapsidenschale eine Rolle spielt und in Gemeinschaft mit dem Einfluß der Vakuolen deren charakteristischen Bau bedingt; bald wird der eine, bald der andere Bildungsfaktor mehr in den Vordergrund treten. Ein kombiniertes Auftreten der beiden Faktoren zu Grunde liegenden Bedingungen erweist sich bei eingehender Erwägung wahrscheinlicher, als es auf den ersten Blick erscheint und ganz plausibel, denn daß in einem Sarkodestrang resp. Pseudopodium an dessen basalem Ende eine Vakuole auftritt, ist sehr leicht möglich. Der Sarkodestrang wird dann an dieser Stelle zur Vakuole resp. deren Wand aufgebläht; am proximalen Pole tritt die Sarkodeströmung an die Vakuole heran, umspült dieselbe als Wandbeleg, um sich am distalen Pole wieder zu sammeln und als solider Strang seinen Weg fortzusetzen. Findet an den unteren proximalen Teilen solcher Pseudopodienvakuolen Skelettbildung statt, so entstehen Plättchen, wie sie die Sphärocapsidenschalen zusammensetzen (Fig. 238 u. 239), die jedes Plättchen in der Mitte und am Grunde durchsetzende Pore bezeichnet die Stelle, wo der Sarkodestrom, der sich hier den Weg offen hält, in die Vakuolenwand eintritt. So etwa wird man sich die Entstehung der Mosaikschalen der Acanthariengruppe der Sphärocapsiden zu denken haben, eine sorgfältige Untersuchung des lebenden Weichkörpers bleibt natürlich auch hier dringend erwünscht.

Die endlich bei einer Reihe von Heliozoenformen vertretenen, aus Kieselkörpern verschiedener Form gebildeten Mosaikhüllen schließen sich den Spiculumhüllen der übrigen Heliozoen an. Kleine, bei verschiedenen Heliozoen vertretene Dreistrahler, Vierstrahler und Stabnadeln führen allmählich zu den Stäbchen, Plättchen und Kügelchen der Mosaikhüllen hinüber (Fig. 233) und wenn auch hie und da etwas eigenartigere Kieselemente eine Mosaikhülle zusammensetzen (Fig. 234), so werden sie auf etwas modifizierte Verhältnisse des Sarkodekörpers zurückführbar sein. —

Wir sind also zu dem Resultate gekommen, daß nicht sämtliche Mosaikschalen einen einheitlichen, durch dieselben Bildungs-

verhältnisse bedingten Gerüstbildungstypus bilden, sondern daß man die hierher gehörigen ähnlichen Erscheinungen zur Anbahnung eines kausalen Verständnisses in Gruppen sondern muß. Einen eigenartigen Gerüstbildungstypus scheinen allerdings, besonders im Hinblick auf ihre Entstehung, die bei Thalamophoren (Quadrula, Euglypha, Trinema, Cyphoderia, Diffugia, Carterina) vorkommenden Mosaikschalen zu bilden, während sich diejenigen der Acantharien (Sphärocapsiden) und Heliozoen in verschiedener Weise an die Vierstrahlergerüste anschließen.

V. Abschnitt.

Überblick über das Problem der Gerüstbildung in seiner Gesamtheit.

In den vorhergehenden 4 Abschnitten haben wir ebenso viele Gerüstbildungstypen konstatiert, ihrem Wesen nach geschildert und, wie wir hoffen und glauben, auch in mehr oder weniger vollständiger Weise erklärt. Sehen wir nun zu, welche Stelle diese Gerüstbildungstypen im Gesamtproblem der Gerüstbildung einnehmen. Dadurch, daß wir dieses in seinen Grundzügen übersichtlich darstellen, werden wir übersehen, welche Punkte wir erklärt haben und welche Fragen noch ihrer Lösung harren. Nachdem wir das Gebäude des Gesamtproblems klar durchschaut haben, werden wir die Lücken, welche noch auszufüllen sind, besser erkennen und hieraus die Gesichtspunkte entnehmen können, nach denen weiter- und einer vollständigen Lösung entgegen gearbeitet werden muß.

Ein Vergleich aus der menschlichen Industrie wird uns das Verständnis des biologischen Prozesses erleichtern. — Bei der Herstellung menschlicher Bauten können wir 3 verschiedene Handlungen unterscheiden, die zur Vollendung des Werkes aufeinander folgen müssen und durch die die gleiche Zahl von Charakteren des fertigen Bauwerkes bedingt werden.

Erstens handelt es sich darum, das Baumaterial zu beschaffen und zuzubereiten. — Zuweilen ist die Zubereitung schon von der Natur besorgt und der Mensch braucht das fertige

Material nur den Naturobjekten zu entnehmen: hierher gehört das Holz und die verschiedenen Felsarten; oft bedarf es jedoch zur Herstellung desselben erst mehr oder weniger umständlicher Manipulationen: die Metalle müssen aus ihren Erzen gewonnen, der Kalk muß gereinigt, gebrannt und dann wieder mit Wasser versetzt, der Lehm muß gehörig zubereitet und mit Stroh u. dgl. untermischt und das Material zu den Backsteinen muß aus verschiedenen erdigen Bestandteilen zusammengemengt und dann gebrannt werden.

Zweitens handelt es sich darum, das Material zu Bausteinen von der gehörigen Form zu verarbeiten: man stellt Steine von verschiedener Form her, hölzerne Balken und Bretter und eiserne Stäbe, Platten, hohle Säulen und I-Träger.

Drittens endlich müssen diese Bausteine zum einheitlichen Gebäude zusammengefügt werden. Den verschiedenen Zwecken entsprechen verschiedene Bauarten: eine massive Festung ist sehr verschieden von einem luftigen Pavillon, ein zum Himmel anstrebender Dom ist anders gebaut wie ein den Bedürfnissen des täglichen Lebens dienendes Wohnhaus und einem einen Berg durchbohrenden Tunnel liegt eine andere Konstruktion zu Grunde, wie einer einen Fluß überspannenden Hängebrücke; außerdem unterscheidet man den ästhetischen Geschmacksrichtungen der verschiedenen geschichtlichen Epochen entsprechende Baustile: für den Kenner ist es ein Leichtes, den gotischen Stil vom romanischen und ein Gebäude der Rococozeit von einem solchen der Renaissance zu unterscheiden. —

Ganz entsprechend liegen die Verhältnisse auch bei den Bauten der Organismen, auch bei der Gerüstbildung dieser kann man 3 Kategorien von Bildungsvorgängen unterscheiden, die sich gegenseitig in die Hände arbeiten. Nur durch das gemeinschaftliche Zusammenwirken derselben wird die Entstehung der mannigfachen Schalen und Skelette ermöglicht und unser Verständnis des Gesamtprozesses der Gerüstbildung wird wesentlich erleichtert und sein Problem klarer erfaßt und übersichtlicher gestaltet, wenn wir ihn in diese 3 Bildungssphären zerlegen. —

Zunächst müssen auch die Organismen das zu ihren Bauten notwendige Material gewinnen und je nach den Umständen mehr oder weniger direkt oder indirekt ihrer Umgebung entnehmen und verwenden. Die auf Rechnung der hierher gehörigen Bildungsfaktoren zu setzenden und durch sie zu erklärenden Eigenschaften der Gerüste sind die chemische Be-

schaffenheit der Gerüstsubstanz und deren feinere innere Struktur. Die einfachste und roheste Methode, der wir bei den sandschaligen Thalamophoren begegneten, ist die Aufnahme und direkte Verwendung von Fremdkörpern, Sandkörnern u. dgl. zum Schalenbau. Die Sandschalen lassen sich sehr gut mit den sogenannten Cycloppenmauern der griechischen Urzeit oder ähnlichen prähistorischen Hünenbauten vergleichen. Hier wie dort werden rohe, unbehauene, unmittelbar der Umgebung entnommene Bausteine zum Bau zusammengefügt, der infolgedessen naturgemäß nur roh ausfallen und eine primitive und unvollkommene morphologische Ausbildung und Architektonik erhalten kann. Außerdem haben noch die genannten Bauten der Menschen und Thalamophoren das hohe Alter gemein; ebenso wie die Cycloppenmauern und Hünenbauten der Urzeit den Anfang der Baukunst bezeichnen, enthalten nach der oben (vergl. S. 249—252) ausführlich erörterten Auffassung von NEUMAYR die Sandschalen die primitivsten Typen der Thalamophorenschalen, treten in den ältesten geologischen Perioden in überwiegender Menge auf und dienen den höher entwickelten und jüngeren Kalkschalen als Vorläufer. Umständlicher ist ohne Zweifel der Bildungsprozeß der vom Organismus selbst secernierten Gerüstmassen, wie Kalk, Kiesel und der organischen chitinigen und hornigen Massen, die erst als Endprodukt der verwickelten chemisch-physikalischen Prozesse, welche sich in dem Laboratorium des lebenden Protoplasmas abspielen, hervorgehen. Die Theorie STEINMANN'S (vergl. S. 224—227) über die Kalkabscheidung und die Untersuchungen v. EBNER'S (vergl. S. 338—342) über den feineren Bau der Kalkschwammnadeln und Echinodermenskelette sind die ersten nennenswerten Versuche, über den Chemismus und Mechanismus dieser bisher noch dunkelen Prozesse einiges Licht zu verbreiten. —

Die zweite Etappe der Gerüstbildung, welche der Formung der einzelnen Bausteine und deren Zusammenfügung zu den Teilen des Skelettes etwa entspricht, ist speziell das Gebiet, welches wir in den vorstehenden 4 Abschnitten dieser Arbeit ausführlich behandelt haben. Wir unterscheiden 4 Typen der Gerüstbildung, 4 verschiedene Methoden, nach denen die Skelette in ihren einzelnen Teilen aufgebaut werden.

Die Typen der Cuticulaschale und des Achsengerüsts zeigen nähere Verwandtschaft miteinander und vereinigen sich, von höherem Standpunkt aus betrachtet, zu einem Typus höherer Ord-

nung. Beiden liegt die Fähigkeit des Rhizopodenkörpers zu Grunde, chitinig-hornige Stützsubstanz abzuscheiden und diese Abscheidung durch funktionelle Anpassung unter der trophischen Reizwirkung topographisch zu regeln. Die Verschiedenheiten der beiden Schwestertypen, welche sich in der Entwicklung einer tangentialen Stützmembran bei der Cuticulaschale und radialer Stützstäbe beim Achsengerüste ausprechen, entsprechen den Verschiedenheiten des Körperbaues zweier großer Rhizopodengruppen, die es bewirken, daß sich der im Prinzip gleiche Bildungsvorgang in zwei verschiedenen Art und Weisen äußert, die den Bauverhältnissen der Weichkörper, in denen sie auftreten, Rechnung tragen. Wir haben die beiden Typen der Cuticulaschale und des Achsengerüsts durch das ROUX'sche Prinzip der funktionellen Anpassung zu erklären versucht, dasselbe hat sich uns hier als brauchbar und fruchtbar erwiesen dadurch, daß es uns für die Betrachtung der Befunde auf einen höheren allgemeinen Standpunkt erhob, eine im strengen Sinne mechanisch-ätiologische Erklärung kann es jedoch immer noch nicht leisten. Ob unsere Deutung der Wahrheit entspricht, erscheint uns selber sehr problematisch, wir wollen nur wünschen, daß unsere Betrachtungsweise zum weiteren Forschen und Nachdenken über das Problem anregen möge.

Eine rein mechanische Erklärung waren wir dagegen imstande für den Vierstrahlertypus zu geben. Wir hatten erkannt, daß der Vierstrahlertypus den organisierten Körpern und mithin auch den in denselben entstehenden Gerüsten durch die Kräfte der Blasenspannung aufgeprägt wird und die beobachteten morphologischen Befunde der Gerüste im einzelnen auf die sich aus den Gesetzen der Flüssigkeitsmechanik ergebenden Regeln zurückgeführt.

Für einen Teil der Mosaikschalen konnten wir ebenfalls die Blasenspannung als formende Ursache nachweisen, der Rest schien hingegen einen eigenartigen Gerüstbildungstypus für sich zu bilden, in bezug auf dessen Erklärung wir jedoch nur erst Andeutungen und Fingerzeige geben konnten.

Auch bei den Phäodariengerüsten konnten wir zahlreiche Formverhältnisse auf die überall ihren Einfluß geltend machende Blasenspannung zurückführen, viele Befunde mußten wir aber bei ihnen auch vorläufig noch unerklärt lassen. Die Phäodarien besitzen weit mannigfaltigere und zum Teil auch kompliziertere Gerüste, wie die übrigen Radiolariengruppen, und wir können

unsere Ansicht über dieselben vorläufig nur dahin aussprechen, daß höchst wahrscheinlich auch die meisten bis jetzt noch unerklärten Formverhältnisse durch die Kräfte und Gesetze der Flüssigkeitsmechanik bedingt sein werden. Bei den Phäodarien werden nur die Verhältnisse der letzteren verwickelter liegen, die Differenz und der Stoffaustausch zwischen den verschiedenen Partien des Sarkodekörpers und zwischen diesem und dem umgebenden Medium wird stärker und reger sein und Schichtenbildung, Diffusionsströmungen, Entmischungsvorgänge, Tropfenausscheidung und Blasenbildung, lokale und totale Schwankungen der Oberflächenspannung etc. etc. werden in der mannigfaltigsten Weise ineinandergreifen. Es kommt hierdurch für das Gerüst ein Komplex von Bildungsfaktoren zustande, der komplizierter ist und tiefer in die inneren Lebensprozesse eingreift, wie bei den Polycystinen, wo die Verhältnisse einfacher und klarer und mehr an der Oberfläche des Komplexes von Prozessen, den wir mit dem Namen des Lebens bezeichnen, liegen. Gerade die Phäodariengerüste bilden daher noch ein sehr lohnendes und zum weiteren Vordringen anreizendes Arbeitsgebiet, eine ganze Anzahl der sich bei ihnen bietenden Formverhältnisse konnten wir bereits den durch Blasenspannung erklärten Bildungen anreihen und wir zweifeln nicht daran, daß durch ernsthafte Arbeit in der von uns bezeichneten Richtung unter anderem auch für alle morphologischen Differenzierungen der Phäodariengerüste mit der Zeit die kausale Begründung gefunden werden wird. Die hier und in verwandten Gebieten zu befolgende Forschungsmethode läßt sich in der Parole zusammenfassen: Studium der Flüssigkeitsmechanik, Beobachtung und Untersuchung der Organisationsverhältnisse, vergleichende Schlußfolgerung von jenem Gebiet auf dieses.

Endlich ist noch ein Gerüstbildungstypus zu nennen, für dessen mechanisches Verständnis wir bis jetzt noch keine Gesichtspunkte finden konnten und den wir daher auch zunächst beiseite gelassen haben. Es ist dies der Typus, nach welchem die Hexactinellidenspicula und -gerüste gebaut sind, und der durch 3 sich in einem Punkte rechtwinklig kreuzende, den 3 Dimensionen des Raumes entsprechende Strahlen gegeben ist (Fig. 85). Die Lösung des Hexactinellidenproblems ist noch von der Zukunft zu erhoffen, dasselbe fordert ebenfalls den Scharfsinn des Forschers als lohnende Aufgabe heraus.

Wollen wir unsere Parallele zwischen tierischen Skeletten und

menschlichen Bauten auch auf die einzelnen Gerüstbildungstypen ausdehnen, so können wir die tangential und flächenhaft entwickelte Cuticulaschale etwa mit einem Bretterbau vergleichen, der bei den meisten Thalamophoren noch durch Kalk verstärkt wird. Das Achsengerüst bietet viele Vergleichspunkte mit einem auf Stangen errichteten Zeltbau (vergl. S. 284—291) und die eleganten luftigen und formenreichen Spiculum- und Balkengerüste des Vierstrahler- und Hexactinellidentypus lassen sich den aus Eisenstäben bestehenden, die Festigkeit mit der Eleganz vereinigenden Konstruktionen an die Seite stellen, wie sie durch das Ingenieurfach zu Brücken, Turmbauten und manchen anderen Zwecken dienenden Gerüstwerken in Anwendung gebracht werden. Bei den Mosaikschalen endlich drängt sich ganz von selbst der Vergleich mit Bauwerken auf, deren Wände durch aneinander gefügte regelmäßig geformte Bausteine gebildet werden. Die Wände der Mosaikschalen entsprechen den Kunstmauern der Neuzeit im Gegensatz zu den mit ihnen im übrigen viele Übereinstimmung zeigenden Sandschalen, die wir zu den Cyklopenmauern der Urzeit in Parallele stellen. —

In den vorhergehenden Abschnitten dieser Arbeit haben wir uns fast ausschließlich mit der soeben noch einmal kurz skizzierten 2. Bildungssphäre der Gerüste beschäftigt, wir haben die Ursachen zu ergründen gesucht, welche den konstituierenden Teilen derselben ihre charakteristische Form aufprägen und sie in bestimmter Weise zu den verschiedenen Skelettpartien zusammenfügen, die Frage nach den Ursachen, welche den Skeletten ihre Gesamtform und ihren ganzen äußeren Habitus verleihen, haben wir nur hier und da einmal gestreift. Unsere Arbeit würde jedoch zu unvollständig sein, wenn wir es nicht wenigstens versuchten, uns auch ein Bild von der Bildungsmechanik auch der äußeren Gesamtform unserer Organismenschalen zu entwerfen, welcher die 3. Kategorie der Bildungsfaktoren entspricht, deren Resultat, eben die ganze Bauart und den äußeren Habitus, wir, unserem Vergleiche folgend, mit den Baustilen der menschlichen Architektonik zu parallelisieren haben.

Wir werden sehen, daß sich uns auch für dieses Gebiet ein kausales Verständnis eröffnet, wenn wir nur den richtigen Forschungsweg einschlagen. Auch in den hierher gehörigen Fragen ist es wieder vor allem die Flüssigkeitsmechanik, welche uns den Schlüssel zur Lösung in die Hand giebt, die Schlußfolgerung ist einfach: der Sarkodekörper der Rhizopoden, um die es

sich für uns zunächst handelt, besitzt zähflüssigen Aggregatzustand, folglich haben für ihn die Gesetze der Flüssigkeitsmechanik Geltung. Daß dies für den inneren Bau des Sarkodekörpers zutrifft, haben wir bereits an dem Vierstrahlertypus dargethan, den wir durch ein Kapitel der Flüssigkeitsmechanik, die Blasenspannung, erklären konnten; im folgenden werden wir sehen, daß wir auch die äußere Gestalt, die in den Schalen ihren festen Ausdruck findet, unserem kausalen Verständnis näher bringen können durch folgerichtige Anwendung der Physik der Flüssigkeitsmechanik auf die Morphologie der biologischen Befunde.

Die beiden Hauptquellen für die äußere Gestaltung, nicht nur der Rhizopoden, sondern flüssiger Körper überhaupt, sind die Oberflächenspannung und die Schwerkraft¹⁾. Bereits bei Gelegenheit der Erörterung der Mechanik der Pseudopodienbildung hatten wir den Begriff der Oberflächenspannung kurz zu erläutern gesucht, wegen seiner Bedeutung für den im folgenden zu behandelnden Gegenstand kommen wir aber hier noch einmal auf ihn zurück. Dadurch, daß wir gleich im Eingang die nötigen physikalischen Begriffe ins Gedächtnis zurückrufen, ersparen wir uns spätere immerwährende Wiederholungen.

Was man unter Kohäsion und Adhäsion zu verstehen hat, ist allgemein bekannt. Kohäsion ist die Anziehung, welche zwischen den kleinsten Teilen ein und desselben Stoffes resp. Körpers stattfindet, die Kraft, welche innerhalb dieses Körpers wirksam ist und ihn zu einem einheitlichen Ganzen zusammenhält; Adhäsion dagegen ist die Anziehung, welche zwischen zwei verschiedenen Stoffen resp. Körpern stattfindet, die Kraft, welche auf der Grenze, zwischen den Berührungsflächen dieser beiden Körper wirksam ist und dieselben aneinanderkettet. Die Differenz zwischen Kohäsion und Adhäsion ist nun das, was man unter Oberflächenspannung versteht, die Oberflächenspannung eines flüssigen Körpers ist der Rest, welcher übrig bleibt, wenn man die Adhäsion zwischen ihm und dem anstoßenden Körper resp. Stoff von der ihm innewohnenden Kohäsion abzieht, oder, noch besser ausgedrückt, die Oberflächenspannung eines Körpers ist die durch den antagonistischen Kräftefaktor

1) Vergl. auch BERTHOLD, Protoplasmamechanik, drittes Kapitel.

der Adhäsion in ihrer Wirkungsintensität geregelte Kohäsion. Die Kohäsion strebt nach einer Zusammenziehung, einer Centralisierung eines Körpers, sie ist das centripetale Prinzip; die Adhäsion zwischen einem Körper und einem anderen, an einer bestimmten Stelle an ihn angrenzenden Körper resp. Stoff strebt nach einer möglichst innigen Verbindung beider, nach einer Vergrößerung der Berührungsfläche, sie ist das centrifugale Prinzip. Ist hier die Adhäsion gleich Null, so tritt die Kohäsion in ihrer Wirkung unbeeinträchtigt in Kraft: die Oberflächenspannung ist die stärkste, die Oberflächenentfaltung die kleinstmögliche, der Körper bewahrt Kugelform; ist die Adhäsion ebenso stark oder noch stärker wie die Kohäsion, so wird diese gänzlich aufgehoben: die Oberflächenspannung ist gleich Null, die Oberflächenentfaltung wird unendlich groß, d. h. der Körper geht in den angrenzenden Stoff in Lösung über. Zwischen diesen beiden Extremen sind alle Grade der Oberflächenspannung und der Oberflächenentfaltung möglich, beide stehen immer in umgekehrtem Verhältnis zu einander: je stärker die Oberflächenspannung, um so geringer ist die Oberflächenentfaltung; je schwächer die Oberflächenspannung, um so ausgiebiger ist die Oberflächenentfaltung an der betreffenden Körperstelle.

Sind bei einem flüssigen Körper der Stoffaustausch die, chemischen Beziehungen zwischen ihm und einem angrenzenden Stoff rege, so wird hier auch im allgemeinen die Adhäsion stark sein und es, entgegen der zusammenziehenden, centralisierenden Tendenz der Kohäsion, zu einer Vergrößerung der Grenzfläche bringen, was sich in dem Ausfließen von Körperfortsätzen ausspricht: die Oberflächenspannung ist an der betreffenden Stelle eine geringere und dies ist von einer entsprechenden Vergrößerung der Oberfläche durch eine Bereicherung des Oberflächenreliefs begleitet. Bei einem Rhizopodenkörper, der in physikalischer Hinsicht einem Protoplasmatropfen entspricht, pflegt der biologische Sprachgebrauch die infolge verminderter Oberflächenspannung hervorfliessenden Fortsätze als Pseudopodien zu bezeichnen. Bei einem amöbinen Rhizopodenkörper finden bald an diesen, bald an jenen Stellen Stoffwechselprozesse, chemische Beziehungen zur umgebenden Außenwelt statt und fließen infolge verminderter Oberflächenspannung Pseudopodien aus und hierdurch nach und nach der ganze Körper bald in dieser, bald in jener Richtung fort. Durch Schalenbildung verkörpert und fixiert werden diese bekannten primitiven amöbinen Formen bei den Astrohiziden (Fig. 251). Eine solche

primitive Astrorhizaschale imponiert auf den ersten Blick als einfache Sandinkrustierung eines Rhizopoden mit ausgestreckten Pseudopodien.

Auf den wichtigen Gesichtspunkt, daß die Bildung der Pseudopodien eines Sarkodekörpers auf den Grad der Oberflächenspannung zurückzuführen ist, hat zuerst BERTHOLD in seiner „Protoplasma-mechanik“ hingewiesen. Es ergibt sich hieraus eine überraschende und der gewöhnlichen Vorstellung über Pseudopodienbildung zuwiderlaufende Konsequenz. Wenn wir die Oberflächenspannung in ihre beiden Komponenten zerlegen, so ist die Oberflächenverringering erstrebende Kohäsion die bewirkende Ursache der Einziehung der Pseudopodien, die eine Oberflächenvergrößerung anstrebende Adhäsion dagegen die bewirkende Ursache der Bildung, Ausstreckung und Verästelung der Pseudopodien. Es wird daher nur die Einziehung von dem Organismus innewohnenden Kräften bewirkt, die Ausstreckung dagegen hängt von peripheren Grenzkraften ab; genau genommen darf man daher auch nicht sagen, „die Pseudopodien werden ausgestreckt“, sondern „sie werden ausgezogen“. Es kommt uns dies Ergebnis im ersten Augenblick befremdend vor, weil wir gewohnt sind, uns die Ursachen aller Erscheinungen, die wir an einem Organismus wahrnehmen, unwillkürlich in diesen hineinzudenken — wir stoßen hier auf eine letzte, uns in unserem Denken noch unbewußt gebliebene schwache Spur des Begriffes der Lebenskraft. — So befremdend uns das Ergebnis aber auch im ersten Augenblick klingen mag, erweist es sich uns doch bei weiterem Nachdenken gleich als wertvoll, indem es uns zu einem befriedigenden mechanischen resp. chemischen Verständnisse der Nahrungsaufnahme der Rhizopoden führt. Zur Ernährung des Sarkodeleibes eines Rhizopoden, zur Assimilation werden diejenigen Stoffe am geeignetsten sein, welche möglichst viele von den Bestandteilen enthalten, aus denen sich auch die Sarkode zusammensetzt, welche der Sarkode in chemischer Hinsicht am ähnlichsten sind — dies ergibt sich schon aus dem Begriffe der „Assimilation“. Zwischen solchen Stoffen und der Sarkode wird aber auch im großen und ganzen die Oberflächenspannung am geringsten sein. Unge-nießbare, oft gar nicht lösliche Körper, wie Sandkörnchen, Glasstückchen, Holzpartikel etc., auf welche ein dahinfließender Rhizopode stößt, werden sich in der Regel nur rein mechanisch in den Sarkodekörper desselben eindrücken, um bei der nächsten Gelegenheit, ohne von der Sarkode benetzt zu sein, wieder fallen gelassen zu werden; die Oberflächenspannung zwischen ihnen und der Sarkode ist eben groß. Anders bei verwertbaren, organischen Partikeln der verschiedensten Art. Zwischen ihnen und der Sarkode wird die Oberflächenspannung von Anfang an geringer sein; bei einer stattfindenden Berührung eines derartigen Körpers durch ein Pseudopodium findet infolgedessen sofort Benetzung, meist auch bald Umfließung statt, bald werden Prozesse wechselseitigen Stoffaustausches vor sich gehen, Bestandteile des aufgenommenen Körpers werden in die Sarkode und aus dieser werden Bestandteile in den aufgenommenen Körper übertreten, die aneinandergrenzenden Partien von Fremdkörper und

Sarkode werden sich durch diesen gegenseitigen Ausgleich in ihrer chemischen Beschaffenheit immer ähnlicher die Oberflächenspannung in demselben Maße immer geringer, bis endlich bei dem weiteren Verlaufe dieser „Assimilation“ die Grenze ganz verschwindet, der aufgenommene Körper in die Sarkode völlig in Lösung übergeht. Enthielt derselbe unverwendbare, durch den Assimilationsprozeß unangreifbare Bestandteile, so werden diese, sobald sie von aller aufnahmefähigen Substanz entblößt sind, da dann zwischen ihnen und der Sarkode keine Beziehungen mehr stattfinden, bei nächster Gelegenheit von dem Sarkodekörper fallen gelassen. — Von unserem Standpunkte aus gewinnen wir auch ein Verständnis für die merkwürdige Tatsache, daß die Pseudopodien Nahrungskörper, welche sich in einiger Entfernung von ihnen befinden, sozusagen aufspüren und zielbewußt direkt nach ihnen hinfließen. Von einem solchen im Wasser liegenden Nahrungskörper werden Teile in dasselbe in Lösung übergehen, es wird um ihn eine von ihm aus radialwärts allmählich an Konzentration abnehmende Lösungssphäre entstehen; hat ein Pseudopodium die äußere Grenze einer solchen Lösungssphäre erreicht, so wird es infolge einer hier stattfindenden Abnahme der Oberflächenspannung in dieselbe hineinfließen und durch die in dieser Richtung stetig stärker werdende Konzentration und infolgedessen stetig abnehmende Oberflächenspannung radialwärts nach dem Centrum fortgeleitet werden, bis es den dieses bezeichnenden Nahrungskörper erreicht hat. — Wir sehen, der Vorgang der Nahrungsaufnahme bei den Rhizopodenkörpern ist nicht als ein einseitiger, ausschließlich von dem Protist ausgehender, sondern als ein wechselseitiger aufzufassen; mit demselben Rechte, wie wir sagen können, daß ein Pseudopodium nach einem Nahrungskörper hinfließt, sich nach ihm ausstreckt und ihn in sich aufnimmt, können wir auch sagen, daß der Nahrungskörper das Pseudopodium an sich heranzieht und sich in es hineindrängt — im Grunde ist beides zugleich der Fall. — Als interessantes Beispiel einer Nahrungsaufnahme weisen wir noch auf das „Aussaugen“ der Spirogyrazellen durch Vampyrella hin. Außer den Rhizopoden dürften auch die großen, ja auch schon verschiedentlich beobachteten Plasmodien der Myxomyceten gute Untersuchungsobjekte abgeben. — Wir glauben die soeben skizzierte Auffassungsweise als geeigneten und lohnenden Ausgangspunkt empfehlen zu sollen, der Physiologie der Nahrungsaufnahme und Assimilation zunächst bei den relativ einfachen Verhältnissen bei den Rhizopoden, auf chemisch-physikalischem Wege, d. h. mit kausaler Erklärung einen Schritt näher zu treten.

Dies möge über die Physik der Oberflächenspannung genügen, sehen wir nun zu, was wir mit ihr in der Erklärung der Formen der Rhizopoden und ihrer Schalen ausrichten können.

Die einfachste Form ist die einer Kugel, wir finden dieselbe bei einer großen Menge von Radiolarien, fast allen Heliozoen und verschiedenen Thalamophoren; wo es zur Bildung einer zusammenhängenden Schale kommt, überträgt sich die Kugelform dann

auch auf diese (Fig. 42—46, 59, 60, 62, 66, 93—95, 102—109, 126—128, 191—194, 204—206, 215—217, 226, 233, 235, 236, 244, 273, 275). Der Sarkodetropfen des Rhizopodenkörpers wird in diesen Fällen durch die allseitig gleichmäßig wirkende Oberflächenspannung in seiner Hauptmasse zur Kugel zusammengehalten, nur da, wo durch die chemischen Prozesse des Stoffwechsels die Oberflächenspannung lokal verändert und zwar vermindert wird, kommt es zur Ausziehung von Pseudopodien. Dieselben sind meist zahlreich und gleichmäßig über die Oberfläche des kugeligen Körpers verstreut und umgeben ihn mit einer Strahlensphäre, oft beteiligen sie sich auch an der Skelettbildung, indem in ihnen Gerüstsubstanz zur Abscheidung kommt. Es werden dann die Formen der Pseudopodien als von der Kugelschale ausstrahlende Stacheln, Stachelbüschel und Stachelbesen oder auch knorriger Apophysen konserviert (Fig. 45, 50, 59—62, 66, 112, 113, 119—125, 215, 226—228 u. S. 386—388).

Bei Radiolarien sind die Stacheln häufig nicht gleich groß und zu vielen gleichmäßig über die Schale verstreut, sondern es sind eine beschränkte Anzahl durch besonders starke Ausbildung und regelmäßige Stellung ausgezeichnete Stacheln vorhanden. Hierdurch kommt es zur Ausprägung bestimmter durch die Stacheln gekennzeichneten Achsen und in zahlreichen Fällen macht die von den Pseudopodien und Stacheln ausgehende Achsendifferenzierung auch auf den centralen Weichkörper und die Kugelschale einen entsprechend umformenden Einfluß geltend. Folgendes sind die 3 bemerkenswertesten Typen der Achsendifferenzierung:

1) 6, den Achsen eines Oktaeders entsprechende Hauptstacheln strahlen nach den 3 Dimensionen des Raumes aus (Fig. 103, 108, 205); wird die Gestalt der Schale selbst beeinflusst, so werden die zwischen den Stacheln liegenden Schalenflächen abgeplattet, die Schale nimmt die Form eines Oktaeders an, von dessen Ecken die 6 Stacheln ausgehen.

2) In einer Äquatorealebene der Schale liegen in gleichen Entfernungen von einander 4 Hauptstacheln, die die Äquatorealebene in 4 rechtwinklige Sektoren einteilen und, bis zum Mittelpunkte fortsetzt gedacht, ein rechtwinkliges Stachelkreuz ergeben (Fig. 104, 107). Bei Übertragung dieser Achsendifferenzierung auf die Schale ergibt sich eine einseitig-starke Entwicklung derselben in der Äquatorealebene, während das Wachstum in der senkrecht auf dieser stehenden Richtung zurückbleibt. Das Resultat sind flache Scheiben, bei denen die konzentrischen Schalen nicht mehr als

ganze Kugelschalen, sondern als Ringe entwickelt sind (Fig. 225, 227).

3) Es sind nur 2 Hauptstacheln ausgebildet, die sich an 2 Polen der Schale gerade gegenüberstehen. Wird die Gestalt der Schale beeinflußt, so wird sie in der Richtung der durch die beiden Polstacheln bezeichneten Hauptachse in die Länge gestreckt. Besteht das Gerüst aus einem System mehrerer konzentrischer Schalen und wird das einseitige Wachstum in der Richtung der Hauptachse noch mehr gesteigert, so wird die erste centrale Schale nicht mehr von ganzen Hohlschalen umhüllt, sondern es kommen von den letzteren nur noch polare Kuppelaufsätze zur Ausbildung.

Weniger augenfällig, aber auch sehr verbreitet ist das Vorkommen von Schalen mit mehr als 6 regelmäßig gestellten Stacheln (Fig. 102, 109, 217, 226), die dann ohne Grenze in Schalen mit zahlreichen, gleichmäßig und ohne bestimmte erkennbare Regel verteilten Stacheln übergehen. Bei Beeinflussung der Schale durch solche Achsendifferenzierungen entstehen verschiedenartige polyedrische Schalenformen, Dodekaeder, Ikosaeder etc. etc. mit von den Ecken ausstrahlenden Stacheln; besonders charakteristisch sind solche Schalenformen für die Phäodariengruppe der Cirroporiden.

Wie haben wir uns die regelmäßige Anordnung der Stacheln, die Achsendifferenzierung der Schalen zu erklären? — Ein Stachel bezeichnet die Stelle, wo vom Weichkörper eine Sarkodeströmung, ein Pseudopodium ausging, in welchem der Stachel abgeschieden wurde; ein Pseudopodium verdankt einer lokalen Verminderung der Oberflächenspannung den Ursprung, und die lokale Veränderung der Oberflächenspannung wird wieder durch eine an der betreffenden Stelle durch Stoffwechselforgänge hervorgerufene Veränderung in der chemischen Beschaffenheit der Sarkode bedingt sein. An jeder solchen Lokalität, von der infolge verminderter Oberflächenspannung ein Pseudopodium ausgeht, vollzieht sich der die Verminderung der Oberflächenspannung nach sich ziehende Stoffwechselprozeß und die durch ihn bedingte chemische Umsetzung für einen gewissen Umkreis des Sarkodekörpers, an der Lokalität jedes Pseudopodiums findet der Umsatz von Spannkraften in lebendige Kräfte für ein bestimmtes, größeres oder kleineres, Gebiet statt, dessen Centrum eben durch das Pseudopodium gegeben ist. Jedes Pseudopodium beherrscht so als Mittelpunkt in chemischer Hinsicht ein bestimmtes Gebiet resp. einen Sektor des Sarkodekörpers, ebenso wie wir dies in mechanischer

Hinsicht für die Acantharienstacheln konstatieren konnten (S. 288). Es werden daher die Pseudopodien im allgemeinen möglichst weit voneinander abstehen, und hieraus ergibt sich ganz von selbst eine regelmäßige Anordnung derselben. — Wo in unserem Falle Entwicklung stattfindet, da wird sie von zahllosen, gleichmäßig verteilten Pseudopodien zur Verminderung und deutlich erkennbaren bestimmten Anordnung derselben fortschreiten. Der primitivste und indifferenteste Zustand ist ein kugelrunder Sarkodekörper, von dessen Oberfläche zahllose gleichmäßig verteilte, dicht nebeneinander stehende und gleich stark entwickelte Pseudopodien ausstrahlen. Die Wahrscheinlichkeit zur Störung des Gleichgewichts zwischen den vielen Pseudopodien ist nun aber sehr groß, durch untergeordnete, zufällige Umstände wird der Chemismus des Stoffwechsels und der Sarkodeeruption an diesem und jenem Punkte etwas stärker ausfallen. Nachdem dann einmal eine Ungleichheit eingerissen, eine Anzahl von Pseudopodien in der Ausbildung begünstigt sind, werden diese die schwächeren ihrer Umgebung an sich reißen, keine anderen neben sich dulden und so den Stoffwechsel eines zu ihrer Stärke im Verhältnis stehenden Umkreises in sich vereinigen. Dieser „Kampf ums Dasein“ zwischen den Pseudopodien und die mit ihm Hand in Hand gehende Verringerung der Pseudopodienanzahl wird so lange weitergehen, bis eine Anzahl gleich starker, von gleich großen Gebieten umgebener, also möglichst weit voneinander entfernter Pseudopodien resultiert, mit einem Worte, bis das Gleichgewicht hergestellt ist. Geschieht dies frühzeitig, so haben wir zahlreiche regelmäßig verteilte Pseudopodien und eventuelle polyhedrische Formgestaltung des Weichkörpers. Bleiben zuletzt nur 6 Hauptpseudopodien übrig, so müssen dieselben notwendig den Oktaederachsen entsprechend angeordnet sein; restieren nur 4 Hauptpseudopodien, so stellen sich dieselben in eine Äquatorealebene rechtwinklig zu einander, so daß sie 4 Quadranten abgrenzen; macht sich die Begünstigung der Äquatorealebene auf den ganzen centralen Körper geltend, so wird derselbe linsenförmig abgeflacht; geht die Reduktion der Pseudopodien endlich bis zur Zweizahl, so stehen die beiden Pseudopodien an 2 einander gegenüberliegenden Polen, jedes beherrscht eine Hemisphäre des kugeligen Weichkörpers, der eventuell in seiner Gestalt auch selbst beeinflußt werden und sich in der Richtung der Hauptachse in die Länge strecken kann. So etwa, durch Einführung des Gleichgewichtsverhältnisses als regulativen Prinzips, können wir uns die Achsen-

differenzierung der Rhizopodenkörper und ihrer Gerüste plausibel machen.

Der Vorgang der Achsendifferenzierung wird sich natürlich an den verschiedensten Stellen der ungeheuren Rhizopodenverwandtschaft selbständig abgespielt und oftmals wiederholt haben, die verschiedenen Grundformen finden sich in den verschiedensten Gruppen, und es wird niemandem einfallen, sie für natürliche Verwandtschaftsgruppen zu halten. — Wo sich während der Lebensgeschichte eines und desselben Individuums in geringerem oder größerem Umfang eine Achsendifferenzierung abspielt, da wird es vermutlich sogar nur von dem Zeitpunkt der Abscheidung des Gerüsts abhängen, welche Form bei dem betreffenden Individuum durch das Skelett fixiert wird. Es braucht dies durchaus nicht immer das Endstadium der Entwicklung zu sein, sondern es können sehr gut auch Durchgangsstadien durch die Gerüstbildung verewigt werden, und möglicherweise kann infolge individueller Schwankungen in dem Zeitpunkt der Gerüstabscheidung dieselbe Art ganz verschiedene Gerüstformen produzieren! Auch ein unvermitteltes Auftreten äußerer Achsendifferenzierungen ist denkbar. Außerdem ist es sehr leicht möglich, daß auch die Ansammlung und Verteilung der Gerüstsubstanz selbst direkt durch Gleichgewichtsverhältnisse geregelt wird, ebenso wie der Chemismus, welcher die Veränderung der Oberflächenspannung bedingt, oder daß vielleicht beides in gewisser Korrelation steht. Alles dies sind sehr wichtige Fragen. Wir wollen uns hier damit begnügen, die unserer Meinung nach maßgebenden Gesichtspunkte angegeben zu haben, ohne uns in weitere Spekulationen zu verlieren, die doch keinen reellen Wert haben würden.

Einen sehr merkwürdigen Spezialfall der Stachelanordnung und Achsendifferenzierung bildet das von JOHANNES MÜLLER aufgestellte und von HAECKEL in seiner allgemeinen Bedeutung erkannte und gewürdigte sogenannte MÜLLER'sche Gesetz. Dasselbe gilt, wenige Ausnahmen abgerechnet, für sämtliche Acantharien. HAECKEL bedient sich zur Veranschaulichung des MÜLLER'schen Gesetzes des treffenden Vergleichs des Acantharienkörpers mit der Erdkugel. Denken wir uns auf der Oberfläche des Acantharienkörpers ebenso wie bei einem Globus einen Äquator, 2 Wendekreise und 2 Polarkreise gezogen, so strahlen von jedem dieser 5 Kreise 4, von der ganzen Kugelfläche also 20 Radialstacheln aus, während die beiden Pole frei bleiben. Die Stacheln jedes Kreises stehen rechtwinklig zu einander an den Grenzen der 4 Quadranten und

alternieren mit denen der benachbarten Kreise: auf jeden Stachelzwischenraum des Äquators kommt ein Stachel der Wendekreise, und jeder Stachel eines Polarkreises entspricht einem Stachelzwischenraum des benachbarten Wendekreises und korrespondiert wieder mit einem Stachel des Äquators. Das MÜLLER'sche Gesetz ist, wie bemerkt, für die ganze Abteilung der Acantharien konstant, und wir müssen hieraus schließen, daß ihm sehr wichtige und tief einschneidende Momente als bewirkende Ursache zu Grunde liegen werden. Um so mehr ist es zu bedauern, daß wir bis jetzt noch nicht einmal eine Ahnung haben, wie und wo wir die letzteren zu suchen haben. —

Nächst der Oberflächenspannung nannten wir als anderen Hauptfaktor der Körper- und Schalengestaltung der Rhizopoden die Schwerkraft.

Ohne Einfluß ist dieselbe nur bei denjenigen Rhizopoden, welche beim Schweben im Wasser keine bestimmte Lage beibehalten, sondern sich durch Wasserströmungen beliebig und allseitig rotierend fortbewegen lassen. Für die Gestaltung dieser kommt nur der eine Bildungsfaktor der Oberflächenspannung in Betracht.

Gelingt es jedoch dem anhaltenden Einfluß der Schwerkraft, den Rhizopodenkörper in einer zur Senkrechten konstanten Lage zu erhalten, so ist sie auch imstande, als Bildungsfaktor in die Gestaltung mit einzugreifen.

Durch das gestaltende Eingreifen der Schwerkraft vollzieht sich an dem Rhizopodenkörper die Differenzierung einer der Gravitationsrichtung entsprechenden Hauptachse, die Ausbildung eines monaxonen Gepräges. Es kann dies in 2 verschiedenen Modifikationen geschehen: entweder wird die Hauptachse verkürzt und die Tendenz der Ausdehnung äußert sich in der Richtung der wagerechten Äquatorealebene, oder die Tendenz der Ausdehnung äußert sich in der Richtung der Hauptachse selber.

Sehen wir zunächst zu, in welcher Weise sich die gestaltende Wirkung der Schwerkraft in der Richtung der Äquatorealebene zu äußern pflegt. Wir müssen hier zunächst auf einen oben bereits erwähnten Fall zurückgreifen. Sind 4 radiale Ausstrahlungen an einem kugeligen Körper vorhanden und sollen dieselben nach dem oben erörterten Prinzip in möglichst großen gegenseitigen Abständen voneinander stehen, so müssen sie den Achsen eines Tetraeders entsprechend gestellt sein, erst in zweiter Linie kommt die oben erwähnte Kreuzstellung in der Äquatorealebene in Betracht, die wir dennoch fast immer realisiert finden. Für ihre Erklärung kommen wir

mit der Oberflächenspannung und dem sich aus dieser ergebenden Prinzip der größten Entfernung allein nicht aus, das Verständnis ist aber sofort gegeben, sobald wir sie als einen Kompromiß zwischen der Tendenz der Oberflächenspannung und der Schwerkraft ansehen. Der die Oberflächenspannung regelnde Stoffwechsel erstrebt einen möglichst großen gegenseitigen Abstand seiner Produkte, die Schwerkraft begünstigt die Entwicklung der horizontal schwebenden Äquatorealebene: sind nun 4 radiale Elemente vorhanden und sollen dieselben in einer Ebene, eben der horizontalen Äquatorealebene, entwickelt sein, so ist allerdings die Kreuzstellung der Position, welche unter diesen Umständen den größten gegenseitigen Abstand ergibt. — Eine weitere Fortführung der Begünstigung der horizontalen Äquatorealebene äußert sich in der linsenförmigen Abplattung der Schale; auch diese wird natürlich direkt durch bestimmte Modifikationen der Oberflächenspannung hervorgerufen, die letztere selbst wird aber in bezug auf ihre örtliche Verteilung wieder durch die Schwerkraft beeinflusst. Besonders häufig ist die Begünstigung der Äquatorealstacheln bei den Acantharien zu beobachten, dieselben sind häufig viel stärker ausgebildet, als die Stacheln der Wende- und Polarkreise, oft auch durch besondere Verzierungen und Anhangsgebilde, wie Stachelapophysen, seitliche Flügelfortsätze, Gitterplatten etc. ausgezeichnet. Die ganze Art und Weise der Verteilung der Acantharienstacheln nach dem MÜLLER'schen Gesetz läßt überhaupt eine Orientierung nach der Äquatorealebene als mittelste Hauptebene deutlich erkennen, während die beiden Pole stachelfrei sind; vermutlich ist die Schwerkraft ein Faktor, welcher dem MÜLLER'schen Gesetze als bewirkende Ursache mit zu Grunde liegt.

Am häufigsten äußert sich der bildende Einfluß der Schwerkraft jedoch in der ihr gleichlaufenden Richtung der senkrechten, durch sie zur Hauptachse gemachten Achse. Die beiden Pole dieser Hauptachse werden vor den übrigen Stellen des kugeligen Weichkörpers resp. der Schale besonders ausgezeichnet, und zwar teils in gleichem, meist aber in mehr oder minder ungleichem Grade; der Einfluß der Schwerkraft ruft das Hervortreten einer meist ungleichpoligen Hauptachse, die Entstehung einer monaxonen, in der Regel mehr oder weniger heteropolen Grundform hervor. Es erscheint dies sehr verständlich im Hinblick darauf, daß sich die Schwerkraft auf die beiden Pole der senkrecht stehenden Achse verschieden äußern muß, und zwar auf den unteren als Zug, auf den oberen als belastender Druck. Die Bildungsauszeichnungen

werden auch hier durch verstärkte Ansammlung und Konzentrierung der radialen Pseudopodienbahnen, also durch lokale Verminderung der Oberflächenspannung an den beiden Polen bewirkt. Hierbei kommt in der Regel in erster Linie der eine, in zweiter Linie der andere Pol in Betracht.

Bei sechsstacheligen Formen, deren Stacheln den Oktaederachsen entsprechend gestellt sind, kann man oft 2 sich polar gegenüberstehende Stacheln vor den anderen herauserkennen, indem der eine länger, der andere kürzer als die übrigen Stacheln ist. Das Gleiche findet man bei vierstacheligen Formen; Fig. 104 zeigt eine solche, die sogar im Übergange zu einer rein monaxon-zweistacheligen Form begriffen ist, die beiden seitlichen Stacheln sind im Schwinden begriffen. Sie giebt uns zugleich ein Bild von Formen, welche ausschließlich zwei ungleiche Polstacheln besitzen. Bei einer Form, wie sie uns Figur 104 vorführt, wird der Einfluß der Schwerkraft einmal gewechselt haben; erst wurde vermutlich die Anlage eines äquatorealen Stachelkreuzes veranlaßt, von den 4 Stacheln wird dann durch irgend einen Zufall einer etwas stärker ausgebildet worden sein, er störte das Gleichgewicht, die horizontale Äquatorealebene kippte in eine senkrechte Lage mit dem stärkeren Stachel nach unten um, und nun war die Veranlassung gegeben, daß die Schwerkraft die monaxon-heteropole Grundform weiter ausbaute. Wenn man Radiolarienmaterial aufmerksam durchsieht, so bemerkt man, daß solche 6-, 4- und 2-stachelige Formen mit 2 etwas ungleichen Polstacheln im Ganzen häufiger sind als solche, bei denen die Stacheln gleich sind. Bei 2-stacheligen Schalen findet man häufig an Stelle des einen Polstachels ein ganzes Stachelbüschel. Eine weitere Fortführung des polar-monaxonen Baues liegt dann in der Tendenz der betreffenden Formen, sich in der Richtung der Hauptachse in die Länge zu strecken.

Oft ist die Sarkodeströmung an dem einen Pole der Gravitationsachse so stark, daß sie die Entstehung einer Mündungsöffnung veranlaßt (Fig. 8, 24, 33, 49, 50—54, 130—139, 141, 142, 144, 145, 147, 163, 191, 192, 204, 216, 217, 224, 229, 230, 240—242, 245, 246). Solche Mündungsöffnungen sind ungemein verbreitet, sie finden sich bei den Schalen der meisten Thalamophoren, Nassellarien und Phäodarien, an den Gerüsten vieler Spumellarien und bei der Centralkapsel aller Nassellarien und Phäodarien. Die Mündungsöffnungen der Centralkapsel bezeichnet HAECKEL als *Osculum*, für die Mündungsöffnungen der Thala-

mophoren- und Radiolarienschalen habe ich selbst seiner Zeit den Namen Pylom vorgeschlagen. Die Korrelationserscheinungen der Pylombildung sind dieselben, wie die als Gravitationswirkung im allgemeinen erwähnten Differenzierungserscheinungen, die Pylombildung selbst ist ja nur ein Spezialfall der Gravitationswirkung. Sind radiale Gerüstelemente vorhanden, so zeigen sie die Tendenz, sich nach den Polen der Hauptachse zusammenzugruppieren, am oralen als Randbekleidung des Pyloms, am aboralen als Apikalbestachelung, oft ist die Stellung der Stacheln eine sehr regelmäßige (vergl. bes. Fig. 245 u. 246). Bei den Nassellariengerüsten kommt die ursprüngliche Anlage, der von dem ursprünglichen Vierstrahler herrührende Apikalstachel und die den Pylomrand umstellenden Basalstacheln des basalen Tripodiums, der Bildungstendenz der Schwerkraft entgegen, und obgleich sie in ihrer charakteristischen Stellung nicht unmittelbar von der letzteren bedingt sind, so werden sie doch von ihr in ihrem Bestehen und ihrer Entwicklung unterstützt werden. Die Tendenz der Längsstreckung der ganzen Schale ist auch bei den pylomatischen Formen sehr verbreitet. Es ließe sich noch manches Beachtenswerte über die Pylombildung sagen, ich glaube aber hier um so eher davon Abstand nehmen zu können, als ich im ersten Hefte meiner Radiolarienstudien die vergleichende Morphologie der pylomatischen Gerüstformen ausführlich behandelt habe ¹⁾.

Eine Frage ist es jedoch, welche sich uns noch aufdrängt, nämlich die, in welcher Richtung die Schwerkraft auf die pylomatischen Formen einwirkt: ist das Pylom während des Lebens nach unten oder nach oben gekehrt? Viele Thalamophoren kriechen auf dem Boden umher, bei ihnen ist die Mündungsöffnung daher meist nach unten gewendet; verschiedene kriechen, wie MAX SCHULTZE ²⁾ berichtet, mit nach unten herabhängender Schale an der Oberfläche des Wassers, an dem Wasserhäutchen, wie man dies oft bei Wasserschnecken zu beobachten Gelegenheit hat, dann ist die Mündungsöffnung natürlich nach oben gekehrt. Zahlreiche Thalamophoren und die Mehrzahl der Radiolarien führt dagegen vermutlich eine frei im Wasser schwebende Lebensweise; wie man sich deren Stellung zu denken hat, müssen erst Beobachtungen lehren.

1) FR. DREYER, Die Pylombildungen in vergleichend-anatomischer und entwicklungsgeschichtlicher Beziehung. Jena, G. Fischer, 1889.

2) MAX SCHULTZE, Der Organismus der Polythalamien, S. 36.

Wenn wir das über die Achsendifferenzierung der Rhizopodenkörper und ihrer Schalen Gesagte noch einmal kurz zusammenfassen, so können wir die Oberflächenspannung und die Schwerkraft zunächst als die beiden Hauptbildungsfaktoren hinstellen. Die unmittelbare Ursache der Oberflächenveränderungen und Gestaltungsvorgänge der Sarkodekörper, die sich dann auch auf die die Formen der Weichkörper wiedergebenden Gerüste übertragen, ist die Oberflächenspannung. Dieselbe wird in ihrem lokalen Auftreten wieder durch 2 Faktoren reguliert. Erstens durch die sich aus dem gegenseitigen Kampf der Pseudopodien um die größte Herrschaft ergebenden Gleichgewichtsverhältnisse. Für ihre Lage durch allseitige Rotation im Wasser stetig wechselnde Rhizopoden kommen diese allein in Betracht, für diejenigen Rhizopoden jedoch, welche eine bestimmte, zur Senkrechten konstante Lage beibehalten, kommt die Gravitation als zweiter, die Produkte einer veränderten Oberflächenspannung in ihrem örtlichen Auftreten regelnder Faktor hinzu. Dies ist unsere Auffassung von der Gestaltungsmechanik der promorphologischen Achsenverhältnisse der Rhizopoden. Wir bemerken ausdrücklich, daß wir sie selbst nur als eine vorläufige Skizzierung des Problems betrachtet haben wollen. Befriedigende Aufklärung ist auch hier nur von der Beobachtung und besonders auch von physikalischen Kontrollexperimenten zu erwarten. —

In der Lebensgeschichte vieler Protisten treten Perioden ein, in denen der Stoffaustausch zwischen Sarkodekörper und Außenwelt unterbrochen wird. Der Chemismus wird zeitweise ein nach außen hin abgeschlossener, sich ausschließlich im Innern des Sarkodekörpers abspielender, nach reichlicher Nahrungsaufnahme, wo er durch die Assimilation der im Körperinnern angehäuften Nahrungsmassen ganz in Anspruch genommen wird (Verdauungscysten); oder er wird ein gänzlich nach innen gerichteter infolge der bei einer sich einleitenden Vermehrung durch Teilung oder Sporenbildung im Körperinnern vor sich gehenden Umlagerungsprozesse (Vermehrungscysten), oder endlich der Anstoß zur Aufhebung des Stoffaustausches kann auch von außen kommen durch eine einem solchen abholde ungünstige Veränderung in der Beschaffenheit des umgebenden Mediums, wie es bei dem Verderben des Wassers, in welchem sich die Protisten befinden, bei eintretender Winterkälte etc. der Fall ist (Dauercysten). Wie die Verhältnisse

aber auch im speziellen liegen mögen, wird das Aufhören der Beziehungen zwischen Sarkodekörper und umgebendem Medium von einer allseitigen Erhöhung der Oberflächenspannung begleitet werden, was zur Folge hat, daß die Pseudopodien eingezogen werden und der ganze Sarkodekörper sich zum kugeligen Tropfen zusammenzieht. Den Beschluß des Vorganges bildet dann die eigentliche Encystierung; um den runden Sarkodetropfen bildet sich eine Schalenhülle (vielleicht als Niederschlags- resp. Erstarrungsbildung der Grenzfläche des Sarkodekörpers aufzufassen), die, konform den Umständen, unter denen sie entsteht, weder Öffnungen noch äußere radiale Anhänge, wie Stacheln u. dgl. besitzt. — In dieser Weise etwa kann man sich die Mechanik des Encystierungsvorganges¹⁾ vorstellen.

BERTHOLD konstatiert in seiner Protoplasmamechanik²⁾ die Übereinstimmung organisierter Protoplasmakörper mit den Gesetzen der Flüssigkeitsmechanik unter anderem auch in folgender Hinsicht: „Berührt man eine flüssige, suspendierte Kugel, etwa von Öl in einem Gemisch von Alkohol und Wasser von gleichem spez. Gew., an zwei entgegengesetzten Punkten mit zwei kreisförmigen Platten oder Ringen, welche von dem Öl benetzt werden und entfernt dieselben dann voneinander, so nimmt bei einer bestimmten Entfernung der Platten voneinander die Flüssigkeitsmasse Cylinderform an, nämlich dann, wenn der Inhalt der ursprünglichen Ölkugel gleich dem Inhalt des cylindrischen Raumes zwischen den beiden Platten geworden ist. Dieser Cylinder kann aber für längere Dauer nur dann erhalten werden, wenn seine Länge seinen Umfang, also $2r\pi$ (wenn r der Radius), nicht überschreitet. PLATEAU hat auf experimentellem und theoretischem Wege gezeigt, daß jede auf irgend eine Weise erzeugte cylindrische Flüssigkeitsmasse ein labiles Gebilde wird,

1) Eine darwinistische „Erklärung“ würde etwa in folgender Weise gegeben werden: Die Verhältnisse, unter denen die Encystierungen stattfinden, lassen nicht einen Stoffaustausch, einen Verkehr mit der Außenwelt, sondern im Gegenteil möglichste Abgeschlossenheit und Schutz vor deren störenden und nachteiligen Einflüssen als wünschenswert erscheinen. So erklärt sich denn die Encystierung, durch deren Kontraktion des Sarkodekörpers zur Kugelform die kleinstmögliche Oberfläche und durch deren Hüllbildung ein zweckmäßiger Schutz der Außenwelt gegenüber erzielt wird, als eine zweckmäßige selektuelle Anpassung an diese jeweiligen Bedürfnisse des Organismus.

2) BERTHOLD, Protoplasmamechanik, S. 87—90.

sobald ihre Länge größer wird als $2 r \pi$. In dem letzteren Falle muß sie unter dem Einfluß der Oberflächenspannung mehr oder weniger bald andere Formen annehmen, es entstehen in bestimmten, ziemlich gleichen Entfernungen voneinander Einschnürungen und Ausbuchtungen und schließlich so viel Kugeln, als die Länge des Cylinders das Vielfache von $2 r \pi$ betrug. Der Grund dieser Erscheinung ist der, daß in dem letzteren Falle alle aus dem Cylinder nach und nach entstehenden Formen eine kleinere Oberfläche haben, als der ursprüngliche Cylinder, wie sich mathematisch beweisen läßt. Die Gesamtsumme der Oberflächenspannung nimmt dabei also ab, und die dabei verschwundene Energiemenge ist verwandt worden, um die während der Umlagerungsvorgänge stattfindenden Massenbewegungen zu ermöglichen. Wenn man die theoretischen Schlußfolgerungen auf experimentellem Wege zu verifizieren versucht, so zeigt sich, daß in Wirklichkeit solche Flüssigkeitscylinder erst dann in einzelne Abschnitte zerfallen, wenn sie die theoretisch zulässige Länge von $2 r \pi$ mehr oder weniger weit überschritten haben, und zwar aus dem Grunde, weil die in Bewegung zu setzenden Flüssigkeitsmassen je nach dem spez. Gew., ihrer Zähigkeit und den übrigen physikalischen Eigenschaften der Umlagerung einen mehr oder weniger bedeutenden Widerstand entgegensetzen, die Intensität der Oberflächenspannung aber bekanntlich ebenfalls nach den Einzelfällen eine sehr verschiedene ist. Darum geht in der Praxis die Stabilität von Flüssigkeitscylindern oft erst bei erheblich größeren Längen als $2 r \pi$ verloren. Die für die Umlagerung zur Disposition tretenden Kräfte werden nämlich um so größer, je mehr die Länge den Wert $2 r \pi$ übertrifft, was begreiflich, da die Masse, je mehr sie sich in die Länge streckt, um so mehr sich damit von der Kugelform entfernt. So fand PLATEAU und später WORTHINGTON, daß ein Quecksilbercylinder erst labil wurde, als die Länge $6.1 \times 2 r$, statt $3.14 \times 2 r$ geworden war. Für zähere Flüssigkeiten würden sich ohne Zweifel noch höhere Werte für die Stabilitätsgrenze bei praktischen Versuchen ergeben. Ein derartiger, seiner übergroßen Länge wegen labiler Flüssigkeitscylinder bekommt nun beim Beginn der Zerfällung in den theoretischen Forderungen mehr oder weniger genau entsprechenden ziemlich gleichen Abständen Einschnürungen, während die dazwischen liegenden Abschnitte anschwellen. So nimmt er Perlschnurform an. Indem die dünneren Partien sich mehr und mehr verengern, tritt zuletzt ein Stadium ein, wo die einzelnen Abschnitte fast zur Kugel ab-

gerundet sind, die dünneren Partien zwischen ihnen sich aber zu cylindrischen Verbindungsfäden umgeformt haben“ (Fig. 248 a). „Diese letzteren reißen nun weiterhin nicht einfach durch, sondern schwellen wieder in ihrer Mitte an und bilden einen sekundären Tropfen, sobald sie bei ihrer Verlängerung das Maximum der für ihren Radius stabilen Länge überschreiten. So bilden sich zwischen den zuerst entstandenen Haupttropfen kleinere sekundäre in Einzahl. Dünne Fädchen verbinden die ganze Tropfenreihe. Auch können diese sich weiterhin zu noch kleineren tertiären Tröpfchen umgestalten, und so ferner“ (Fig. 248 b). „Der Grund für das Auftreten dieser sekundären und tertiären Tröpfchen liegt nach PLATEAU darin, daß, wenn die verbindenden Flüssigkeitsfäden nach entsprechender Verdünnung eine gewisse Länge erreicht haben, infolge der Reibungswiderstände die Flüssigkeit aus den mittleren Teilen nicht mehr rasch genug abfließen kann. So verdünnen sich die den Kugeln benachbarten Partien in stärkerem Grade, der anfangs in der Mitte eingeschnürte Faden nimmt Cylinderform an, um bald darauf in der Mitte eine Anschwellung auszubilden, welche zum sekundären, resp. tertiären Tropfen wird. Auch an mikroskopischen Objekten kann man diese Vorgänge oft sehr schön studieren. Zerquetscht man das Fleisch der reifen Beere von *Viscum album* auf dem Objektträger, so finden sich in der Masse zahlreiche langgestreckte, mehr oder weniger genau cylindrische Fäden einer schleimigen, stark lichtbrechenden Substanz. Diese mikroskopischen Fäden zerfallen sich nun langsam in der beschriebenen Weise derart, daß man die einzelnen Stadien des Zerfalls sehr bequem verfolgen kann, während dies bei weniger zähen Flüssigkeiten darum Schwierigkeiten macht, weil die ganzen Umlagerungen sehr schwach erfolgen. Die Zerfällung von den Zellmembranen durch Glycerin oder Zuckerlösung abgehobener cylindrischer Plasmaschläuche in eine Anzahl von Abschnitten findet nun genau in derselben Weise wie bei leblosen Flüssigkeiten und Gemischen statt. Ich studierte in dieser Hinsicht eingehender zunächst die Wurzelhaare von *Trianea bogotensis*. Das mit stark verdünntem Glycerin kontrahierte Plasma zeigte aufs schönste die einzelnen Stadien der Umbildung, wie dies auf“ Figur 249 „dargestellt ist. Natürlich kommen vielfache Unregelmäßigkeiten vor, bedingt durch das ungleichmäßige Abheben des Schlauches von der Wand, die nicht vollkommen gleichmäßige Konsistenz und Dicke desselben u. s. w. Dabei nimmt die Rotationsbewegung, wie dies auch HOFMEISTER bei *Hydrocharis* fand,

zunächst ihren Fortgang. Später zerreißen die dünnen Fäden gewöhnlich an einer Stelle, und der ganze Rest wird dann in eine der nächstliegenden größeren Kugeln eingezogen. Auch bei Bryopsis gelang es mir öfter, dieselben Umbildungsvorgänge aufs schönste zu beobachten, besonders an längeren cylindrischen und farblosen Plasmafäden, welche sich zunächst zwischen den größeren Abschnitten des zerfallenden kontrahierten Plasmakörpers ausgezogen hatten. Ganz entsprechende Umlagerungserscheinungen cylindrischer oder annähernd diese Form besitzender Plasmamassen kommen im normalen Verlauf des Lebens gar nicht selten vor, obwohl sie bisher nur wenig beachtet sind. Nur kommt es in der Regel nicht zu einer vollständigen Trennung der einzelnen Abschnitte. Von CIENKOWSKI¹⁾ sind schon vor längerer Zeit hierher gehörige Formbildungen abgebildet, so erscheint z. B. *Monas amyli* im Amöbenstadium oft in Form eines aus einer Anzahl spindelförmiger Stücke bestehenden Fadens. Auf Taf. XVIII, Fig. 9 hat derselbe Forscher auch eine entsprechende Figur von einem im Einziehen begriffenen Plasmodiumast von *Didymium serpula* gegeben. Auch bei den langgestreckten Farbkörpern vieler Florideen treten häufig entsprechende Formen auf²⁾, und auch für die Gestalt der perlschnurförmigen Kerne, wie sie sich besonders bei verschiedenen Infusorien, z. B. *Stentor*, finden, scheint ein mechanisches Verständnis gegeben. Besonders deshalb haben wir aber die Erörterungen BERTHOLD's über diesen Gegenstand der Flüssigkeits- und Protoplasmamechanik im Vorstehenden in extenso wiedergegeben, da sich die aus ihnen ergebende Erkenntnis auch für unser Thema als wertvoll erweist. Auch bei den Rhizopoden, und zwar bei den sogenannten Qualstern der koloniebildenden Radiolarien kommen die schönsten perlschnurförmigen Gestaltungen vor, als Beispiel möge Figur 250 dienen, sie zeigt die Kolonie eines Collozoum inerme, jeder tropfenförmige Abschnitt besitzt in der Mitte eine große Flüssigkeitsvakuole, deren Wand von dem eigentlichen protoplasmatischen Cönobium mit den Centralkapseln der einzelnen Zellindividuen gebildet wird. Ziemlich in der Mitte der Kette zeigt sich zwischen 2 großen primären Tropfen sogar ein kleiner sekundärer. Auf der ersten Tafel von BRANDT's „koloniebildenden Radiolarien des Golfes von Neapel“, der wir auch unser Beispiel entnommen haben, findet sich eine ganze Auswahl von verschiedenen Qualsterformen dargestellt²⁾.

1) „PRINGSH. Jahrb., Bd. 3, Taf. 19, Fig. 7, 8.“

2) Daß bei den Qualstern der kolonialen Radiolarien nicht wie

Dieselben variieren bei derselben Species ungemein, was sie um so interessanter macht, da wir hieraus schließen können, daß die bedingenden Elemente ihrer Bildungsmechanik noch nicht so tief in den spezifischen Lebensprozessen des Protoplasmas wurzeln, als daß sie durch dieselben bestimmt geregelt würden. Um so lohnender erscheint auch hier eine genauere Bearbeitung von mechanischen Gesichtspunkten aus, besonders unter Hinzuziehung physikalischer Kontroll- und Vergleichsversuche.

Eine weitere Differenzierung der promorphologischen Achsenverhältnisse zeigt sich in der Annahme einer bilateral-symmetrischen (eudipleuren) Gestalt. Dieselbe kann verschiedene Ursachen haben.

Erstens hatten wir schon bei der Herleitung der Nassellariengerüste gesehen, wie eine bilaterale Gestalt durch deren erste Anlage, in den Lagebeziehungen der Centrankapsel zum primären, der ganzen Gerüstbildung der Nassellarien zum Ausgang dienenden Vierstrahler gegeben ist (S. 319—320).

Zweitens ist als allgemeinste Ursache der bilateralen Gestaltung im ganzen Organismenreiche die Bewegung in einer bestimmten Richtung zu bezeichnen. Dieser Ursache werden in letzter Linie alle höheren Tiere ihre Gestalt verdanken. Mehr oder weniger deutliche Andeutungen einer eudipleuren Grundform zeigen dementsprechend auch eine ganze Reihe der auf dem Boden der Gewässer umherkriechenden Süßwasserrhizopoden, sie bestehen meist in einer einseitigen Verschiebung der Mündungsöffnung oder einer Umbiegung des Mündungshalses der Schale (Fig. 8, 9). Dem Gros der pelagisch lebenden Rhizopoden, also besonders der Radiolarien, kommt jedoch entweder gar nicht oder doch nur in sehr geringem Maße die Fähigkeit einer aktiven Lokomotion zu, sie sind, frei im Wasser schwebend, dessen Strömungen passiv anheimgegeben; wir finden daher bei denselben eine bilaterale Gestalt, wenn wir von den Nassellarien und den spiralig gebauten Thalamophoren absehen, auch nur ganz vereinzelt. Typisch eudipleure Formen kommen nur bei gewissen diskoiden Radiolarien häufig vor, und diese besitzen denn auch

bei den Körpern der einzellebenden die Form des kugeligen oder monaxonen Tropfens, sondern mehr oder weniger unregelmäßige, wengleich natürlich mechanisch streng gesetzmäßige Formen vorherrschen, ist wahrscheinlich hauptsächlich durch ihre beträchtlichere Größe bedingt.

in der Symmetrieebene ein eigenes aktives Lokomotionsorgan, eine Geißel, das sogenannte Sarkodeflagellum der Autoren (Fig. 247).

Das Moment, welches gerade bei Rhizopoden und deren Schalen im größten Umfange bilaterale Gestaltung nach sich zieht, ist endlich der Übergang zur spiraligen Aufrollung. Alle spiraligen Formen besitzen bilaterale (eudipleure) Grundform [falls sie nicht durch einseitige Aufrollung, wie die Schnecken (Fig. 266), noch zur dysdipleuren übergehen (Fig. 232)], besonders schön zeigt sich der Vorgang der Achsendifferenzierung aber in den Fällen, wo die Aufrollung erst in ihren ersten Anfängen begriffen ist (Fig. 231), solche Formen schließen sich den Schalen mit umgebogenem Mündungshalse unmittelbar an. — Die mechanische Ursache der spiraligen Aufrollung werden wir nachher zu besprechen haben.

Weiter haben wir einer höchst interessanten Gruppe von Erscheinungen der Gerüstbildung zu gedenken, in der uns die Blasenspannung bei Radiolarienschalen auch als Bildnerin der äußeren Form, des ganzen Bauplanes entgegentritt. — Ein in einem Medium frei schwebender, aus vier großen Blasen bestehender Blasenkomplex, dem noch eine kleine Blase eingefügt ist, zeigt die in Figur 161 dargestellte Formation. Es giebt nun eine Gruppe von Nassellarien, deren Schalen genau dem Zwischenwandssystem eines solchen Blasenkomplexes entsprechen; Figur 162 führt eine solche Form als Beispiel vor. Die Cephalis oder das Köpfchen entspricht der centralen kleinen Blase und die von ihr ausgehenden Gitterplatten den Zwischenwänden der anstoßenden 4 großen Blasen. Ein Vergleich der Figuren 161 und 162 lehrt auf den ersten Blick, daß die Übereinstimmung eine völlig exakte ist, daß die Form des Radiolariengerüsts ohne weiteres dem Zwischenwandssystem des Blasenkomplexes (ich habe dieses größerer Deutlichkeit wegen rot schraffiert) substituiert werden kann. Stellen wir uns den Weichkörper einer solchen Form vor, so vertritt die Centralkapsel die Stelle der mittleren kleineren Blase, die 4 großen Blasen werden dagegen 4 wirklichen riesigen Vakuolenblasen entsprechen, welche die extrakapsuläre skeletogene Sarkode nur in Form ihrer Zwischenwände dulden. Die in Figur 163 dargestellte Form ist auf denselben Typus zurückzuführen, nur hat bei ihr nur in den 3 oberen von der Cephalis ausgehenden Zwischenwänden Skelettbildung stattgefunden, während unten nur die 3 Kanten, in denen die 3 nach abwärts gehen-

den Sarkodeplatten zusammenstoßen, als 3 Stacheln¹⁾, verkieselt sind. Vermutlich liegen noch anderen, in dieser Hinsicht weniger deutlich ausgeprägten (infolge einer mehr oder weniger unvollständigen Verkieselung der protoplasmatischen Vakuolenzwischenwände) Gerüstformen dieselben Gestaltungsverhältnisse des Weichkörpers als Bildungsursache zu Grunde; an denselben Typus erinnert z. B. der Bau der Nassellarienschale von Figur 131, das Köpfchen und die basalen Partien zeigen analoge Formation und die Tendenz des Apikalstachels, in 3 meridionalen Ebenen Apophysen auszusenden, ist eine weitere Übereinstimmung.

Nachdem wir im Vorstehenden die promorphologische Achsen-differenzierung der Rhizopodenschalen betrachtet haben, wenden wir uns nun einem zweiten, für die Schalengestaltung sehr wichtigen Moment, dem Wachstumsmodus zu.

Nach der Art und Weise des Wachstums der Schale können wir die Rhizopoden in 3 Gruppen einteilen:

Erstens solche, deren Schalen gleich in ihrer definitiven Form und Größe angelegt werden und überhaupt kein sekundäres Wachstum zeigen. Hierher gehören die einschaligen resp. ein-kammerigen Formen (Fig. 7—10, 24, 33, 102, 104—106, 127, 128, 130, 132, 134, 142, 143, 145, 147, 162, 163, 191—194, 214, 216, 217, 222, 227, 229, 230, 233, 235, 236, 240—242, 244—246, 275).

Zweitens diejenigen Rhizopoden, deren Schalen noch kürzere oder längere Zeit nach dem Beginn der Schalenbildung gleichmäßig und kontinuierlich fortwachsen. Hier ist der Cornuspira-Typus zu nennen, bei welchem die kugelige Anfangskammer zur langen, spiralgig aufgerollten Röhre fortwächst (Fig. 37, 261, 263), und von festgewachsenen Typen *Carpenteria*, wo der Sarkode-

1) Wir hatten gesehen, daß sich der Befund des basalen Dreifußes von dem primären Vierstrahler, der der Gerüstbildung der Nassellarien zum Ausgange dient, herleitet. Derselbe Befund des basalen Dreifußes ergibt sich nun auch, wie wir sehen aus den den soeben in Rede stehenden Gerüstbauten zu Grunde liegenden Verhältnissen. Es ist dies leicht verständlich, wenn wir bedenken, daß wir es mit einem Befunde zu thun haben, der durch generelle primäre Verhältnisse bedingt und angelegt, bei der in Rede stehenden speziellen Gruppe von Erscheinungen durch erneutes Auftreten von im Prinzip gleichen mechanischen Verhältnissen wieder übernommen und weiter ausgebildet wird.

körper ein emporwachsendes und sich mehrfach verzweigendes Bäumchen bildet (Fig. 280).

Über diese beiden ersteren Wachstumskategorien ist nichts Besonderes weiter zu bemerken, ihr Wesen und die sich aus ihm ergebenden Konsequenzen leuchten ohne weiteres ein, einer etwas näheren Betrachtung müssen wir dagegen noch die dritte Wachstumskategorie, den ruckweisen, rhythmischen Wachstumsmodus, unterziehen.

Zunächst müssen wir zwischen 2 verschiedenen Typen des rhythmischen Schalenwachstums, dem konzentrischen und dem terminalen Wachstumstypus, unterscheiden. Diese Wachstumstypen stehen in einem ganz bestimmten Kausalverhältnis zu 2 entsprechenden Bauarten einkammeriger Schalen resp. der Anfangskammern, von denen das Wachstum der mehrschaligen ausgeht, und die wir den Wachstumstypen als korrespondierende Formtypen gegenüberstellen wollen. Zwischen den beiden Formtypen und den beiden Wachstumstypen besteht ein vollständiger Parallelismus, jeder der beiden Wachstumstypen ist die Fortführung des entsprechenden, ihm zum Ausgange dienenden Formtypus.

Beginnen wir mit dem perforaten Formtypus. Zu ihm gehören die Schalen, welche allseitig gleichmäßig von Porenöffnungen zum Durchtritt der Pseudopodien durchbrochen sind, ohne daß eine durch besondere Größe und einflußreiche Stellung ausgezeichnete Hauptöffnung zu unterscheiden ist; solche Schalen weisen auf einen Weichkörper hin, der seine Pseudopodien allseitig gleichmäßig, oder doch in mehr als einer Richtung verstärkt, aussandte und durch sie mit der Außenwelt in Verkehr trat. Zu diesem Formtypus gehören die Kugelschalen der Radiolarien, denen sich die linsenförmig abgeplatteten und in der Richtung einer Hauptachse gestreckten Schalen als abgeleitete Formen unmittelbar anschließen. Aus dem perforaten Formtypus ergibt sich bei eintretendem sekundären Schalenwachstum der konzentrische Wachstumstypus ganz von selbst. Ein Sarkodekörper mit nach allen Seiten hin gerichtetem radialen Verkehr und radialer Stromrichtung wächst auch allseitig und scheidet dementsprechend auch allseitig Gerüstsubstanz, um die erste Kugelschale weitere konzentrische Hohlkugeln, ab. So entstehen von dem konzentrischen Wachstumstypus aus die Systeme konzentrischer Kugelschalen (die Mechanik des konzentrischen Schalenwachstums wurde auf S. 372—374 bereits ausführlich besprochen). Zeigte die erste Schale eine promorpho-

logische Achsendifferenzierung, so folgen ihr hierin meist auch die folgenden, äußeren Schalen, und es können sich so mehrere linsenförmig-abgeflachte oder langgestreckte Schalen konzentrisch umschließen. Die Differenzierung der Grundform kann aber noch extremer werden, so daß um die erste innerste Schale die nächsten gar nicht mehr vollständig, sondern nur teilweise und zwar in der Richtung des einseitig verstärkten Wachstums gebildet werden: an eine in der Äquatorealebene einseitig stark entwickelte Anfangsschale pflegen sich so die nächsten Schalen nur noch in Form von äquatoralen konzentrischen Ringen, an eine solche, welche in der Richtung der Hauptachse gestreckt ist, in Form von beiderseitigen polaren Kuppelaufsätzen anzusetzen. Häufig findet während des individuellen, nach außen fortschreitenden Wachstums der Schale eine successive Steigerung des einseitigen Wachstums resp. der Achsendifferenzierung statt: so ist bei der in Figur 225 (teilweise) dargestellten Form die innerste Schale noch kugelrund, die nächste ist schon linsenförmig abgeplattet, aber noch vollständig ausgebildet, während die darauf folgenden nur noch als konzentrische Ringe entwickelt sind; analoge Verhältnisse können bei einseitigem Wachstum in der Richtung der Hauptachse vorkommen und eine Kugelschale, ein oder mehrere monaxon-langgestreckte, aber noch vollständige Schalen, und 2 beiderseitige Reihen polarer Kuppelaufsätze aufeinanderfolgen. Möglicherweise haben wir in diesen Befunden eine ontogenetische Rekapitulation der phylogenetischen Wandlung der Grundform zu erblicken? — Aber auch bei den genannten, durch Modifizierung der Grundform veranlaßten Wachstumsweisen findet das Wachstum von einer mittleren, centralen Schale aus nach mehr als einer, mindestens zwei Richtungen hin gleichmäßig statt und somit ordnen auch sie sich als abgeleitete Spezialfälle dem konzentrischen Wachstumstypus unter. Perforater Formtypus und konzentrischer Wachstumstypus stellen sich uns somit als ein einheitliches, durch denselben Organisationstypus bedingtes Ganze dar, das wir als die perforat-konzentrische Bauart oder den perforat-konzentrischen Baustil bezeichnen können.

Dem perforaten Formtypus steht der pylomatische Formtypus gegenüber, demselben gehören alle mit einer Hauptmündungsöffnung, einem Pylom, versehenen Schalen an, die auf einen Weichkörper hinweisen, der, im Gegensatz zum perforaten Formtypus, in der Richtung eines, eben durch das Pylom bezeichneten Radius

eine einseitig verstärkte Sarkodeströmung unterhält. Ist das Pylom die einzige Öffnung und die übrige Schalenwand solid, so kann man daraus entnehmen, daß der radiale Verkehr ausschließlich auf das Pylom beschränkt ist (imperforate Thalamophoren und einige Phäodarien (es ist hier natürlich nur von denjenigen Strömungen die Rede, die unmittelbar aus dem Hauptkörper herauskommen und nicht von Pseudopodien, die nur dem extrakortikalen, die Schalen außen überziehenden Exoplasma angehören, solche können natürlich auch bei imperforaten Schalen an allen möglichen Stellen hervorgehen, vergl. Fig. 7); sind außer dem Pylom noch Porenöffnungen in der Schale vorhanden, so sind dieselben doch viel unbedeutender wie die Hauptmündungsöffnung, und dasselbe Verhältnis wird auch für die hindurchtretenden Sarkodeströmungen vorliegen, auch hier findet durch das Pylom der Hauptverkehr statt (perforate Thalamophoren und pylomatische Radiolarien). Ebenso wie aus dem perforaten Formtypus der konzentrische Wachstumstypus, so ergibt sich aus dem pylomatischen Formtypus ganz von selbst der terminale Wachstumstypus. Bei eintretendem sekundären, rhythmischen Wachstum wächst der Weichkörper in der durch die Hauptsarkodeströmung und die Hauptmündungsöffnung bereits angezeigten Richtung weiter und baut vor der jeweilig letzten Pylomöffnung eine Kammer nach der anderen an (vergl. S. 233—235 u. Fig. 11—14). So entstehen die geraden, gebogenen oder spiralgig aufgerollten Kammerreihen der mehrgliedrigen Nassellarien und polythalamen Thalamophoren. Der terminale Wachstumstypus ist die unmittelbare und naturgemäße Fortführung des pylomatischen Formtypus, beide Typen zusammen ergeben die pylomatisch-terminale Bauart oder den pylomatisch-terminalen Baustil.

Dasselbe, was wir über die successive Größenzunahme der Kammern der polythalamen Thalamophoren sagten, gilt auch für die mehrgliedrigen Nassellarien, also für die terminal und rhythmisch wachsenden Rhizopodenschalen im allgemeinen, wir können daher hier auf das im I. Abschnitt (S. 235) Gesagte verweisen. Auch bei Nassellarienschalen kann man nicht selten bei den letzten Kammern eine Größenabnahme konstatieren, zuweilen verjüngt sich das Ende der Schale und spitzt sich zu, ja häufig ist sogar die letzte Kammer völlig geschlossen (Fig. 140), so daß man auch hier, und zwar im wahren Sinne des Wortes von geschlossenen Formen reden kann.

Die Ableitung der vielgliedrigen Nassellarienschalen aus der ersten primären Schale oder dem Köpfchen (Cephalis) hatten

wir bereits im III. Abschnitt (S. 332—334) Gelegenheit zu erörtern, in Bezug auf die morphologische Auffassung der polythalamen Thalamophorenschalen halten wir es dagegen für angebracht, einen Punkt noch kurz zu beleuchten.

Den mutmaßlichen phylogenetischen Verlauf der Gliederung der Schale in eine Reihe einzelner Kammerabschnitte können wir uns auch bei Thalamophoren durch vergleichend-morphologische Betrachtung des vorhandenen Formenreichtums in ziemlich zufriedenstellender Weise zurechtlegen. Er gestaltet sich für die beiden Hauptgruppen der Thalamophorenverwandtschaft, den Cornuspiriden- und Lituoliden-(Nodosarien-) Typus NEUMAYR'S (vergl. die Tabelle auf S. 250—251) in verschiedener Weise.

Der Lituolidentypus läßt sich bis auf die ursprünglichsten Astrorhizidenformen zurückverfolgen. Eine typische Astrorhiza ist die primitivste und roheste Schalenform, die man sich denken kann, wir können sie rundweg als eine versteinerte resp. inkrustierte Amöbe bezeichnen (Fig. 251). Denken wir uns eine Amöbe mit ausgestreckten Pseudopodien auf schlammigem oder sandigem Boden umherkriechen und die Bodenpartikelchen an ihrer klebrigen Oberfläche anhaften, so haben wir eine Astrorhiza und vermutlich auch ihre thatsächliche Entstehung. (Wir hatten oben die Kugel als die primitivste und einfachste Form bezeichnet, dies ist sie auch für einen frei im Wasser schwebenden Sarkodetropfen; sinkt hingegen ein Tropfen auf den Boden herab, so wird er hier einer Amöbe ähnlich auseinanderfließen, für die auf einem festen Substrat kriechende Lebensweise ist also die der Amöbe die primitivste und naturgemäß, d. h. physikalisch begründete.) An Formen, von deren großem, scheibenförmigem Mittelstück zahlreiche Pseudopodienröhren ausstrahlen (Fig. 251), schließen sich solche an, bei denen das Mittelstück kleiner, die Zahl der Röhren geringer, die Röhren selbst aber länger sind; das Mittelstück erscheint dann nur mehr als Verbindungsstelle der langen Sandröhren (Fig. 252). Ein weiterer Fortschritt besteht darin, daß die Höhle des Mittelstückes sich zu einer schärfer umgrenzten Kammer ausrundet, von der die Röhren ausgehen (Fig. 253). Endlich vermindert sich die Zahl der Röhren bis auf zwei, die an der Centalkammer eine einander polar gegenüberstehende Stellung und gleichen, geradlinigen Verlauf annehmen. Eine solche Form macht dann den Eindruck einer einzigen geraden Röhre, in deren Mitte sich eine

spindelförmige Kammererweiterung befindet (Fig. 254). Zu dem einen Kammersegment gesellen sich dann durch fortgesetzte Teilung der Röhre (die vielleicht auf der oben (S. 417—421) geschilderten Segmentierung von Flüssigkeitscylindern beruht) weitere Kammerabteilungen hinzu. Bei den primitiveren Formen ist die Segmentierung erst schwach ausgeprägt (Fig. 255), bei anderen sind die Kammern schon schärfer voneinander abgesetzt (Fig. 256), bis wir durch kontinuierliche Übergänge zu den typischen Kammerreihen der Nodosarien hinübergeführt werden (Fig. 257, 258). Der Übergang zu den höher entwickelten Typen des Lituolidenstammes ist endlich in der spiraligen Aufrollung der Kammerreihe gegeben (Fig. 259, 260).

Der Hauptunterschied des morphologischen Entwicklungsganges des Cornuspiriden- vom Lituoliden-Typus besteht darin, daß bei dem Cornuspiridentypus eine regelmäßig gebaute und spiralig aufgerollte Schale schon vor Beginn der Segmentierung vorhanden ist. Die Entwicklung nimmt von Cornuspira und verwandten Formen ihren Ausgang (Fig. 37, 261), die Schale ist hier eine gleichmäßig fortwachsende und deshalb kontinuierliche, ununterbrochene, zu einer Spirale aufgerollte Röhre. Der Beginn des ruckweisen Wachstums und der Gliederung der Röhre tritt auch hier ganz allmählich ein. So begegnet man neben den typischen Cornuspiren Formen, die die ersten schwachen Anfänge ungleichmäßigen Wachstums zeigen und deren Röhren hie und da Einschnürungen und Absätze besitzen (Fig. 262). Aber auch bei noch völlig regelmäßigen Cornuspiren sind oft im ganzen Verlaufe des Röhrengewindes dicht aufeinanderfolgend zahlreiche Anwachsstreifen bemerkbar (Fig. 263), ein Befund, der ebenfalls als Äußerung beginnenden ruckweisen Wachstums zu betrachten ist. Einen Schritt weiter werden wir durch sogenannte monströse Formen geleitet, ein gutes Beispiel ist die in Figur 264 dargestellte Cornuspira, dieselbe wird von BRADY als zu der in der vorhergehenden (darüberstehenden) Figur 263 wiedergegebenen Art gehörige Monstrosität bezeichnet. Sie besitzt wie diese, besonders an dem letzten Umgang der Röhre, deutlich ausgeprägte und noch weiter wie bei der normalen Form voneinander abstehende Anwachsstreifen und das letzte Drittel des äußersten Umgangs ist durch eine scharfe Knickung und darauffolgende Verjüngung von der vorhergehenden Röhre als besonderes Glied scharf abgesetzt. Die hier noch als Ausnahme auftretende, durch abgesetztes Wachstum hervorgerufene Knickung wird bei der Weiterentwicklung

des Cornuspiridentypus zur Regel. Zunächst kommen wir bei der weiteren Verfolgung der Entwicklungsrichtung zu der Gattung *Ophthalmidium* (Fig. 265). In den ersten von der kugligen Anfangskammer ausgehenden Umgängen stimmt *Ophthalmidium* noch vollständig mit *Cornuspira* überein, dann aber beginnen die Knickungen der Röhre, die sich in unregelmäßigen Abständen wiederholen. Von *Ophthalmidium* aus läßt sich die Entwicklung der höheren typischen Milioliden ohne weiteres verstehen, der Hauptfortschritt besteht darin, daß sich das lokale Auftreten der Knickungen in der Weise regelt, daß auf jeden halben Umgang der Spirale eine Knickung kommt und daß sich die Kammerabsetzungen in der Richtung einer durch die centrale Anfangskammer gehenden Hauptachse polar gegenüberstehen (*Quinqueloculina*, *Triloculina*, *Biloculina*). Das Endresultat der Entwicklung des Cornuspiridentypus ist im Großen und Ganzen dasselbe wie das des Lituolidentypus: eine in aufeinanderfolgende Kammerabschnitte segmentierte, spiralg aufgerollte Röhre.

Vergleichen wir nun die durch die vergleichend-morphologische Betrachtung gewonnene Phylogenie der gekammerten Rhizopodenschalen mit deren Ontogenie. Bei den Nassellarienschalen stimmt alles ganz gut; durch Überkleidung des primären Vierstrahlers mit einer Gitterplatte entsteht phylogenetisch die erste einkammerige Nassellarienschale, von der sich die mehrkammerigen durch Entwicklung weiterer Kammern in der Richtung der Pylomachse ableiten, ebenso wie bei der ontogenetischen Entwicklung einer mehrgliedrigen Cyrtidenschale zunächst das Köpfchen angelegt wird, welches dann erst während des Verlaufes der Entwicklung zur Kammerreihe auswächst. Nicht so dagegen bei den Thalamophoren. Auch bei ihnen wird ontogenetisch zunächst die erste Kammer gebildet, an die sich dann successive die weiteren Kammern anschließen; hiergeben hat uns die vergleichende Morphologie plausibel gemacht, daß bei den primitiven Stammtypen die Röhre gleich im Anfang in ihrer ganzen Länge, nur ungliedert, vorhanden war und daß sich nur die Gliederung mit der Zeit auszubilden brauchte: in der Ontogenesis wird die Kammerung durch einen Sprossungsvorgang, in der Phylogenesis dagegen durch einen Segmentierungsvorgang erreicht. Wir haben hier einen der interessantesten Fälle, wo man mit dem sogenannten biogenetischen Grundgesetz in die Brüche kommt. Wenn man hier wie viele Biologen glauben würde, durch einfaches Nachgehen der Ontogenic die Phylogenie zu

haben, würde man sich in unlösbare Widersprüche verwickeln. In Wirklichkeit ist der uns hier zu Tage tretende Widerspruch jedoch nur scheinbar und löst sich bei einer näheren Betrachtung der Dinge von selbst. Die Kammerung beruht auf unterbrochenem, rhythmischem Wachstum, dieses ist das Produkt der phylogenetischen Entwicklung aus dem ursprünglichen, gleichmäßigen Wachstum; Wachstum ist ein Hauptfaktor der ontogenetischen Entwicklung, wenn nun eine Form die rhythmische Wachstumsart geerbt hat, so muß dasselbe bei Beginn der ontogenetischen Entwicklung natürlich zunächst einmal mit einem Wachstumsstoß anfangen, dem dann der 2., 3., 4. und so fort folgt. Das rhythmische oder wellenförmige Wachstum als solches und mit ihm die Kammerung der Schale in ihrer Totalität ist ein einheitliches Endprodukt der phylogenetischen Entwicklung, es wäre verkehrt, wenn man dasselbe in seine einzelnen Äußerungen, in seine aufeinanderfolgenden Wellen zerlegen und diese als Rekapitulation ebensovieler phylogenetischer Entwicklungsstadien deuten wollte. Interessant ist es, daß wir in der Metamerenbildung der Tiere genau dasselbe Verhältnis haben. Eine Bandwurmkeite sproßt aus dem Scolex, ein Annelid aus der Trochophora- und der Körper eines gegliederten Krebses aus der ungegliederten Naupliuslarve hervor; hieraus schloß man noch bis vor kurzem, daß der Scolex allein dem Vorfahren der Cestoden, die Trochosphaera der Stammform der Anneliden und der Nauplius derjenigen der Crustaceen entspreche; ja man machte sogar Vergleiche zwischen einem segmentierten Tierkörper und einem Tierstock, zwischen Metameren und Personen; bei Cestoden ist diese Betrachtungsweise noch jetzt sehr verbreitet. Inzwischen haben sich die Ansichten dadurch, daß man der weit wichtigeren vergleichenden Anatomie mehr Beachtung schenkte, gewendet, und man leitet die Cestoden von ungegliederten Plattwürmern, die Anneliden von ungegliederten Würmern durch allmähliche Ausbildung der Segmentierung und die Crustaceen von phyllopodenartigen Urkrebsen, die ihrerseits wieder auf Anneliden zurückzuführen sind, ab.

Das Einzige, was sich gegen die oben entwickelte Phylogenie des Lituolidenstammes anführen ließe, ist die Gattung *Lagena*. Dieselbe scheint in der That der vergleichend-morphologischen Betrachtung die einkammerige Stammgruppe der Nodosarien zu repräsentieren. Neuerdings neigt man sich jedoch mehr dazu, *Lagena* als eine auf dem einkammerigen Entwicklungsstadium stehen gebliebene,

reduzierte Nodosarie zu betrachten¹⁾; ebenso wie man die Rotatorien früher für die der Trochophora entsprechende Stammgruppe der Anneliden hielt, jetzt hingegen als auf dem Trochophorastadium stehen gebliebene und geschlechtsreif gewordene Anneliden anspricht. — Außerdem halten wir es aber auch für sehr leicht möglich, daß die Lagenen mit dem Lituolidenstamm überhaupt nichts zu thun haben und ebenso wie die Gromien und ähnliche Süßwasserrhizopoden selbständige und ursprünglich einkammerige Formen sind (vergl. auch Fig. 244). Es hat jedoch keinen Zweck, sich in derartige phylogenetisch-spekulative Tifteleien einzulassen, da dieselben doch zu keinem festen Resultate führen.

Überhaupt ist in Bezug auf die eben entwickelten phylogenetischen Ausführungen zu bemerken, daß sie nur sehr bedingt aufzunehmen sind. Sie ergeben sich allerdings aus der vergleichenden Betrachtung der Formen ganz ungezwungen und dürften auch wenigstens zur übersichtlichen Zusammenstellung dieser ganz zweckmäßig sein. Wenn aber alle phylogenetischen Spekulationen ihrem Wesen nach mehr oder weniger unsicherer hypothetischer Natur sind und Formähnlichkeit nie sicher auf Blutsverwandtschaft zu schließen gestattet, so gilt dies ganz besonders im Reiche der primitiven Rhizopoden, bei denen gemäß ihrer einfachen Natur das mehrfache selbständige Entstehen gleicher und ähnlicher Formen an verschiedenen Stellen der ungeheuren Verwandtschaft sehr leicht möglich, um nicht zu sagen sehr wahrscheinlich ist.

Die Schneckenschalen zeigen zum Teil gleichmäßiges Wachstum, meist kann man aber auch hier als erstes schwaches Zeichen rhythmischen Wachstums Zuwachsstreifen mehr oder weniger deutlich beobachten; zum Teil ist aber auch eine typische Gliederung der Schale vorhanden, besonders bei größeren Meeresschnecken. Der Vergleich der Schneckenschalen mit denen der Thalamophoren ist aber auch deshalb noch interessant, weil man unter den Ersteren häufig Formen begegnet, die durch Wachstumsperioden zweifacher Ordnung, ständig miteinander abwechselnde Haupt- und Nebenwellen des Wachstums gebildet sein müssen. Als Beispiel möge die in Figur 266 dargestellte Schneckenschale dienen. Die Segmentierung ist hier, wie es bei den Schneckenschalen die Regel ist, in über die Schalenwindungen quer hinlaufenden Kämmen gegeben, von denen aber immer ein hoher, stärker ausgebildeter mit einem niedrigeren, schwächeren Kamm abwechselt. Die Hauptkämme stellen sich deutlich als Abgüsse des nach außen umgeschlagenen, vielfach gefalteten Mantelrandes dar, ein Hauptkamm beschließt auch den letzten Mündungsrand der Schale. Beim Beginn der nächsten Hauptperiode des Wachstums wird sich der Mantelrand aus den Falten des Mündungsrandes der Schale ablösen und zur Bildung des nächsten Schalenabschnittes vorwachsen; unterwegs tritt ein kurzer Stillstand, eine kleinere Ruhepause ein, die als Zeichen einen niedrigeren Kamm hinterläßt, worauf der Man-

1) Vergl. NEUMAYR, Stämme des Tierreichs, S. 183, Anm. 2.

tel die zweite Hälfte der Wachstumsperiode vollendet. Nach Abschluß derselben breitet er sich wieder nach außen aus, das Tier lebt in der vergrößerten Schale so lange, bis eine weitere Vergrößerung nötig wird, worauf sich dann die nächste Wachstumsperiode, der nächste Vorstoß des Schalenwachstums einleitet.

Die Segmentierung der Schneckenschalen ist nur äußerlich, eine Trennung der Schalenhöhle durch Scheidewände, die, wie bei den Thalamophoren, nur durch eine oder mehrere enge Porenöffnungen durchbrochen sind, verträgt sich nicht mit der hohen Organisation des die Schale ausfüllenden Mollusks. Dagegen sind die Schalen der Cephalopoden durchweg durch Scheidewände gekammert, hier sitzt aber das Tier auch nur in der jeweilig letzten Kammer, die man deshalb als Wohnkammer bezeichnet. Wird ihm diese zu klein, so rückt es ein Stück vor, baut sich eine weitere größere Kammer an und schließt den verlassenen Raum hinter sich durch eine Scheidewand ab, u. s. f. Das Wachstum, resp. das Verhältnis des Organismus zur Schale ist also hier ein prinzipiell anderes wie bei Schnecken und Thalamophoren.

Bei den Cephalopoden-, speziell den Ammonitenschalen sind die Kammerscheidewände wie bekannt vielfach gewunden und gebogen und veranlassen durch ihren seitlichen Ansatz an die Schalenwand entsprechend gewundene Kammergrenzen, die Lobenzeichnungen, welche man an jeder Ammonitenschale beobachten kann. Es verdient nun als höchst merkwürdiges und interessantes Faktum hervorgehoben zu werden, daß auch bei Thalamophorenschalen hie und da ganz entsprechende Verhältnisse wiederkehren, als prägnantes Beispiel habe ich in Figur 267 die Abbildung der *Amphistegina Lessonii* d'Orb. (nach Möbius) wiedergegeben, dieselbe besitzt dieselben Lobenzeichnungen wie eine Cephalopodenschale und zeigt überhaupt auffallende Ähnlichkeit mit einer Ammonitenschale. Dieses Auftreten derselben morphologischen Befunde bei zwei Organismengruppen, die sonst miteinander gar nichts zu thun haben, legt die Vermutung nahe, daß auch hier vielleicht, ebenso wie beim Vierstrahlergerüst, ein und derselbe allgemeingültige, vom Organismus unabhängige physikalische Bildungsfaktor im Spiel ist?

Durch das terminale Wachstum zerfällt eine Schale in eine Anzahl kettenförmig aneinandergereihter Schalen, sie büßt hierdurch den Eindruck einer einheitlichen Schale, einer geschlossenen Form mehr oder minder ein. Es giebt nun einen Vorgang, welcher dieser Decentralisierung entgegenstrebt und wieder mehr oder weniger vollständig eine Centralisation und Integration der aus zahlreichen Kammern zusammengesetzten Schale herbeiführt. Die Kammern gruppieren sich enger aneinander, legen sich aufeinander, übereinander oder umwachsen und umhüllen sich sogar gegenseitig. Es geschieht dies in verschiedenartiger, gleich näher

zu besprechender Art und Weise, als typisches Beispiel möge fürs erste die durch die ganze Thalamophorenverwandtschaft weit verbreitete spiralige Aufrollung genannt werden. — Wie haben wir uns die Mechanik dieser Vorgänge zu denken? — Auch hier ist es die Flüssigkeitsmechanik und speziell die Oberflächenspannung, welche uns der Lösung des Rätsels auf die Spur verhilft. Wir hatten uns klar gemacht, daß die Oberflächenspannung im allgemeinen zwischen solchen Stoffen am geringsten sein wird, welche die meiste Verwandtschaft und Ähnlichkeit miteinander besitzen, welche am meisten geneigt sind, durch Diffusions- und Lösungsvorgänge zu einander in regen Stoffaustausch zu treten. Zuweilen scheint die Oberflächenspannung ein sehr empfindlicher Maßstab für stoffliche Verwandtschaft und Differenz zweier Körper zu sein. So beobachtete KARL BRANDT¹⁾, daß Syncytien kolonialer Radiolarien ein und derselben Spezies miteinander zu einem einheitlichen Qualster zusammenkleben und verschmelzen können, nicht dagegen solche, die verschiedenen Arten angehören; ein Verhalten, welches augenscheinlich auf Differenzen in der Oberflächenspannung zurückzuführen ist; zwischen zwei gleichartigen Sarkoden derselben Art besteht überhaupt keine Oberflächenspannung, sie vereinigen und mischen sich ohne weiteres; zwei Sarkoden verschiedener Radiolarienarten werden chemisch und physikalisch zwar sehr ähnlich sein, ihre Unterschiede werden äußerst subtiler Art sein, aber immerhin genügen, um eine wenn auch noch so geringe gegenseitige Spannung zu bewirken, die eine völlige und dauernde Vereinigung verhindert. — Denken wir uns eine monothalame Thalamophore, die eben im Begriff ist, die zweite Kammer zu bilden. Die aus der Mündungsöffnung herausgetretene, für die nächste Kammer bestimmte Protoplasmapartie (vergl. Fig. 13) ist derselben bildenden Kraft der Oberflächenspannung unterworfen, die auch der ersten Kammer ihre Form gab, nur haben sich bei ihr die Verhältnisse etwas kompliziert. Bei der Gestaltung der Anfangskammer kam (von der Schwerkraft abgesehen) nur der eine Faktor der Oberflächenspannung zwischen Sarkodekörper und umgebendem Meerwasser in Betracht, bei der Gestaltung einer zweiten Kammer müssen wir aber außerdem noch die Oberflächenspannung zwischen dem Sarkodekörper dieser zweiten Kammer und dem exoplasmatischen Überzug der ersten Schale, dem extrakortikalen

1) K. BRANDT, Die koloniebildenden Radiolarien des Golfes von Neapel, S. 78—82.

Exoplasma der vorhergehenden ersten Kammer in Rechnung ziehen. Der erstere Faktor, die Oberflächenspannung zwischen Sarkode und Meerwasser, wird sich etwa gleich geblieben sein und einen bestimmten Grad besitzen, die Oberflächenspannung zwischen dem Exoplasmaüberzug der ersten Kammer und dem Protoplasma der zukünftigen zweiten wird dagegen gleich Null sein oder doch in engen Grenzen um Null herum schwanken. Das extrakortikale Exoplasma der ersten Kammer wird infolgedessen bestrebt sein, die aus der Mündungsöffnung herausgetretene Sarkodemasse an sich heranzuziehen, diese wird, falls nicht andere Momente entgegenstehen, dieser Anziehung folgen und mehr oder weniger weit auf die erste Kammer herabfließen, statt sich schlank von derselben zu erheben. Hierdurch erklärt sich die Tendenz der Kammern einer Schale, von der gestreckten Richtung abzuweichen und sich enger aneinander anzuschließen, finden die Integrationsvorgänge der Thalamophorenschalen ihre natürliche Erklärung. Dieselben können, wie schon erwähnt wurde, in verschiedener Weise und in verschiedener Vollständigkeit erfolgen, woraus sich verschiedene Bautypen der Thalamophorenschalen ergeben, die sich aber uns von unserem allgemeinen ätiologisch-mechanischen Gesichtspunkte aus als Spezialfälle ein und derselben Erscheinungsgruppe unterordnen, die wir passender Weise eben als die der Integrationsvorgänge bezeichnen können. — Der einfachste Fall ist der, daß die Sarkode der neu zu bildenden Kammer an der vorhergehenden Kammer zu allen Seiten eine Strecke weit herabfließt, es entstehen so Kammerreihen, deren Kammern mehr oder weniger weit übereinandergestülpt resp. ineinandergesteckt erscheinen (Fig. 268). Erfolgt das Herabfließen nur zweiseitig, so reiten die Kammern aufeinander, wie wir es bei dem Frondiculantypus finden. Fließt die Sarkodemasse der zweiten Kammer einseitig an der ersten herunter, so ist bei der Bildung der 3. Kammer die der 2. entgegengesetzte, freigebliebene Seite eine Lücke, die die Sarkodemasse der 3. Kammer auszufüllen trachtet, die 4. Kammer setzt sich dann wieder auf der gegenüberliegenden Seite über der nun tiefer liegenden 2. an und so geht, nachdem einmal der entsprechende Anfang gemacht ist, die Übereinanderlagerung der Kammern regelmäßig alternierend von der einen Seite zur anderen im Zickzack weiter; es entsteht ein Baustil, den wir bei der großen Gruppe der Textilariden verkörpert finden (Fig. 269). Ähnlich ist die Gruppierung der Kammern bei der in Figur 270 dargestellten Polymorphina, nur ist die Zweiseiligkeit nicht so scharf

ausgeprägt, deshalb, weil hier die Kammern noch inniger und vollständiger übereinandergreifen, was der ganzen Form einen äußerlich abgerundeten einheitlichen Habitus verleiht, daher vielleicht auch ihr Beiname *rotundata* BORNEMANN'S. — Geht von einer kugeligen Anfangskammer sei es ein gleichmäßiges, sei es ein rhythmisches Wachstum aus, so kann sich der aus der Mündungsöffnung herauswachsende Sarkodestrom zunächst infolge irgend eines unwesentlichen, zufälligen äußeren Anstoßes nach irgend einer Seite zu dem Exoplasmaüberzug der Anfangskammer überneigen; durch diesen ersten Schritt ist dann aber die Windungsrichtung einer sich entwickelnden Spirale ein für allemal fest bestimmt; der Sarkodestrom wird dann in der einmal angegebenen Richtung zunächst die Anfangskammer umwachsen, um dann auf dem Rücken der jeweilig nächst-inneren, unteren Windung allmählich fortfließend den Bau der Schalenröhre resp. der Kammerreihe in der Spirale herumzuführen (vergl. Fig. 231, 37, 261—265 und die übrigen Abbildungen spiraliger Formen). Noch gesteigert wird endlich der durch das spiralige Wachstum bewirkte Integrationsprozeß der Schale dadurch, daß die Spiralmgänge die Tendenz zeigen, sich auch seitlich über die nächst-inneren Umgänge herabzuerstrecken und so die älteren Teile der Schale zu umwachsen. Diese Umwachsung der älteren Schalteile durch die jüngeren kann man in ihrem allmählichen Fortgange besonders schön bei den Milioliden beobachten, es läßt sich hier eine successive Steigerung des Umgreifungsprozesses konstatieren von *Cornuspira* und *Spiroloculina*, wo noch alle Windungen frei zu Tage liegen, durch *Quinqueloculina*, *Triloculina*, *Biloculina* bis zu *Uniloculina*. Da, wo die Umgreifung vollständig durchgeführt wird, umhüllt die größte jüngste¹⁾ Kammer

1) Daß der Zuwachs sich successive steigert, seine Produkte successive an Größe zunehmen, ist für sämtliche Rhizopoden, konzentrisch sowohl wie terminal wachsende, allgemeine Regel und, wie wir uns bereits früher (vergl. S. 235 u. 426) klar machten, sehr natürlich, ebenso natürlich, wie daß ein Kapital, zu dem die Zinsen immer wieder geschlagen werden, immer mehr Zinsen produziert. — Als ein sehr prägnantes Beispiel von starker Größenzunahme speziell der letzten Kammer verdient u. a. besonders *Cymbalopora bulloides* d' Orb. (siehe BRADY, Challenger-Report, pl. 102, Fig. 8) Erwähnung, wo das Verhältnis derart ist, daß die ganze übrige Schale nur als kleine flache, der mächtig aufgetriebenen kugeligen Endkammer aufsitzende Kappe erscheint, die gegebenenfalls bequem 10mal in der letzteren Platz finden könnte.

jedesmal die gesamte übrige Schale; wenn man eine solche Form im unversehrten Zustande von außen betrachtet, sieht man nur die Schalenoberfläche der jüngsten letzten Kammer, und erst wenn man diese aufbricht, sieht man die nächste Kammer (eine Form, bei der dieses Verhältnis nahezu erreicht ist, giebt Fig. 271). — Es wurde häufig beobachtet, daß eine Globigerinenschale in einer großen kugelrunden Schale eingeschlossen war (Fig. 273); genau dieselben kugelrunden, von zahlreichen Poren durchbohrten Schalen waren aber auch ohne eingeschlossene Globigerinenschale beobachtet und zu einer eigenen Gattung *Orbulina* erhoben worden. Daß die beiden Schalenformen der *Globigerina* und *Orbulina* vereinigt bei demselben Individuum vorkommen und ihre Übereinstimmung in Bau und Struktur der Schalenwand spricht für einen genetischen Zusammenhang beider Formen; auf der anderen Seite ist es dagegen auffallend, daß beide Formen noch öfter getrennt bei verschiedenen Individuen vorkommen und daß die konstatierte Vereinigung beider der Art ist, wie wir ihr bei keiner anderen Schalenbildung der Rhizopoden begegnen: die Globigerinenschale schwebt lose in der Hohlkugel der *Orbulina* darin, ohne mit ihr materiell verbunden, etwa an irgend einer Stelle der Innenfläche der *Orbulina* angekittet zu sein (Fig. 273). Zur Deutung dieser merkwürdigen Befunde ist viel diskutiert und sind verschiedene, zum Teil recht abenteuerliche Ansichten aufgestellt worden. Uns scheinen die Verhältnisse einfacher zu liegen, als es auf den ersten Blick scheint und im Anschluß an die vorhergehenden Erörterungen ihre natürliche Erklärung zu finden. Gerade bei den Globigerinen ist die Steigerung der Wachstumsenergie und die hierdurch bewirkte Größenzunahme der Kammern sehr beträchtlich (Fig. 272, 273), die jüngsten Kammern übertreffen die ersten und ältesten an Größe um ein Vielfaches. Wird nun bei einem Globigerinenindividuum die für die letzte Kammer bestimmte Sarkodemasse so mächtig, daß sie die ganze Schale zu überfluten und sich von deren Grundlage zu emanzipieren vermag (wodurch auch der bei *Uniloculina* noch gewährte Zusammenhang zwischen der älteren Schale und der Wandung der äußeren umgebenden jüngsten Kammer verloren geht), so wird sie als kugelrunder Tropfen dieselbe in ihrem Innern vollständig aufnehmen, und kommt es dann zur Schalenbildung, so haben wir einen Befund, wie er uns in Figur 273 entgegentritt. — Auch die *Orbulinen* ohne eingeschlossene Globigerinenschale sind erklärlich. Dafür, daß auch Resorption von Gerüstsubstanz bei der Bildung der

Kalkschalen der Thalamophoren eine Rolle spielt, hatten wir im ersten Abschnitt (S. 236—239) beweisende Belege beigebracht. Es liegt daher kein Hindernis im Weg, das Fehlen der Globigerinenschale in Orbulinen durch nachträgliche Resorption zu erklären. Die darwinistische Deutung würde demnach lauten: nach Bildung einer äußeren, alles umschließenden Kugelschale hat die Globigerinenschale ihren Zweck als schützendes Gehäuse verloren und wird daher rückgebildet, d. h. nachträglich wieder aufgelöst. — Wie ist aber diese Auflösung zu erklären? Unser ätiologisch-mechanischer Erklärungsversuch hierfür ist der: durch die plötzliche mächtige Ausdehnung des Sarkodekörpers wird das Lagerungsverhältnis der Schale in ihm ein ganz anderes; während die Schale den Sarkodekörper früher noch zu fassen vermochte und mit seinen Formen und Schichtungsverhältnissen harmonierte, tritt jetzt eine äußere Umgestaltung und innere Umlagerung des letzteren ein. Das skeletogene und motorische Exoplasma wird sich von der Globigerinenschale entfernen und sich der nunmehrigen Gestalt des Weichkörpers konform als periphere Schicht über den kugeligen Sarkodetropfen verteilen, die Globigerinenschale kommt somit aus dem schalenbildenden und schalenerhaltenden Exoplasma in das Entoplasma zu liegen, in dem sich hauptsächlich der Chemismus der Verdauung, überhaupt die vegetativen Prozesse des Stoffwechsels abspielen werden; die spezifischen Eigenschaften des Entoplasmas werden der Erhaltung der Schale ungünstig sein, in ihm fällt die Globigerinenschale allmählich der Auflösung anheim, etwa ebenso, wie es einem Knochen ergehen würde, der aus unserem Körper in unseren Magen gelangen und der zersetzenden Einwirkung der Magensäure anheimfallen würde. — Die drei beobachteten Befunde: 1) freie Globigerinenschale (Fig. 272), 2) Globigerinenschale von einer Orbulinaschale umschlossen (Fig. 273) und 3) leere Orbulinaschale sind wahrscheinlich weiter nichts wie individuelle Variationen, die durch ebenso viele Abstufungen in der Wachstumsenergie des Sarkodekörpers bedingt sind. Hält sich das Wachstum in dem successiven Kammerzuwachs konformen Grenzen, so bleibt es bei der Bildung einer einfachen freien Globigerinenschale. Steigert sich das Wachstum zuletzt sehr beträchtlich, so kommt es zur Bildung einer umschließenden Orbulinaschale; findet dies erst spät, kurz vor dem Tode resp. vor der Auflösung des Rhizopodenkörpers in Sporen statt, so bleibt die Globigerinenschale erhalten; tritt die letzte Wachstumswelle dagegen schon früh ein, so bleibt die

innere Globigerinenschale dem zerstörenden Einfluß des Entoplasma so lange ausgesetzt, bis sie gänzlich aufgelöst ist. — In der Bildung der Orbulinenschale sind wir beim höchsten Grade der Integration und Centralisation, speziell des Umgreifungsvorganges der terminal wachsenden polythalamen Thalamophorenschale angelangt; wir sehen wieder die primitive Form des kugeligen Tropfens und die dieser entsprechende Kugelschale erreicht, welche mit dem größten Volumen die geringste Oberflächenentfaltung vereinigt.

Um nach darwinistischen Prinzipien eine Erklärung der bei den terminal wachsenden Thalamophorenschalen so verbreiteten Integrationsvorgänge zu geben, stellte ich selbst vor 2 Jahren folgendes Raisonement an ¹⁾: „Der konzentrische Schalenbau hat einen Vorteil, welcher dem terminalen an und für sich abgeht. Ein System mehrerer ineinander geschachtelter Kugelschalen oder von Teilen solcher bildet ein nach außen abgeschlossenes, abgerundetes Ganze, welches äußeren mechanischen Angriffen eine möglichst geringe Oberfläche darbietet; gerade umgekehrt verhält es sich bei den Produkten des terminalen Wachstumsprozesses, bei denen 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.“

Diese Erörterung klingt zunächst ganz plausibel. Natürlich müssen wir in Bezug auf ihren Erklärungswert immer bedenken, daß sie, als darwinistische Erklärung, uns nur die große Verbreitung der Integrationsvorgänge als zweckmäßiger und daher durch die Naturzüchtung begünstigter Umstände eventuell verständlich machen könnte. Hier wie überall kann der Darwinismus mit seiner Selektionstheorie nur zeigen, inwiefern eine Bildung durch die äußeren Verhältnisse und Umstände zugelassen wurde, über die bewirkende Ursache, die *causa efficiens*, das eigentliche Wesen

1) Vergl. Pylombildungen, S. 110—114 und Betrachtungen über den Bau der Rhizopodenschalen, Biolog. Centralbl., Bd. IX, S. 333—352.

einer Bildung kann uns nur eine ätiologisch-mechanische Erklärung, wie wir sie in Bezug auf den in Rede stehenden Gegenstand oben versucht haben, Aufklärung verschaffen. Kehren wir nach dieser Erinnerung jedoch wieder zu unserem Thema zurück!

Nehmen wir also vorläufig an, die eben gegebene darwinistische „Erklärung“ habe, innerhalb der soeben abgesteckten Grenzen ihrer Leistungsfähigkeit, das Richtige getroffen. Wie kommt es dann, daß der unzuweckmäßige terminale Wachstumstypus überhaupt aufkommen konnte, und daß erst auf Umwegen eine notdürftige Integration der Schalen angestrebt wird, die direkt und viel vollkommener dadurch hätte erreicht werden können, daß alle Rhizopoden, Radiolarien und Thalamophoren, gleich von Anfang an die perforat-konzentrische Bauart befolgten? Die Thatsachen liegen so, daß bei Radiolarien sowohl die perforat-konzentrische als auch die pylomatish-terminale Bauart, bei den Thalamophoren hingegen ausschließlich die letztere vertreten ist; wie kommt dies? Über diese Schwierigkeit suchte ich mir damals durch folgende Meditation hinwegzuhelfen: „Der Grund dieses verschiedenen Verhaltens der Thalamophoren und Radiolarien liegt darin, daß die beiden in Betracht kommenden Bauarten verschiedene Ansprüche an die Festigkeit des Materiales stellen. Die perforat-konzentrische Schalenkonstruktion verlangt viel festeres Material wie die pylomatish-terminale, und daher kommt es, daß, während bei den Kiesel-skeletten der Radiolarien beide Schalenkonstruktionen in höchster Vollendung und Komplikation vertreten sind, die Thalamophoren genötigt sind, ausschließlich pylomatish-terminale Gehäuse zu bauen, 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. Schon bei oberflächlicher Betrachtung fällt es auf, daß ganz im allgemeinen die Schalen der Thalamophoren bei weit geringerer Formenmannigfaltigkeit und Differenzierung viel massiger und plumper sind, wie die oft höchst komplizierten, graziösen und zierlichen Radiolarienskelette. 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 massig sein dürfen; ebenso ist eine Verbindung der konzentrisch ineinandergeschachtelten Gitterkugeln der mehrschaligen Formen nur durch freie Radialstäbe möglich, welche auch eine gewisse Stärke nicht überschreiten dürfen. Anders liegen die Verhältnisse bei der pylomatish-terminalen Konstruktionsart. Hier treten die Poren der Hauptmündungsöffnung dem Pylom gegenüber in ihrer Bedeutung

sowohl als auch infolgedessen 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.“

Auch dieser Gedankengang ist rein darwinistischer Natur. Die Naturzüchtung, die Selektion ist es, welche mit der Festigkeit des Materiales rechnet, nur diejenigen Geschlechter ließ der Kampf ums Dasein aufkommen, die ihre Schalen nach einem der Festigkeit ihres Baumaterials angemessenen Baustile ausführten. Weshalb bauten aber diese Rhizopoden nach diesem, jene nach jener Bauart ihre Gerüste, worin besteht das Wesen, die wahre bewirkende Ursache der verschiedenen Bauarten? Diese Frage kann uns abermals nur eine ätiologisch-mechanische Erklärung beantworten, — und diese ergibt sich aus unserer Lehre von den verschiedenen Typen der Gerüstbildung. Für unsere Frage kommen die beiden Typen der Cuticulaschale und des Vierstrahlergerüsts in Betracht. Die Thalamophorenschalen sind Cuticulaschalen; die Cuticulaschale wird als kontinuierliche Chitinmembran in dem kontinuierlichen Exoplasmaschlauche angelegt, es würde ihrer Funktion als Stützmembran des letzteren zuwiderlaufen, wenn ihre Kontinuität durch allzu zahlreiche und große Durchbruchstellen beeinträchtigt würde, was auch gar nicht in den Bedingungen, unter denen ihre Bildung zustande kommt, gegeben ist; es macht sich daher bei den Cuticulaschalen die Tendenz geltend, für den nötigen radialen Verkehr eine große Hauptmündungsöffnung frei zu halten, während an den übrigen Stellen der Schale die Bildung von Öffnungen vernachlässigt wird, entweder sind außer dem Pylom gar keine Öffnungen mehr vorhanden oder nur sehr feine Poren. Die Radiolarienskelette sind Vierstrahlergerüste, die Bedingungen, unter denen ihre Bildung stattfindet, sind gerade entgegengesetzte wie bei der Cuticulaschale. Die Vierstrahlergerüste entstehen in schaumigem Protoplasma, sie geben die Formen des Kantensystems des protoplasmatischen Schaumgerüsts wieder und sind infolgedessen schon der Natur der Sache nach luftig und leicht gebaut. Die verschiedenen Bauarten beruhen also auf dem Wesen der verschiedenen Gerüstbildungstypen und dieses wieder auf der Beschaffenheit des Sarkodekörpers selbst. — Außerdem bin ich aber auch mehr und mehr zu der Überzeugung gekommen, daß eventuelle Differenzen in der Festigkeit von Kalk- und Kieselmaterial auch als indirekte, die Selektion herausfordernde Momente die Art des Gerüstbaues nicht oder so gut wie nicht beeinflussen; auch bei den Kalkschalen der Thalamophoren kommen sehr feine Bildungen vor, als ein Beispiel führe ich nur die excessiv langen und dünnen Nadeln an, mit denen die Schalen der pelagisch lebenden Globigeriniden besetzt sind (Fig. 215, 272); auf der anderen Seite findet man bei den Kieselschalen der

Radiolarien häufig einen sehr massigen und kompakten Bau (vergl. Fig. 104, 105, 119—121, 127, 137, 139, 140, 216—218). Etwas ganz anderes ist es natürlich, und dies braucht wohl kaum noch besonders bemerkt zu werden, mit den aus Fremdkörpern agglutinierten Sandschalen; ist bei diesen das aufgenommene und zum Schalenbau verwandte Material grob, so können die Formen der Schalen natürlich auch nur grob ausfallen; dies ist eine mechanische Notwendigkeit, nicht eine durch Selektion erzielte Nützlichkeit. — Wie bei verschiedenen anderen Gelegenheiten, so sehen wir auch hier wieder, daß sich ein richtiges kausales Verständnis der Rhizopoden und ihrer Formen nur aus einer mechanischen Auffassung, aus der Erforschung der mechanischen *causae efficientes* ergibt, und daß mit dem DARWIN'schen Selektionsprinzip nichts anzufangen ist. Die Naturzüchtung wird auf die Entwicklung des Formenheeres der Rhizopoden so gut wie keinen Einfluß ausüben, auf dieser niedrigen Stufe des Lebens werden die mechanischen Bildungskräfte frei schalten und walten, ohne durch das Dazwischengreifen der Naturzüchtung wesentlich korrigiert zu werden. Hiermit nehmen wir natürlich auch unsere ehemalige, oben referierte Auffassung von dem Einfluß der selektuellen Naturzüchtung auf das Vorkommen der Integrationsvorgänge terminal wachsender Schalen, der spiraligen Aufrollung etc. zurück.

Nachdem wir im Vorstehenden den Formenaufbau der Rhizopodenschalen, die Bildungsmechanik ihrer mannigfaltigen, meist wunderbar regelmäßigen und gesetzmäßigen Formen und Bauarten dem Verständnis näher zu bringen gesucht haben, haben wir zum Schlusse noch einiger Momente zu gedenken, die eine Degeneration, eine Auflösung der bestimmten Form bewirken.

Bei Thalamophorenschalen kommt es hin und wieder vor, daß die Kalkabscheidung nachträglich auf das extrakortikale Exoplasma und auf Anfangsstücke von diesem ausgehender Pseudopodien übergreift. Die Schale wird hierdurch von einer unregelmäßigen Kalkkruste überzogen, die an den verschiedensten Stellen in verzweigte Röhren, die Abgüsse der proximalen Teile der Pseudopodien, ausläuft (Fig. 274).

Die Hauptbedingung einer regelmäßigen Form und bestimmten Achsendifferenzierung besteht, wie wir sahen, in dem Gleichgewichtsverhältnis der Oberflächenspannung und der Schwerkraft bei einem frei im Wasser schwebenden Sarkodetropfen. Diese Bedingung ist auch bei der Mehrzahl der Rhizopoden, den einzellebenden Formen erfüllt, nicht jedoch da, wo zahlreiche

Individuen zu einem kolonialen Verband, einem Cönobium, vereinigt sind. Das ganze Cönobium ist in diesen Fällen der individualisierte, den gestaltenden und durch Gleichgewichtsverhältnisse regulierten mechanischen Kräften unterworfenen Sarkodetropfen, und die Qualster als Ganzes können¹⁾ denn auch häufig regelmäßig geschichteten und strahligen Bau besitzen — die physikalischen Kräfte und Gesetze machen keinen Unterschied zwischen vergleichend-anatomisch biologischen Individualitätsstufen —, die einzelnen Zellindividuen liegen hingegen als Teile in dem gemeinschaftlichen Ganzen darin, ohne ein individualisiertes Gleichgewicht zu genießen. Wir finden denn auch, daß da, wo es bei den kolonialen Radiolarien um die Centralkapseln überhaupt zur Bildung zusammenhängender Schalen kommt, die letzteren in der Regel unregelmäßig strukturiert und gebaut sind. Als ein Beispiel diene die in Figur 275 dargestellte *Trypanosphaera transformata*; das ganze Cönobium besitzt einen sehr regelmäßigen konzentrischen und radialen Bau, auch die Schalen der einzelnen Individuen ordnen sich der konzentrischen Lagerung unter, indem sie alle in einer oberflächlichen Schicht der Kugel verteilt sind, besitzen aber selber unregelmäßige Gestalt, die in diesem Falle in der inkonstanten Zahl und Anordnung der Mündungsröhren ihren Ausdruck findet.

Es ist eine bekannte physikalische Erscheinung, daß ein Tropfen, der frei schwebend regelmäßige Kugelform besitzt, diese aufgibt und unregelmäßig auseinanderfließt, sobald er herabsinkt und den festen Boden erreicht. Ganz ebenso verhält es sich mit den Sarkodekörpern der Rhizopoden, auch bei ihnen ist der Übergang zu einer auf einem festen Substrat sesshaften Lebensweise in der Regel das Signal zur Aufgabe der regelmäßigen Form. — Da wir keine festsitzenden Radiolarien kennen, kommen hier nur die Thalamophoren in Betracht. Figur 276 zeigt eine festsitzende polythalamische Form, deren Kammern ein unregelmäßiges Aggregat bilden, wengleich sie eine Tendenz zum spiraligen Bau noch schwach durchblicken läßt. Noch weiter ist die Degeneration bei der Thalamophore von Figur 277 gediehen. Während bei der soeben besprochenen Form die Kammern doch wenigstens noch zu einer geschlossenen Gruppe zusammenhalten, ist hier auch diese Inte-

1) Vergl. hierzu d. Anm. auf S. 420/21.

gration aufgegeben. Nur rechts unten in der Ecke sieht man ein kleines Anfangsstück, welches noch spiralig aufgerollt ist, von da an ist der fortwachsende Sarkodestrom ohne bestimmte Richtung auf dem Substrat umhergeflossen. Der Sarkodestrom mit der ihn überdeckenden Schalenmasse macht den Eindruck eines Lavastromes, der sich unter seiner Erstarrungskruste fortbewegt. Entsprechende Befunde kommen auch bei ungekammerten festsitzenden Thalamophoren vor; die auf dem Substrat sich regellos hin und herschlängelnden Röhren derselben sehen Serpularöhren täuschend ähnlich (Fig. 278). Ganz besonders instruktiv zur Demonstration der Folgen, welche die Anheftung an eine feste Unterlage für die Gestaltung nach sich zieht, ist aber der Entwicklungsgang verschiedener Carpenterien. Eine ganz junge *Carpenteria* hat noch das Aussehen einer typischen polythalamen, regelmäßig spiraligen Thalamophore (Fig. 279 a), ein solches Entwicklungsstadium entspricht ausgewachsenen Formen, die sich wahrscheinlich erst spät, nachdem ihr Schalenbau schon größtenteils oder ganz fertig ist, festsetzen und deshalb auch wohl ihre regelmäßige Gestalt beibehalten. So ist es z. B. für Figur 41 wahrscheinlich, daß die Anheftung nach Bildung der inneren regelmäßigen Kalkschale erfolgt, und daß nachher nur noch der äußere Sandmantel (von dem bei Figur 41, ein Zeichen beginnender Formauflösung, schon links 2 Pseudopodienröhren ausgehen) angebaut wird. Bei *Carpenteria* erfolgt nun aber die Anheftung vermutlich früh, bald nachdem der Schalenbau begonnen hat, und daher ist eine regelmäßige Thalamophorengestalt auch nur während der ersten Stadien der Entwicklung zu beobachten. Dann wächst die Schale zwar auch noch spiralig weiter, fließt aber zu gleicher Zeit seitlich auf dem Substrat auseinander (Fig. 279 b u. c); das Endresultat ist eine unförmliche Kalkkruste (Fig. 279 d), an der man noch notdürftig erkennen kann, daß von einem gemeinschaftlichen Centrum, der ehemaligen Spindel der Spirale, grobe Kalkklappen ausgehen, die den auseinandergeflossenen Kammern entsprechen. — Wir konnten zwei ursprünglichste Formen des Rhizopodenkörpers konstatieren: für die frei im Wasser schwebende Lebensweise die des kugeligen Tropfens, für die auf dem Boden hinkriechende Lebensweise die grobe Pseudopodien aussendende Amöbe, von beiden Urgestalten sahen wir auch die Schalenbildung ausgehen: monothalame Kugelschalen, Astrorrhiza. Zur ersteren Ausgangsform sahen wir die Gerüstbildung durch den in der Bildung der Orbulinaschale zu seinem Höhepunkt ge-

steigerten Integrationsprozeß zurückkehren; zur anderen Ur- und Ausgangsform, dem Astrorhizatypus, führt der Übergang zur sesshaften Lebensweise zurück; die Zirkel schließen sich, und wir können oft, ja meist nicht entscheiden, ob wir es mit ursprünglich oder sekundär einfachen Formen zu thun haben. Dies gilt besonders für manche Carpenterien, bei denen uns auch die Entwicklungsgeschichte keinen Anhalt mehr giebt und die gleich von Anfang an als verästeltes Pseudopodienbäumchen emporschwächen (Fig. 280) und rasenförmig, kleinen Korallenstöckchen ähnlich, fremde Gegenstände überziehen (Fig. 281).

Interessant ist die Art und Weise, wie die von MÖBIUS¹⁾ genau untersuchte *Carpenteria Rhapsidodendron* ihr Kalkstöckchen aufbaut. Es läßt sich dies an den weiterwachsenden Enden der Äste gut beobachten (Fig. 30). Zunächst verkittet der Sarkodestrom des Pseudopodiums ergriffene Spongiennadeln und sonstige Fremdkörper mit sezernierter Chitinmasse zu einer Gerüsthülle, über die erst nachher die Kalkwand hinwegwächst. Ein eifriger Phylogenetiker könnte hierin einen Ausfluß des „biogenetischen Grundgesetzes“, eine ontogenetische Rekapitulation der phylogenetischen Entwicklung des cuticularen Schalenbaues erblicken, bei der ja, wie wir im I. Abschnitt sahen, als Verstärkung der ursprünglichen chitinigen Grundlage bei den älteren Geschlechtern vermutlich ganz allgemein agglutinierte Fremdkörper verwendet wurden (Sandschaler), die dann erst bei den höheren Typen durch selbst sezernierten Kalk ersetzt wurden. — Überlassen wir die Annahme dieser Parallele dem individuellen Geschmack und Gutdünken eines jeden.

Wir hätten nun noch eine Mechanik der Architektonik der Spongien- und Echinodermenskelette zu geben. Wir hatten erkannt, daß dem elementaren Bau der Gerüste auch dieser beiden Organismengruppen der Vierstrahlertypus zu Grunde liegt, und für diesen haben wir eine mechanische Erklärung gegeben; wir müßten nun, ebenso wie wir dies bei den Rhizopoden im Vorstehenden versucht haben, auch die Skelette der Spongien und Echinodermen ihrer Architektonik und ihrem äußeren Gesamtbauplan nach mechanisch zu begreifen suchen. Es ist leicht begreiflich, weshalb wir von einem solchen Unternehmen abstecken müssen. Bei den Rhizopoden liegen die Verhältnisse noch verhältnismäßig einfach, so daß wir bei ihnen den Versuch einer

1) K. MÖBIUS, Foraminifera von Mauritius. — Das Heranwachsen der Äste und Auswachsen der Seitenäste bei *Carpenteria* unter Mitwirkung von Kalkresorption wurde im I. Abschnitt (S. 236—238) erörtert.

mechanischen Inangriffnahme der morphologischen Probleme auch des Gesamtbauplanes wagen durften, und doch müssen wir ausdrücklich darauf hinweisen, daß wir auch ihn nur als ersten Schritt auf dem ebenso interessanten wie schwierigen Gebiet aufgefaßt wissen möchten, der seinen Hauptzweck erreicht hat, wenn er zum thätigen Weiterforschen in der bezeichneten Richtung anregt. Die Erklärung der Gerüstformen der höheren mehrzelligen Organismen, der Spongien und Echinodermen, ist dagegen vorläufig noch einer fernen Zukunft anheimgegeben; an sie wird man sich erst heranwagen können, wenn die ursächlich-mechanische Erforschung des Lebens und seiner Probleme weiter gediehen und man in die Analyse der Lebensvorgänge tiefer eingedrungen sein wird.

Inhalt.

	Seite
Vorwort	204
I. Abschnitt:	
1. Gerüstbildungstypus: Die Cuticulaschale.	
I. Allgemeine Charakteristik.	
Allgemeine Charakteristik der Cuticulaschale	208
Calymma- und Gallertbildung in Beziehung zur pelagischen Lebensweise	209
G. BERTHOLD's Auffassung von der Topographie der Zellmembran	209
II. Die Cuticulaschale der Thalamophoren.	
a) Die primitive Chitinschale.	
Das Exoplasma als lokomotorischer Apparat	209
Theorie der ersten Entstehung einer Stützmembran im Exoplasmaschlauche durch funktionelle Anpassung	211
Die Cuticulaschale ist dem Rhizopodenkörper nicht auf-, sondern eingelagert	212
Entwicklung der Cuticulaschale von einer weichen Stützmembran bis zur festen Chitinschale	213
Reliefverzierungen der äußeren Schalenfläche	217
Färbung der Chitinschalen	217
b) Die durch chemische Einlagerung anorganischer Verbindungen verstärkte Cuticulaschale.	
Der kohlen saure Kalk als Einlagerungsmaterial	218
Art und Weise seiner Einlagerung in die Chitinschale	219
Dickenwachstum der Kalkschalen	222
Form der Einlagerung des Kalkes nach v. EBNER	223
STEINMANN's Theorie des Chemismus der Kalkabscheidung	224
Struktur und Dickenwachstum der Imperforatenschale	227
Struktur und Dickenwachstum der Perforatenschale	227
Färbung bei Kalkschalen	230
Reliefbildungen der äußeren Schalenoberfläche	231
Entstehung von sekundären Höhlungen innerhalb der Schalenwand; Zwischenkanalsystem	231

	Seite
Das Längenwachstum der Schalen	233
Beweise für die Mitwirkung von Kalkresorption beim Schalenbau	236
Vorkommen von Kieselsäure und Eisenoxyd als Einlagerungs- material	239
c) Die Verstärkung der Cuticulaschale durch mecha- nische Einlagerung von Fremdkörpern.	
Die Agglutination von Fremdkörpern in ihrer Beziehung zur Nahrungsaufnahme	240
Verlauf des Schalenbaues bei Diffugia, nach VERWORN	241
Verhältnis der primitiven Schalenhaut zur agglutinierenden Bauart	242
Auswahl des Baumaterials	242
Einfluß des Materiales auf die Ausführung des Schalenbaues	245
Das Dickenwachstum der Sandschalen	246
d) Die Beziehungen zwischen den agglutinierenden und kalkschaligen Geschlechtern.	
Enger Zusammenhang der sandigen und kalkigen Geschlechter	247
Phylogenie der Thalamophoren nach NEUMAYR; die Beziehungen zwischen Sand- und Kalkschalern, und Imperforaten und Perforaten	249
Ätiologie des Materialwechsels	256

III. Die Centralkapsel der Radiolarien.

Die Frage nach der Homologisierung von Centralkapsel und Thalamophorenschale	260
Begriffsbestimmung des Wortes „Centrakapsel“	266
Übereinstimmung in der Beschaffenheit der Centralkapsel und der primitiven chitinigen Thalamophorenschale	267
Chemische Beschaffenheit der Centralkapsel	267
Stärke und Festigkeit der Centralkapsel	267
Reliefverzierungen der Centralkapsel	270
Die Gestaltung der Centralkapsel; extern- und intern-metamor- phe Formen	270
Die 3 Haupttypen des Baues der Centralkapsel	272
Die strahligen Erscheinungen in der intracapsulären Sarkode und an der Centralkapsel	275
Die gegenseitige genetische Beziehung der Typen der Centralkapsel	276
Die Cuticulaschale der Radiolarien als konservative Bildung im Gegensatz zu den peripheren Gerüstbildungen dieser Rhizopoden	276

II. Abschnitt:

2. Gerüstbildungstypus: Das Achsengerüst.

Wesen und Bildungsbedingungen des Achsengerüsts, Vergleich mit der Cuticulaschale	278
Chemische Beschaffenheit des „Acanthin“	279

	Seite
Erste Entstehung von Achsenfäden in den Pseudopodien als funktionelle Anpassung	280
Erste Entwicklungsstufe des Achsengerüsts	282
Zweite Entwicklungsstufe des Achsengerüsts	283
Störung des konzentrischen Schichtenbaues des Rhizopodenkörpers durch die centrale Vereinigung der Achsenfäden .	283
Die Festigkeit der Achsenfäden; Übergang von den Achsenfäden der Heliozoen zu den Acantharienstacheln	283
Dritte Entwicklungsstufe des Achsengerüsts	284
Beschreibung der Gerüstkonstruktion an dem Beispiel der <i>Xiphacantha serrata</i>	284
Mechanisch-genetische Erklärung derselben	286
Mechanisch-physiologische Leistungsfähigkeit derselben	290
Weitere Variationen der Gerüstkonstruktion	291
Vierte Entwicklungsstufe des Achsengerüsts	292
Rechtfertigung unserer Auffassung von der Entstehung des Achsengerüsts derjenigen HAECKEL's gegenüber	293
Tabellarische Übersicht über die Entwicklung des Achsengerüsts	296

III. Abschnitt:

3. Gerüstbildungstypus: Die Vierstrahlergerüste.

Einleitung	297
I. Vergleichende Morphologie der Vierstrahlergerüste.	
a) Das Skelett der Spongien.	
Vorbemerkungen	299
Die Gerüstbildung der Hexactinelliden	299
Der Vierstrahlertypus in seinen verschiedenen Erscheinungsweisen bei Kalk-, Kiesel- und Hornschwämmen	299
b) Die Skelettbildung bei den Echinodermen	302
c) Das Skelett der Polycystinen.	
Die Gruppe der Polycystinen	306
Die Polycystinen mit loser Nadelhülle, Beloidea	307
Entwicklung der Spumellarien und Nassellarien aus den primitiven Beloideen	309
Entstehung und Typus der Spumellarienschale	310
Differenzierungsvorgänge in bezug auf die tangentiale Gitterschale	310
Differenzierungsvorgänge in bezug auf die Radialstacheln; Haupt- und Nebentacheln; Differenzierung der Grundform	311
Wachstum des Spumellariengerüsts; Bildung konzentrischer Schalensysteme	312
Differenzierung des Formenreichtums der Spumellariengerüste aus dem Grundtypus	313
Entwicklung des Plectoideencharakters	315
Morphologie des Plectoideenspiculums	316

Die Frage nach der phylogenetischen Wertigkeit der skelettlosen Nassoiden	317
Entwicklung von Ringbalkengerüsten auf Grundlage des Nadelgerüstes der Plectoideen; Bedingung der eudipleuren Grundform der Nassellariengerüste	318
Die stephoide Entwicklung	320
Kritische Betrachtung über den historischen Entwicklungsgang der Nassellarienmorphologie	323
Zusammenfassende Charakteristik des Wesens des Nadelgerüst- und des Ringbalkenstadiums	327
Die Bildung von Cyrtoidschalen	328
Wachstum der Cyrtoidschalen	333
Verhältnis der Cephalis zu den sekundären Schalenkammern	333
Wachstumsmodus der Cyrtoidschalen	334
Differenzierungen der Cyrtoidschalen	335
Schalenbildung bei stephoiden Gerüstformen	336
Vergleichende Gegenüberstellung der Gerüstbildung der Spumellarien und Nassellarien	336

II. Ätiologie des Vierstrahlertypus.

Einige Worte zur Wegweisung	337
---------------------------------------	-----

a) Kritisch - geschichtliche Vorbemerkungen.

Die Biokrystallisationstheorie HAECKEL's	338
Die Untersuchungen V. v. EBNER's	338
Der Erklärungsversuch DREYER's	343
Die Ursache des Vierstrahlertypus müssen von außen wirkende Bildungsfaktoren sein, nicht dem Materiale innewohnende Krystallisationskräfte	344
Der Erklärungsversuch F. E. SCHULZE's	344

b) Die Blasenspannung als formende Ursache des Vierstrahlertypus.

Die organisierten Körper besitzen ganz allgemein und in mehrfacher Hinsicht blasigen Bau	349
Hauptregeln der den Vierstrahlertypus bedingenden Mechanik der Blasenspannung	350
Anwendung der Blasenmechanik auf die organisierten Körper	354
Gültigkeit der Blasenmechanik auch innerhalb organisierter Körper ein logisches Postulat	354
Die Zellen als blasige Elemente	354
Das pflanzliche Zellgewebe	354
Pollentetraden	355
Aufbau pflanzlicher Embryonen	355
Markgewebe	355
Die Gewebszellen und deren gegenseitige Ab- und Aus-rundung	355
Das tierische Zellgewebe	356
Epithelgewebe	356
Chordagewebe	357
Fettgewebe	357

	Seite
Blasiges Bindegewebe; mechanisch-kritische Deutung des „Sternzellengewebes“	357
Die Vakuolen als blasige Elemente; Bau des Calymma	361
Die blasige resp. wabige Struktur des Protoplasma	364
Anwendung der erhaltenen Resultate auf die Skelettbildung.	365
Universelle Herrschaft der Blasenspannung und Verbreitung des Vierstrahlertypus bei der Skelettbildung	366
Die Skelettbildung und deren Bedingungen bei den Spongien, den Echinodermen und den Rhizopoden	366
Bildungsmechanik des Tetraeders und typischen Vierstrahlers	369
„ der dreikantigen Gerüstbalken	370
„ von Echinodermentetraeder und -spiculum	370
„ der Spicula	370
„ polycentrischer Spicula	371
„ der spongiösen Gerüste	371
„ gleichmäßig flächenhafter Schalen und konzentrischer Schalensysteme	372
„ von Schalen mit promorphologischer Achsen-differenzierung	374
„ der verschiedenen Schalenstrukturen	374
„ von Arkadenbogen	379
„ von Anker	380
„ von mistgabelförmigen Stacheln	381
„ der Zickzackbalken	381
„ der Dictyochaskelette	382
Die successive Skelettbildung und deren Resultate	383
Das rhythmische Schalenwachstum	383
Entstehung von sekundären Poren in den primären	384
Bildung von Leistennetzen auf Schalenflächen	384
„ „ Tetraedern auf der Schalenfläche	385
„ „ Spiculis mit überzähligen Strahlen	386
In freien Sarkodesträngen (Pseudopodien) gebildete Gerüstteile	386
Bildung von Gittern, deren Balken sich rechtwinklig kreuzen	388
Schlußwort	388

IV. Abschnitt:

4. Gerüstbildungstypus: Die Mosaikschalen.

Einleitung	389
I. Darstellung der Befunde.	
Die Mosaikschalen von Süßwasserrhizopoden	389
Bildung derselben	390
Ein kritisches Bedenken	391
Die Mosaikschalen von <i>Diffugia spiralis</i> und <i>Carterina spiculotesta</i>	392
Die Mosaikschalen von Heliozoen	392
Die Mosaikschalen von Acantharien (der Sphaerocapsiden)	393

II. Erklärungsversuch.

Erörterung der Auffassung der Mosaikschalen der Thalamophoren (Süßwasserrhizopoden und Carterina)	393
Erklärungsversuch der Mosaikschalen der Sphaerocapsiden	396
Bemerkungen über die Mosaikhüllen der Heliozoen	397
Allgemeines Endresultat über das Wesen der Mosaikschalen	397

V. Abschnitt:

Überblick über das Problem der Gerüstbildung
in seiner Gesamtheit.

Einige Worte zur Wegweisung	398
Vergleich der Gerüstbildung mit der menschlichen Baukunst; bei beiden sind 3 Etappen zu unterscheiden	398
1. Etappe der Gerüstbildung: Gewinnung und Zubereitung des Baumaterials	399
2. Etappe der Gerüstbildung: Die Formung der Bausteine und der elementare Aufbau der Gerüste; die Gerüstbildungstypen	400
3. Etappe der Gerüstbildung: Die Bildung der Gesamtform der Gerüste	403
Forschungsmethode	403
Oberflächenspannung und Schwerkraft als Hauptbildungsfaktoren	404
Der Begriff der Oberflächenspannung	404
Mechanische Theorie der Pseudopodienbildung, der Nahrungsaufnahme, des Aufspürens und Assimilierens von Nahrungskörpern	406
Die promorphologischen Achsendifferenzierungen der Rhizopodenkörper und -schalen	406
Die homaxone Grundform	407
Achsendifferenzierungen von Stacheln und Schale	408
Das MÜLLER'sche Gesetz	411
Gestaltender Einfluß auf die Schwerkraft	412
a) in der horizontalen Äquatorealebene (äquatoreales Stachelkreuz, Linsenrm)	412
b) in der Richtung der senkrechten Gravitationsachse (monaxon-heteropole Grundform, Pylombildung)	413
Zusammenfassung	416
Gedanken über die Encystierungsvorgänge	416
Bildungsmechanik von Perlschnurformen	417
Die eudipleure (bilateral-symmetrische) Grundform	421
Bau von Nassellarienschalen nach einem Blasenschema	422
Die Wachstumsmodi der Rhizopodenschalen	423
Schalen ohne sekundäres Wachstum	423
Schalen mit gleichmäßigem, kontinuierlichem Wachstum	423
Schalen mit ruckweisem, rhythmischem Wachstum	424
Perforater und pylomatischer Formtypus, konzentrischer und terminaler Wachstumstypus; Parallelismus zwischen Form- und Wachstumstypen	424

	Seite
Die perforat-konzentrische Bauart	424
Die pylomatisch-terminale Bauart	425
Die Phylogenie des Lituolidenstammes	427
Die Phylogenie des Cornuspiridenstammes	428
Die Schalenkammerung in ontogenetischer und phylo- genetischer Beziehung	429
Die Bedeutung von Lagena	430
Vergleich der Molluskenschalen mit den Thalamophoren- schalen	431
Die Integrationsvorgänge der Thalamophorenschalen	432
Formdegenerierende und -auflösende Faktoren	441
Extracorticale Inkrustation	441
Vereinigung der Zellindividuen zu kolonialen Verbänden	441
Einfluß der sesshaften Lebensweise	442
Schlußwort. Die Architektonik der Spongien- und Echino- dermenskelette	444

Tafelerklärung.

Die Figuren sind zum Teil Originale, zum größten Teil anderen Werken entnommene, nach Bedürfnis verkleinerte, teilweise vereinfachte und schematisierte Kopieen. Es ist dies in der Natur der Sache begründet für eine Arbeit, die wie die vorliegende keine neuen Spezialuntersuchungen, sondern eine theoretische Behandlung und Verwertung des bisher zu Tage geförderten, besonders in den Monographien niedergelegten empirischen Materiales bringen will. Doch kann ich die meisten der von anderen Autoren entlehnten Darstellungen auch infolge eigener Beobachtung bestätigen.

Tafel XV.

Figur 1—56. Der Gerüstbildungstypus der Cuticulaschale.

Figur 1—41. Die Schale der Thalamophoren.

Figur 1—10. Die primitive Chitinschale.

Fig. 1. *Amoeba princeps*, EHBG. — Nach AUERBACH, aus BÜTSCHLI, Protozoa (BRONN'S Klassen und Ordnungen, Bd. I), II, 1 a.

Fig. 2. Schematische Darstellung der ersten Anlage der primären Stützmembran im Exoplasma, unter Zugrundelegung der vorhergehenden Figur. Die Stützmembran ist rot eingezeichnet.

Fig. 3. Schematische Darstellung des Baues eines primitiven chitinschaligen Rhizopoden. Die Schalenlamelle ist rot eingezeichnet.

Fig. 4. *Amoeba limax*, DUJ. — Nach AUERBACH, aus BÜTSCHLI, Protozoa, II, 2.

Fig. 5. *Amoeba guttula*, DUJ. — Nach AUERBACH, aus BÜTSCHLI, Protozoa, II, 3.

Fig. 6. *Petalopus diffluens*, CLP. u. LCHM. — Nach CLAPARÈDE u. LACHMANN, aus BÜTSCHLI, Protozoa, II, 13.

Fig. 7. *Gromia oviformis*, DUJ. — Nach M. SCHULTZE, aus BÜTSCHLI, Protozoa, IV, 6.

Fig. 8. *Lieberkühnia* (*Gromia* CIENK.) *paludosa*, CIENK. Zwei durch Querteilung entstandene, noch durch einen schlauchförmig ausgezogenen Verbindungsstiel ihrer dünnen Schale zusammenhängende Individuen, kurz vor ihrer Trennung. — Nach CIENKOWSKY, aus BÜTSCHLI, Protozoa, III, 16.

Fig. 9. *Microgromia socialis*, ARCH.

Fig. 10. Individuum von *Mikrogromia* kurz nach der Querteilung des Protists in seiner Schale; der eine Sprößling ist in Auswanderung begriffen. — Nach HERTWIG u. LESSER, aus BÜTSCHLI, Protozoa, III, 15 b u. c.

Figur 11—31. Die Kalkschalen.

Fig. 11—14. Schematische Darstellung des Baues und Wachstums einer kalkschaligen Thalamophore. Die Chitinmembran ist rot gezeichnet.

Fig. 15. Durch verdünnte Säure entkalkte Schale einer jungen *Miliola obesa*. — Nach M. SCHULTZE, Organ. d. Polythal., II, 20.

Fig. 16. *Rotalia veneta*, M. SCHULTZE. — Lebend. Die Kammern sind bis auf die jüngste rot. — Nach M. SCHULTZE, Organ. d. Polythal., III, 1.

Fig. 17. *Rosalina varians*, M. SCHULTZE. — Durch verdünnte Säure entkalkte Schale, die Kammern sind bis auf die jüngste rot. — Nach M. SCHULTZE, Organ. d. Polythal., III, 11.

Fig. 18. Durch Säure entkalkte *Polystomella strigillata*; die Kammern bis auf die jüngste gefärbt. — Nach M. SCHULTZE, Organ. d. Polythal., V, 13.

Tafel XVI.

Fig. 19. Bau der Schalenwand einer perforaten Thalamophore (*Carpenteria raphidodendron*, MÖB.) Die Chitinlamellen sind rot gezeichnet. — Unter Zugrundelegung von MÖBIUS, Foraminifera von Mauritius, VI, 4.

Fig. 20. Querschliff eines Stückes aus dem Kalkbau einer *Carpenteria raphidodendron*. Die Chitinlamellen sind rot gezeichnet. — Nach MÖBIUS, Foram. v. Maur., VI, 2.

Fig. 21. Chitinöse Auskleidung eines Astes und der abgehenden Porenkanäle einer *Carpenteria raphidodendron*. — Nach MÖBIUS, Foram. v. Maur., VI, 3.

Fig. 22. Prismenstruktur einer perforaten Thalamophorenschale (*Operculina*), a von der Seite, b von oben. — Nach CARPENTER, aus BÜTSCHLI, Protozoa, X, 4 d u. e.

- Fig. 23 a. Querschliff einer dickschaligen Tiefseeglobigerine.
 „ 23 b. Stark vergrößertes Schalenfragment.
 „ 23 c. Krystallinische Kalkkörper der exogenen Schalen-
 substanz. — Nach WALLICH, aus BÜTSCHLI, Protozoa VII, 29 a—c.
 Fig. 24. *Lagena lagenoides*, var. *tenuistriata*, BRADY. — Nach
 BRADY, Challenger-Report (Zoology, vol. IX, Foraminifera), LX, 11.
 Fig. 25 a. Eine Partie der Schale einer *Nodosaria intercellularis*,
 BRADY. — Nach BRADY, Chall.-Rep. LXV, 3.
 Fig. 25 b. Querschnitt durch die Schalenwand bei stärkerer
 Vergrößerung. — Nach BRADY, Chall.-Rep., S. 516, Fig. 15 a.
 Fig. 25 c. Längsschnitt durch die Schalenwand bei stärkerer
 Vergrößerung. — Nach BRADY, Chall. Rep., S. 516, Fig. 15 b.
 Fig. 26. Schalenbau einer *Rotalia Defrancei*, D'ORB. im Quer-
 schnitt. Kammersystem rot, Zwischenkanalsystem schwarz. — Nach
 MÖBIUS, Foram. v. Maur., XIV, 7.

- | | |
|--|--|
| Fig. 27. <i>Cristellaria matutina</i> , D'ORB. | } Nach BURBACH u. DREYER, Foram.
d. mittl. Lias vom großen See-
berg bei Gotha. III. Die Gat-
tung <i>Cristellaria</i> . — Zeitschr.
f. Naturwiss., Bd. LXI, Halle
1888; XI, 38 u. X, 10. |
| Fig. 28. <i>Cristellaria lata</i> , CORN. | |

Fig. 29. *Polystomella crispa*, L., vordere Wand der jüngsten
 Kammer, a vor und b nach Anlage der Röhrrchen, welche in die
 nächstfolgende Kammer führen. — Nach VERWORN, Biolog. Protisten-
 Studien (Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XLVI, 1888), S. 463, Fig. i u. h.

Fig. 30. Ende eines Zweiges von *Carpenteria raphidodendron*,
 MÖB. — Nach MÖBIUS, Foram. v. Maur., VI, 5.

Fig. 31 a—d. Hervorwachsen eines Seitenzweiges aus der Wand
 eines *Carpenteriastammes*, schematisch dargestellt. Die Chitinlamellen
 sind rot gezeichnet.

Figur 32—41. Die Sandschalen.

Fig. 32. Teilstück einer *Pelomyxa*, welches sich mit Sandkör-
 nern vollgefressen hat. — Nach VERWORN, Psycho-physiolog. Pro-
 tisten-Studien, IV, 13 a.

Fig. 33 a. *Diffugia urceolata*, CARTEB, mit halb abpräparierter Schale.
 Im Protoplasmakörper zahlreiche Kerne und gefressene Sandkörner.

Fig. 33 b. *Diffugia* im Beginn der Teilung und Schalenbildung.
 Die aus dem Pylom herausgetretene Protoplasmapartie hat bereits
 die Form des zu bildenden Tochterindividuums angenommen, die zum
 Bau der neuen Schale bestimmten, von dem Mutterorganismus seiner
 Zeit gefressenen Fremdkörper wandern soeben in den Tochterorga-
 nismus über.

Fig. 33 c. Die Fremdkörper haben sich an der Oberfläche des
 Tochterindividuums angelagert, die Bildung der neuen Schale ist
 vollendet. — Nach VERWORN, Biolog. Protisten-Studien, Fig. 5, 3 u. 4.

Tafel XVII.

Fig. 34. Stück eines mit Essigsäure behandelten Stämmchens
 einer *Haliphysema Tumanowiczii*, BOWBK. Alle kalkigen Belegkörper

sind weggelöst, und auf der Chitinhaut kleben nur noch Kieselnadeln. Im Innern des Chitinschlauches sind Klumpen kontrahierten Protoplasmas mit Kernen sichtbar. — Nach MÖBIUS, Foram. v. Maur., I, 5.

Fig. 35. *Reophax scorpiurus*, MONTFORT.

a. Individuum, welches auf sandigem Boden gelebt hat,

b. Solches von Globigerinenschlamm,

c. „ „ Spongiensediment,

d. „ „ Kalkdetritus von tropischen Korallenriffen. —

Nach BRADY, Chall.-Rep., XXX, 12, 13, 14, 16.

Fig. 36. *Technitella legumen*, NORMAN.

a. Das Gehäuse besteht aus Spongiennadeln,

b. die Schicht der Spongiennadeln ist außen mit einer Sandkruste überzogen. — Nach BRADY, Chall.-Rep., XXV, 8 u. 11.

Fig. 37. *Ammodiscus incertus*, D'ORB. — Nach BRADY, Chall.-Rep., XXXVIII, 3.

Fig. 38. *Cyclamina cancellata*, BRADY. Im Durchschnitt. — Nach BRADY, Chall.-Rep., XXXVII, 12.

Fig. 39. *Hyperamina friabilis*, BRADY. Anfangsteil des Gehäuses, im Durchschnitt. — Nach BRADY, Chall.-Rep., XXIII, 5.

Fig. 40. Ein Seiten-Längsschliff der Schale von *Textilaria agglutinans*, D'ORB. Kalk- und Sandbau kombiniert. Die Auskleidungen der Chitinlamelle sind rot gezeichnet.

Fig. 40 a. Ein Stück der Wand bei stärkerer Vergrößerung. — Nach MÖBIUS, Foram., v. Maur., IX, 6 u. 8.

Fig. 41. *Truncatulina lobatula*, WALKER et JACOB. Die festgewachsene Kalkschale ist von einem Sandhaufen inkrustiert. Der Sand ist oben wegpräpariert, um die Kalkschale sichtbar zu machen.

Fig. 41 a. Die Schale im natürlichen Zustande, vom Sand völlig bedeckt. — Nach BRADY, Chall.-Rep., CXV, 5 u. 4.

Figur 42—56. Die Centralkapsel der Radiolarien.

Fig. 42. *Actissa princeps*, HKL. — Nach HAECKEL, Challenger-Report (Zoology, vol. XVIII, Radiolaria), 1, 1.

Fig. 43. *Collozoum amoeboides*, HKL. — Nach HAECKEL, Chall.-Rep., 3, 4.

Fig. 44. *Collozoum inerme*, HKL. Stück einer jungen Kolonie. — Nach HAECKEL, Chall.-Rep., 3, 12.

Tafel XVIII.

Fig. 45. *Cladococcus abietinus*, HKL. Die Centralkapsel durchwächst die Kugelschale. — Nach HAECKEL, Chall.-Rep., 27, 3.

Fig. 46. *Actinomma asteracanthion*. Der Kern hat die erste, die Centralkapsel die beiden ersten Schalen überwachsen. — Nach HERTWIG, Organismus der Radiolarien, IV, 4.

Fig. 47. Ein Stück der Centralkapsel von *Thalassicolla melacapsa*, HKL. — Nach HAECKEL, Chall.-Rep., 1, 5 b.

Fig. 48. Centralkapsel einer Acantharie (*Phatnaspis haliommidium*, HKL.) — Nach HAECKEL, Chall.-Rep., 136, 7.

Fig. 49. Centralkapsel einer Nassellarie (*Tridictyopus elegans*). — Nach HERTWIG, Organ. d. Rad., VII, 3 b.

Fig. 50. *Tetraspyris tetracorethra*, H_{KL}. Die Centralkapsel ist in 4 großen Bruchsäcken zu dem Gitterköpfchen herausgewachsen. — Nach H_{AECKEL}, Chall.-Rep., 53, 19.

Fig. 51. Centralkapsel einer Phäodarie (*Auloceros elegans*, H_{KL}). — Nach H_{AECKEL}, Chall.-Rep., 102, 1.

Fig. 52. Centralkapsel einer Phäodarie, bei welcher sich die innere Kapselmembran von der äußeren (durch Osmiumkarminbehandlung und Schütteln) abgehoben hat. — Nach H_{ERTWIG}, Organ. d. Rad., X, 1.

Fig. 53. Orale Partie der Centralkapsel einer *Aulacantba scolymantha* im lebenden Zustande. — Nach H_{ERTWIG}, Organ. d. Rad., X, 10.

Fig. 54. Orale Partie der Centralkapsel von *Haeckeliana porcellana*, JOHN MURRAY, von oben gesehen. — Nach H_{AECKEL}, Chall.-Rep., 114, 13.

Fig. 55. Eine Nebenöffnung der Phäodariencentralkapsel. — Nach H_{ERTWIG}, Organ. d. Rad., X, 6.

Fig. 56. Eine in Teilung begriffene Centralkapsel von *Aulosphaera elegantissima*. Die beiden Kapselmembranen durch Osmiumkarminbehandlung voneinander abgehoben. — Nach H_{ERTWIG}, Organ. d. Rad., X, 2.

Figur 57—67. Der Gerüstbildungstypus der Achsengerüste.

Fig. 57 a—g. Reizerscheinungsreihe eines Pseudopodiums einer *Diffugia*. Während der Retraktion findet eine Differenzierung von ausgepreßter Außenmasse und einem Achsenstrang statt. — Nach VERWORN, Psycho-physiol. Prot.-Stud., III, 10 a—g.

Fig. 58. Ein Ausschnitt aus dem Körper eines *Actinosphaerium* Eichhorni im optischen Durchschnitt. — Nach H_{ERTWIG} u. LESSER, aus BÜTSCHLI, Protozoa, XV, 1 b.

Tafel XIX.

Fig. 59. *Actinophrys sol* im optischen Durchschnitt. — Nach GRENACHER, aus BÜTSCHLI, Protozoa, XIV, 7 a.

Fig. 60. *Acanthometra elastica* im lebenden Zustand. — Nach H_{ERTWIG}, Organ. d. Rad., I, 2.

Fig. 61. Ein Sektor aus dem Körper einer *Acanthometra elastica* im optischen Durchschnitt. Die Muskelfibrillen des einen Stachels ausgestreckt, die anderen nach krampfhafter Kontraktion von ihrem punctum fixum abgerissen. — Nach H_{ERTWIG}, Organ. d. Rad., I, 2 a.

Fig. 62. *Xiphacantha serrata* als Typus des Körperbaues einer *Acanthometre*. Die obere Partie der Figur giebt das Bild des Oberflächenanblicks wieder: das System der von den Stachelscheiden herablaufenden Stützfäden, das oberflächliche polygonale Sarkodenetz und die zwischen den Stacheln angeordneten Pseudopodien; die untere Partie zeigt das Bild des optischen Durchschnitts: die im Calymma zwischen Centralkapsel und äußerer Oberfläche ausgespannte Sarkode. Die Muskelfibrillen der Stacheln sind teils ausgestreckt, teils kontrahiert. — Nach H_{ERTWIG}, Organ. d. Rad., II, 4.

Fig. 63. Ein isolierter Stachel von
Acanthometra cuspidata, HKL. }
 Fig. 64. Ein isolierter Stachel von } Nach HAECKEL, aus BÜTSCHLI,
Xiphacantha serrata, HKL. } Protozoa, XXVII, 6 u. 9.

Fig. 65. Centrale Partie zweier Stacheln aus dem Gerüst einer
Octopelta scutella, HKL. — Nach HAECKEL, Chall.-Rep., 133, 5.

Fig. 66. Das Gerüst von *Pantopelta icosaspis* HKL. im Durch-
 schnitt. — Nach HAECKEL, Chall.-Rep., 133, 4.

Fig. 67. Ein Stachel aus dem Gerüst einer *Echinaspis echinoides*,
 HKL. — Nach HAECKEL, Chall.-Rep., 137, 8.

Tafel XX.

Figur 68—228. Der Vierstrahlertypus.

Figur 68—147. Morphologie der Vierstrahlergerüste.

Figur 68—85. Die Gerüstbildung der Spongien.

Figur 68—74 Kalkspicula, Figur 75—81 Kieselspicula,
 Figur 82 u. 83 Hornspicula.

Fig. 68. Vierstrahliges Spiculum von *Leucaltis floridiana*, HKL.
 — Nach HAECKEL, aus VOSMAER, Spongien (BRONN's Klassen und Ord-
 nungen des Tierreichs, Bd. II), XII, 17.

Fig. 69. Spiculum von *Ascaltis cerebrum*, HKL. — Nach
 HAECKEL, aus VOSMAER, Spongien, XII, 13.

Fig. 70. Spiculum von *Ascortis lacunosa*, HKL. — Nach HAECKEL,
 aus VOSMAER, Spongien, XII, 8.

Fig. 71. Spiculum von *Syculmis synapta*, HKL. — Nach HAECKEL,
 aus VOSMAER, Spongien, XII, 19.

Fig. 72. Spiculum von *Ascetta primordialis*, HKL. — Nach
 HAECKEL, aus VOSMAER, Spongien, XII, 1.

Fig. 73. Spiculum von *Ascetta vesicula*, HKL. — Nach HAECKEL,
 aus VOSMAER, Spongien, XII, 5.

Fig. 74. Spiculum von *Leucetta trigona*, HKL. — Nach HAECKEL,
 aus VOSMAER, Spongien, XII, 10.

Fig. 75. Spiculum von *Stelletta discophora*, O. S. — Nach O.
 SCHMIDT, aus VOSMAER, Spongien, XIX, 7.

Fig. 76. Spiculum von *Thenea muricata*, GRAY. — Nach BOWER-
 BANK, aus VOSMAER, Spongien, XIX, 27.

Fig. 77. Spiculum von *Geodia Barretti*, BWBK. — Nach VOSMAER,
 aus VOSMAER, Spongien, XIX, 10.

Fig. 78. Spiculum von *Geodia perarmatus*, BWBK. — Nach BOWER-
 BANK, aus VOSMAER, Spongien, XIX, 26.

Fig. 79. Spiculum von *Discodermia polydiscus*, Boc. — Aus
 VOSMAER, Spongien, XIX, 28.

Fig. 80. Spiculum von *Ierea Quenstedti*, ZITT. — Aus VOSMAER,
 Spongien, XIX, 29.

Fig. 81. Spicula von *Placortis simplex*, F. E. S. — Nach
 SCHULZE, aus VOSMAER, Spongien, XIX, 11—15, 18.

Fig. 82. } Hornspicula von *Darwinella aurea*, FRITZ MÜLLER. —

Fig. 83. } Nach MÜLLER, aus VOSMAER, Spongien, XIV, 2 c u. 3.

Fig. 84. Gerüstpartie aus einer *Pachychalina caulifera*, VOSM. — Nach VOSMAER, aus VOSMAER, Spongien, XX, 1.

Fig. 85. Gerüstpartie aus einer *Eurete simplicissima* SEMPER. — Nach MARSHALL, aus VOSMAER, Spongien, XVIII, 3.

Figur 86—92. Die Gerüstbildung der Echinodermen.

Alle Figuren nach SEMON, Beiträge zur Naturgeschichte der Synaptiden des Mittelmeers, in Mitteilg. aus d. zool. Stat. zu Neapel, VII. Bd., 2. Heft, Taf. 9 u. 10.

Fig. 86. Erste Entwicklung eines Skelettelementes (bei einer Seeigellarve). a Urbildungszelle eines Spiculum mit erster Kalkkonkretion, b u. c die Konkretion wächst zu einem Tetraeder heran, d das Tetraeder, zum Dreistrahler auswachsend, ist aus seiner Bildungszelle herausgetreten und liegt nun zwischen den benachbarten Mesenchymzellen, e das fertig ausgebildete dreistrahlige Spiculum, e' Stadium von e bei stärkerer Vergrößerung, zeigt deutlich ein Tetraeder mit eingebauchten Flächen, d' Stadium von d bei stärkerer Vergrößerung, Auswachsen des Tetraeders zum Dreistrahler.

Fig. 87. Anlage der Stacheln der Ophiuride des *Pluteus paradoxus*. Bei c ist der Stachelaufsatz weggelassen.

Fig. 88. Basales Rädchen des Stachels von *Asterina gibbosa*. Stachelaufsatz weggelassen.

Fig. 89. Basales Rädchen des Stachels von *Arbacia pustulosa*. Stachelaufsatz weggelassen.

Fig. 90. Rädchen von *Chirodota venusta*.

Fig. 91. Rädchen der *Auricularia* von *Synapta digitata*.

Fig. 92. Entwicklung von Anker und Platte bei *Synapta inhaerens*.

Figur 93—147. Die Gerüstbildung der Polycystinen.

Fig. 93. Individuum von *Sphaerozoum geminatum*, HKL. — Nach HAECKEL, Challenger-Report, 4, 4.

Fig. 94. Sektor aus dem Körper eines *Lampoxanthium pandora*, HKL. — Chall.-Rep., 2, 1.

Fig. 95. Sektor aus dem Körper eines *Thalassoxanthium cervicorne*, HKL.; a ein einzelnes Spiculum. — Chall.-Rep. 2, 3 u. 4.

Fig. 96. Spicula aus einer Kolonie von *Sphaerozoum acuferum*. In der Kolonie befindet sich ein besonders großer Vierstrahler. — Nach BRANDT, Sphärozoeen des Golfes von Neapel, 7, 2.

Fig. 97. Spicula aus einer anderen Kolonie von *Sphaerozoum acuferum*. In derselben finden sich ganz vereinzelt große bedornete Vierstrahler. — Nach BRANDT, Sphärozoeen, 7, 8.

Tafel XXI.

Fig. 98. Ein Spiculum von *Thalassosphaera bifurca*, HKL. — Nach HAECKEL, aus BÜTSCHLI, Protozoa, XVIII, 4.

Fig. 99. *Plagoniscus tripodiscus*, HKL. — Chall.-Rep., 91, 4.

Fig. 100. *Triplagia pimordialis*, HKL. — „ „ 91, 2.

Fig. 101. *Plagonium sphaerozoum*, HKL. — „ „ 91, 6.

- Fig. 102. *Astrosphaera stellata*, H_KL. — Chall.-Rep., 19, 5.
 Fig. 103. *Hexalonche octocolpa*, H_KL. — „ „ 22, 6.
 Fig. 104. *Stylostaurus caudatus*, H_KL. — „ „ 13, 7.
 Fig. 105. *Cenosphaera coronata*, H_KL. — „ „ 26, 11.
 Fig. 106. *Solenosphaera ascensionis*, H_KL. — „ „ 7, 9.
 Fig. 107. *Staurocaryum arborescens*, H_KL. — „ „ 15, 8.
 Fig. 108. *Hexacontium axotrias*, H_KL. — „ „ 24, 3.
 Fig. 109. *Cromyomma circumtextum*, H_KL. — „ „ 30, 4.
 Fig. 110. *Triplecta triactis*, H_KL. — „ „ 91, 7.
 Fig. 111. Oraler Pol (Porochoira) der Centrankapsel von *Cystidium inerme*, HERTW. — Nach HERTWIG, Organ. d. Rad., VII, 1 b.
 Fig. 112. *Plagiocarpa procortina*, H_KL. — Chall.-Rep., 91, 5.
 Fig. 113. *Cortina typus*, H_KL. — „ „ 97, 1.
 Fig. 114. *Cortiniscus tripodiscus*, H_KL. — „ „ 92, 11.
 Fig. 115. *Podocoronis cortiniscus*, H_KL. — „ „ 97, 2.
 Fig. 116. *Cortiniscus typicus*, H_KL. — „ „ 92, 12.
 Fig. 117. *Cortina tripus*, H_KL. — „ „ 83, 9.
 Fig. 118. *Archicircus primordialis*, H_KL. — „ „ 81, 1.
 Fig. 119. *Cortiniscus dipylaris*, H_KL. — „ „ 92, 13.
 Fig. 120. *Dendrocircus stalactites*, H_KL. — „ „ 81, 14.
 Fig. 121. *Lithocircus crambessa*, H_KL. — „ „ 81, 6.

Tafel XXII.

- Fig. 122. *Cortina cervina*, H_KL. — Chall.-Rep., 92, 21.
 Fig. 123. *Dendrocircus arborescens*, H_KL. — Chall.-Rep., 81, 10.
 Fig. 124. *Lithocircus tarandus*, H_KL. — „ „ 92, 19.
 Fig. 125. *Toxarium thorax*, H_KL. — „ „ 93, 18.
 Fig. 126. *Perispyris lentellipsis*, H_KL. — „ „ 88, 12.
 Fig. 127. *Sphaerospyris globosa*, H_KL. — „ „ 83, 4.
 Fig. 128. *Trissoocyclus sphaeridium*, H_KL. — „ „ 93, 12.
 Fig. 129. *Sethophormis rotula*, H_KL. — „ „ 57, 9.
 Fig. 130. *Peridium spinipes*, H_KL. — „ „ 53, 9.
 Fig. 131. *Tripocyrthis plagoniscus*, H_KL. — „ „ 60, 10.
 Fig. 132. *Androspyris anthropiscus*, H_KL. — „ „ 83, 8.
 Fig. 133. *Lamprospyris Darwinii*, H_KL. — „ „ 89, 13.
 Fig. 134. *Tripospyris cortiniscus*, H_KL. — „ „ 84, 6.
 Fig. 135. *Acrospyris clathrocanium*, H_KL. — „ „ 95, 17.
 Fig. 136. *Dictyophimus Hertwigii*, H_KL. — „ „ 60, 3.
 Fig. 137. *Podocyrthis cristata*, H_KL. — „ „ 72, 7.
 Fig. 138. *Stichophormis cornutella*, H_KL. — „ „ 75, 9.
 Fig. 139. *Theoconus Jovis*, H_KL. — „ „ 69, 4.

Tafel XXIII.

- Fig. 140. *Theopera cortina*, H_KL. — Chall.-Rep., 67, 8,
 Fig. 141 a. *Tripilidium costatum*, H_KL. — Chall.-Rep., 98, 8.
 Fig. 141 b. Schale und Weichkörper derselben Form im optischen Querschnitt. — Chall.-Rep., 98, 8 a.
 Fig. 141 c. Dreistrahlerseptum zwischen dem Rudiment des Köpfchens und dem Hauptschalenraum. — Chall.-Rep., 98, 8 b.

Fig. 142. *Archicorys ovata*, H_{KL}. — Chall.-Rep., 51, 10.

Fig. 143. *Archiscenium quadrispinum*, H_{KL}. — Chall.-Rep., 53, 11.

Fig. 144. *Sethopilium orthopus*, H_{KL}, Basalansicht. — Chall.-Rep., 97, 8.

Fig. 145. Basalansicht von *Tetraspyris stephanium*, H_{KL}. — Chall.-Rep., 95, 6.

Fig. 146. *Clathrocyclas Europae*, H_{KL}, Apikalansicht der Schale nach Entfernung des Köpfchens. — Chall.-Rep., 59, 11.

Fig. 147 a. *Calpoppaena hexarrhabda*, H_{KL}. — Chall.-Rep., 53, 17.

Fig. 147 b. Basalverschluß derselben Form. — „ „ 53, 18.

Figur 148—228. Ätiologie des Vierstrahlertypus.

Fig. 148 a u. b. Schematische Darstellung der zweckmäßigen Einlagerungsweise der dreistrahligen Spicula zwischen den Poren in der Körperwand der Kalkschwämme nach F. E. SCHULZE, „Zur Stammesgeschichte der Hexactinelliden“ (Abhandlungen der Berliner Akademie, 1887), S. 31, Fig. 1 u. 2.

Tafel XXIV.

Fig. 149—157. Eine Reihe von verschiedenartigen Komplexen von Seifenblasen, nach der Natur entworfen. Dieselben sitzen der Oberfläche der Seifenlösung auf mit Ausnahme von Figur 150, welche einen Komplex von drei gleich großen Blasen frei in der Luft schwebend darstellt. In die Kanten der Blasengerüste sind verschiedene Spiculumformen rot eingezeichnet.

Fig. 158. Modus der Verteilung und Anlagerung überschüssigen Wandmaterials in den Zwischenwänden, demonstriert an einem Figur 150 entsprechenden Vierblasenkomplex. Aus dem gegenseitigen Abrundungsbestreben der aneinander grenzenden Blasen ergibt sich eine Begünstigung in erster Linie der Ecken, in zweiter Linie der Kanten der Blasenräume durch die Materialanlagerung. Es entsteht hierdurch bei Zunahme des Wandmaterials um den Radiationspunkt des durch die Kanten gebildeten Vierstrahlers ein Tetraeder mit eingebauchten Flächen, der bei eventuellem weiteren Materialzufluß zu einem Vierstrahler mit dreikantigen Armen auswächst.

Fig. 159. Darstellung der Bildungsmechanik verschiedener Gerüstformen in einer oberflächlichen Blasen- resp. Vakuolenschicht.

- a. Bildung eines der Schale von *Hexacromyrum elegans* (Fig. 205) entsprechenden Gerüstwerkes,
- b. Ankerbildung,
- c. Tetraederbildung,
- d. polygonales Maschenwerk ohne und
- e. mit Radialstacheln
- f. ausgerundete polygonale Maschen ohne und
- g. mit Radialstacheln,

Fig. 160. Schaum einer in einer Flasche geschüttelten dunkel gefärbten Flüssigkeit. Die das Blasengerüst bildende Flüssigkeit ist so reichlich, daß sich die Blasen gegenseitig abrunden können.

Fig. 161. Komplex von vier großen und einer in der Mitte eingeschlossenen kleinen Blase, dessen Zwischenwandsystem den Bauplan von auf den beiden folgenden Figuren dargestellten Radiolarienschalen vorschreibt. Das Zwischenwandsystem ist rot ausgeführt.

Fig. 162. *Callimitra Agnesae*, HKL. — Chall.-Rep., 63, 5.

Fig. 163. *Archiscenium cyclopterum*, HKL. — Chall.-Rep., 98, 3.

Fig. 164 a—e. Pollentetraden aus ein und derselben Anthere von *Neottia nidus avis*. — Nach GÖBEL, Zur Embryologie der Archegoniaten (Arbeiten des Würzburger botan. Institutes, Bd. II, S. 441, Fig. 1 a, b, c, d, f).

Fig. 165. Embryo von *Nicotiana*. — Nach HANSTEIN, aus SACHS, Über die Anordnung der Zellen in jüngsten Pflanzenteilen (Arbeiten des Würzburger botan. Institutes, Bd. II, S. 73, Fig. 6 D).

Fig. 166. Markzellengewebe aus dem Zweige eines Laubholzes. — Nach v. KERNER, Pflanzenleben, S. 437, Fig. 13.

Fig. 167. Scheitel eines Embryo von *Archidium phascoides*. — Nach KIENITZ-GERLOFF, aus BERTHOLD, Protoplasmamechanik, V, 14 b.

Tafel XXV.

Fig. 168 a. Interfascikulares Zellgewebe aus dem hypocotylen Gliede einer Keimpflanze von *Ricinus communis* vor der Keimung,
b. nach der Keimung.

c. Interfascikulares Gewebe aus einem Internodium von *Clematis montana*. Nach DETLEFSEN, Über Dickenwachstum cylindrischer Organe (Arbeiten des Würzburger botan. Institutes, Bd. II, Taf. II, Fig. 1, 2, 4).

Fig. 169 a—c. Zellkammern. In den Zwischenwänden der Kammerräume bei Figur a und b Intercellulargänge, bei Figur c Intercellularsubstanz. — Nach v. KERNER, Pflanzenleben, S. 25, Fig. 1—3.

Fig. 170. Epithelgewebe. Epidermis eines zweimonatlichen menschlichen Embryo. — Nach KÖLLIKER, Gewebelehre, S. 88, Fig. 48.

Fig. 171. Chordagewebe von *Myxine glutinosa*, Querschnitt. —

Fig. 172. Fettgewebe. — Nach CLAUS, Lehrb. d. Zoolog., S. 30, Fig. 33.

Fig. 173. Knorpelknochen. — Nach CLAUS, Lehrb. d. Zoolog., S. 31, Fig. 35 a.

Fig. 174 a. Jüngerer,

b. älteres blasiges Bindegewebe eines Plathelminthen. — Nach LANG, Vergl. Anatomie, S. 41, Fig. 37 A u. B.

Fig. 175 a—c. Blaszellen einer Spongie (*Polymastia hemisphaerica*).

Fig. 175 d. „Sternförmige Bindegewebszellen mit Ausläufern“ von einer Spongie (*Velinea gracilis*). — Nach VOSMAER, aus VOSMAER, Spongien, XXII, 4 c, b, a u. 3.

Fig. 176. Gallertgewebe von *Rhizostoma*. — Aus CLAUS, Lehrb. d. Zoolog., S. 29, Fig. 30.

Fig. 177. Querschnitt durch eine Körperpartie einer Spongie (*Dendrilla aerophoba*). — Nach v. LENDENFELD, aus VOSMAER, Spongien, XXIV, 1.

Fig. 178. Partie aus dem Skelett eines Seeigels, als Beispiel für die spongiös netzförmige Struktur der Echinodermenskelette. — Aus HATSCHKE, Lehrb. d. Zoolog., S. 142, Fig. 151 D.

Fig. 179 a. Schema eines lebenden farblosen Blutkörpers. } Nach HEITZMANN, Mikroskopische Morphologie, S. 27, Fig. 2 u. 3.
 b. Schema eines von Vakuolen durchsetzten Blutkörpers. }

Fig. 180. Collozoum inerme. Kolonie mit drei Centralkapseln. — Nach R. HERTWIG, Org. d. Rad., III, 12.

Fig. 181. Kolonie von Myxosphaera coerulea. — Nach BRANDT, Koloniebildende Radiolarien des Golfes von Neapel, I, 8.

Fig. 182. Plasmapartie aus dem Körper eines Acanthochiasma rubescens (mit einem das Plasma durchsetzenden Acanthinstachel). — Nach BRANDT, Koloniebildende Radiolarien des Golfes von Neapel, III, 2.

Fig. 183. Ophidomonas jenensis, EHB. } Nach BÜTSCHLI, Bau der Bakterien, Fig. 2 a u. 1 b.
 Fig. 184. Chromatium Okenii, EHB. sp. }

Fig. 185. „Reticulum plasmatique“ des Kernes der Hodenzelle der Assel. — Nach CARNOY, Biologie cellulaire, S. 244, Fig. 108.

Fig. 186. Drei Individuen aus einer Kolonie von Sphaerouzoum punctatum. „Les épines se forment par le dépôt de la silice dans les bras pseudopodiques dont elles conservent la forme“¹⁾. — Nach CARNOY, Biologie cellulaire, S. 269, Fig. 141.

Tafel XXVI.

Fig. 187. Partie aus der Schale von Gazelletta dendronema, HKL. (Phäodarie, Medusettide). — Chall.-Rep., 120, 16.

Fig. 188. Kiesalgewebe des Skelettes von Myelastrum dodecaceros, HKL. (diskoide Spumellarie). — Chall.-Rep., 47, 11 a.

Fig. 189. Ein Stück der inneren Schale von Coeloplegma murayanum, HKL. (Phäodarie, Cölographide). — Chall.-Rep., 127, 8.

Fig. 190. Ein Teil des ganzen Skeletts derselben Form. — Chall.-Rep., 127, 2.

Fig. 191. Ein Stück der Schale von Castanidium Moseleyi, HKL. (Phäodarie, Castanellide). — Chall.-Rep., 113, 2.

Fig. 192. Ein Stück der Schale von Castanella Wyvillei, HKL. (Phäodarie, Castanellide). — Chall.-Rep., 113, 6.

Fig. 193. Ein Stück der Schale von Aulonia hexagonia, HKL. (Phäodarie, Aulosphäride). — Chall.-Rep., 111, 1.

Fig. 194. Ein Stück der Schale von Aulastrum triceros, HKL. (Phäodarie, Aulosphäride). — Chall.-Rep., 111, 3.

Fig. 195. Schalenbau von Ellipsoxiphus attractus, HKL. (sphäroide Spumellarie)²⁾. — Chall.-Rep., 14, 1.

1) Von mir durch gesperrten Druck hervorgehoben. In Bezug auf „bras pseudopodiques“ gilt das auf S. 362—364 gesagte.

2) HAECKEL stellt diese Form zu seinen Prunoideen, wir bezeichnen sie als sphäroide Spumellarie; in demselben Gegensatz zu

Fig. 196. Schalenbau von *Tripterocalpis ogmoptera*, HKL. (cyrtoide Nassellarie). — Chall.-Rep., 51, 4.

Fig. 197. Schalenbau von *Xiphostylus edolius*, HKL. (sphäroide Spumellarie). — Chall.-Rep., 13, 5.

Fig. 198. Schalenbau von *Lithapium monocyrtis*, HKL. (sphäroide Spumellarie). — Chall.-Rep., 14, 10.

Fig. 199. Schalenbau von *Haliomma lirianthus*, HKL. (sphäroide Spumellarie). — Chall.-Rep., 28, 1 b. — In eine Pore sind die Zwischenwände der ihrer Bildung zu Grunde liegenden Blasengruppe punktiert eingetragen.

Fig. 200. Schalenbau von *Drupptractus ostracion*, HKL. (sphäroide Spumellarie). — Chall.-Rep., 16, 8.

Fig. 201. Schalenbau von *Clathrocyclas Latonae*, HKL. (cyrtoide Nassellarie). — Chall.-Rep., 59, 7.

Fig. 202. Schalenbau von *Archipera cortiniscus*, HKL. (cyrtoide Nassellarie). — Chall.-Rep., 98, 5.

Fig. 203. Gitterplatte eines Stachels von *Icosaspis elegans*, HKL. (Acantharie). — Chall.-Rep., 134, 9.

Fig. 204. Gerüst von *Cannosphaera antarctica*, HKL. (Phäodarie, Cannosphäride). — Chall.-Rep., 112, 1.

Fig. 205. Schale von *Hexacromyrum elegans*, HKL. (sphäroide Spumellarie). — Chall.-Rep., 24, 9.

Fig. 206. Schale von *Haliomma circumtextum*, HKL. (sphäroide Spumellarie). — Chall.-Rep., 28, 7.

Fig. 207. Distales Ende eines Radialstachels von *Aulographis triglochis* HKL. (Phäodarie, Aulacanthide). — Chall.-Rep., 103, 17.

Fig. 208. Distales Ende eines Radialstaches von *Aulographis bovicornis*, HKL. (Phäodarie, Aulacanthide). — Chall.-Rep., 103, 14.

HAECKEL befinden wir uns an verschiedenen anderen Stellen (z. B. bei Fig. 197, 198, 200). Diese und ähnliche Formen schließen sich zu unmittelbar an Formen mit kugelrunder Schale an, und die Längsstreckung der Schale steht bei ihnen als sekundäre Modifikation in zu augenscheinlicher Beziehung zu den polaren Stachelanhängen, als daß man diese Formen ohne großen Zwang von den rein kugeligen trennen könnte, eine Unterscheidung, welche nur bei Formen mit stärker ausgeprägtem monaxonen Baue angebracht erscheint. Außerdem brauchen wir statt der Substantivbezeichnungen vieler von HAECKEL aufgestellten Unterabteilungen, besonders der der Spumellarien und Nassellarien, wie Beloideen, Sphäroideen, Discoideen, Prunoideen, Stephoideen, Cyrtoideen etc., einfach der betreffenden Hauptabteilung beigefügte Adjektiva, wie beloid, sphäroid, diskoid, prunoid, stephoid, cyrtoid etc. Die Gründe, welche uns zu diesem unseren Verhalten veranlassen, besonders auseinanderzusetzen, sehen wir uns an diesem Orte nicht veranlaßt; sie ergeben sich übrigens zum Teil schon von selbst aus unserer Gerüstbildungsmechanik, mit der sich eine hohe Wertschätzung der morphologischen Befunde an den Skeletten für eine strenge, formal-systematische Einteilung nicht verträgt.

Fig. 209. Skelett von *Dictyocha stapedia*, HKL. (Mastigophore, nach A. BORGERT). — Chall.-Rep., 101, 11.

Fig. 210. Ein Anker von dem Skelett von *Coeloplegma Murrayanum*, HKL. (Phäodarie, Cölographide). — Chall.-Rep., 127, 11.

Fig. 211. Ein Stück der Schalenoberfläche von *Octodendron spathillatum*, HKL. (sphäroide Spumellarie). — Chall.-Rep., 18, 2.

Fig. 212. Ein Stück der Schalenoberfläche von *Coelodrymus ancoratus*, HKL. (Phäodarie, Cölodendride). — Chall.-Rep., 121, 10.

Fig. 213. Ein Tangentialstachel von *Cannorrhaphis spathillata*, HKL. (Phäodarie, Cannorrhaphide). — Chall.-Rep., 101, 5.

Fig. 214. Schale von *Ceriaspis inermis*, HKL. (Acantharie). — Chall.-Rep., 138, 5.

Fig. 215. Schalenbau von *Globigerina bulloides*, D'ORB. (Thalamophore). — Nach BRADY, Chall.-Rep., 77.

Fig. 216. Schalenbau von *Haeckeliana goetheana*, HKL. (Phäodarie, Circoporide). — Chall.-Rep., 114, 3.

Fig. 217. *Circospathis furcata*, HKL. (Phäodarie, Circoporide). — Chall.-Rep., 115, 4.

Fig. 218. Schalenbau derselben Form bei stärkerer Vergrößerung. — Chall.-Rep. 115, 6.

Fig. 219. Distales Ende eines Radialstachels von *Cromyatractus cepicus*, HKL. (sphäroide Spumellarie). — Chall.-Rep., 15, 3.

Fig. 220. Distales Ende eines Radialstachels von *Orosceua Cuvieri*, HKL. (Phäodarie, Orosphäride). — Chall.-Rep., 107, 6.

Fig. 221. Stück eines Gerüstbalkens von *Orosceua crassissima*, HKL. (Phäodarie, Orosphäride). — Chall.-Rep., 107, 7.

Fig. 222. Schale von *Entosolenia aspera*, REUSS. (Thalamophore).

Fig. 222 a. Einige Tetraeder der Schale bei stärkerer Vergrößerung. — Nach MÖBIUS, Foraminifera von Mauritius, VIII, 11 und 12.

Fig. 223 a. Stück der Schale einer Challengeride (Phäodarie). — Chall.-Rep., 99, 2.

Fig. 223 b. Schalenbau einer Challengeride bei stärkerer Vergrößerung im optischen Flächenschnitt. — Chall.-Rep., 99, 14 a.

Fig. 223 c. Schalenbau einer Challengeride bei stärkerer Vergrößerung im optischen Querschnitt. — Chall.-Rep., 99, 4 a.

Tafel XXVII.

Fig. 224. Orale Partie der Schale von *Cycladophora pantheon*, HKL. (cyrtoide Nassellarie). — Chall.-Rep., 68, 3.

Fig. 225. Bau der Schale von *Astrocyelia solaster*, HKL. (diskoide Spumellarie). — Chall.-Rep., 36, 7.

Fig. 226. Gerüstbau von *Drymosphaera dendrophora*, HKL. (sphäroide Spumellarie). — Chall.-Rep., 20, 1.

Fig. 227. Teil der Schale von *Heliodymus viminalis*, HKL. (diskoide Spumellarie). — Chall.-Rep., 35, 5.

Fig. 228. Orale Partie des Skeletts von *Lithocircus magnificus*, HKL. (stephoide Nassellarie). — Chall.-Rep., 81, 16.

Figur 229—243. Die Mosaikschalen.

Fig. 229. *Quadrula symmetrica*, WALLICH sp. — Nach F. E. SCHULZE, aus BÜTSCHLI, Protozoa, II, 12.

Fig. 230. Schalenbau der *Euglypha alveolata* nach SCHEWIAKOFF, aus GRUBER, Über den Wert der Spezialisierung für die Erforschung und Auffassung der Natur (Berichte der Naturforschenden Gesellschaft zu Freiburg i. B., IV. Bd., 4. Heft, 1889), Fig. 1—3.

- a. *Euglypha alveolata* im ausgebildeten Zustand. In der aus einem Mosaik aneinandergfügter Plättchen bestehenden ovalen Schale befindet sich der Weichkörper des Rhizopoden. Derselbe zeigt in seiner vorderen, oralen Partie deutlich alveolären, blasigen Bau; im Grunde der Schale liegt der große Zellkern umlagert von den Reserveplättchen.
- b. Ein Individuum in den Anfangsstadien der Teilung. Ein Teil des Sarkodekörpers quillt aus der Mündungsöffnung der Schale hervor, gefolgt von den Reserveschalenplättchen, die sich an der Oberfläche gleichmäßig verteilen.
- c. Ein Individuum kurz vor der Teilung. Der hervorgequollene Protoplasmakörper hat gleiche Gestalt und Größe wie der Mutterorganismus angenommen, und die Reserveplättchen haben sich um ihn zu einer neuen Schale zusammengefügt. An der Vollendung des Teilungsprozesses fehlt nur noch die Ausgleichung der Protoplasmakörper beider Individuen und die Teilung des Kernes, welche bereits eingeleitet ist; die Kernspindel ist gebildet.

Fig. 231. *Lecqueurensia (Difflugia) spiralis*, LECL. — Nach WALLICH, aus BÜTSCHLI, Protozoa, III, 9.

Fig. 232. *Carterina spiculotesta*, CARTER, sp. — Nach BRADY, Chall.-Rep., 41, 7 a.

Fig. 232 a. Bau der Schale bei stärkerer Vergrößerung. — Nach BRADY, Chall.-Rep., 41, 9.

Fig. 233. *Pinacocystis rubicunda*, H. u. L. — Nach HERTWIG und LESSER, aus BÜTSCHLI, Protozoa, XVI, 4.

Fig. 234. *Pinaciophora fluviatilis* GREEFF.

- a. Die Kieselplättchen in ihrer natürlichen Zusammenlagerung am Rande der Schale.
- b. Oberflächenansicht einiger Plättchen in ihrer natürlichen Zusammenlagerung.
- c. Isoliertes Plättchen im optischen Querschnitt.

Nach GREEFF, aus BÜTSCHLI, Protozoa, XVI, 5 a—c.

Fig. 235. Schale von *Sphaerocapsa cruciata*, HKL. — Chall.-Rep., 135, 6.

Fig. 236. Schale von *Cenocapsa nirvana*, HKL. — Chall.-Rep., 133, 11.

Fig. 237. Ein Stück der Schale derselben Form bei stärkerer Vergrößerung. — Chall.-Rep., 133, 11 a.

Fig. 238. Ein Stück der Schalenoberfläche von *Sphaerocapsa quadrata*, HKL. — Chall.-Rep., 135, 8.

Fig. 239. Ein Stück der Schale von *Sphaerocapsa pavementata*, HKL. mit einem hindurchtretenden Radialstachel. — Chall.-Rep., 135, 10.

Fig. 240. *Lagena seminuda*, BRADY. — BRADY, Chall.-Rep., 58, 34 a.

Fig. 241. *Lagena squamoso-marginata*, PARKER und JONES. — Chall.-Rep., 60, 24.

Fig. 242. *Lagena hexagona*, WILLIAMSON. — Chall.-Rep., 58, 32.

Fig. 243 a. Randpartie des Sarkodekörpers einer *Pelomyxa palustris*, GREEFF, zahlreiche Stäbchen enthaltend.

Fig. 243 b. Ein von Stäbchen umhüllter Glanzkörper der *Pelomyxa*. — Nach GREEFF, aus BÜTSCHLI, Protozoa, II, 6 g u. b.

Tafel XXVIII.

Figur 244—281. Die äußere Formgestaltung der Rhizopodenschalen.

Fig. 244. *Saccamina socialis*, BRADY. — BRADY, Chall.-Rep., 18, 19.

Fig. 245. *Lagena longispina*, BRADY. — BRADY, Chall.-Rep., 56, 36.

Fig. 246. *Tuscarora Wyvillei*, HKL. — HAECKEL, Chall.-Rep., 100, 3.

Fig. 247. *Chitonastrum lyra*, HKL. — HAECKEL, Chall.-Rep., 43, 15.

Fig. 248 a u. b. Zerfall eines Flüssigkeitscyinders in Tropfen. — Nach PLATEAU, Statique des liquides, tome II, pag. 209.

Fig. 249. Stück eines Wurzelhaares von *Trianea bogotensis* in stark verdünntem Glycerin. Der von der Membran abgehobene Plasmakörper segmentiert sich. — Nach BERTHOLD, Protoplasmamechanik, Taf. I, Fig. 11.

Fig. 250. Vegetative Kolonie eines Collozoum inerme. — Nach K. BRANDT, Die koloniebildenden Radiolarien des Golfes von Neapel, Taf. I, Fig. 11.

Fig. 251. *Astrorhiza limicola*, SANDAHL. — BRADY, Chall.-Rep., 19, 1.

Fig. 252. *Rhabdammina abyssorum*, M. SARS. — BRADY, Chall.-Rep., 21, 6.

Fig. 253. Ein Individuum derselben Art. Durchschnitt der Schale. — BRADY, Chall.-Rep., 21, 10.

Fig. 254. *Rhabdammina linearis*, BRADY. — BRADY, Chall.-Rep., 22, 2.

Fig. 255. *Rhabdammina discreta*, BRADY. Durchschnitt der Schale. — BRADY, Chall.-Rep., 22, 9.

Fig. 256. *Hyperammima subnodosa*, BRADY. Durchschnitt der Schale. — BRADY, Chall.-Rep., 23, 14.

Fig. 257. *Hormosina Carpenteri*, BRADY. — BRADY, Chall.-Rep., 39, 14.

- Fig. 258. *Nodosaria costulata*, REUSS. — BRADY, Chall.-Rep. 63, 26.
- Fig. 259. *Trochammina lituiformis*, BRADY. — BRADY, Chall.-Rep., 40, 7.
- Fig. 260. *Trochammina proteus*, CARRER. — BRADY, Chall.-Rep., 40, 2.
- Fig. 261. *Cornuspira involvens*, REUSS. — BRADY, Chall.-Rep., 11, 1 a.
- Fig. 262. *Cornuspira crassisepta*, BRADY. — BRADY, Chall.-Rep., 113, 20.
- Fig. 263. *Cornuspira foliacea*, PHILIPPI, sp. — BRADY, Chall.-Rep., 11, 5.
- Fig. 264. „Monströses Individuum“ derselben Art. — BRADY, Chall.-Rep., 11, 7.
- Fig. 265. *Ophthalmidium tumidulum*, BRADY. — BRADY, Chall.-Rep., 12, 6.
- Fig. 266. Schale einer Meeresschnecke, verkleinert nach der Natur gezeichnet.
- Fig. 267. *Amphistegina Lessonii*, D'ORB. — Nach MÖBIUS, Foraminifera von Mauritius, Taf. X, Fig. 11.

Tafel XXIX.

- Fig. 268. *Reophax sabulosa*, BRADY. — BRADY, Chall.-Rep., 32, 6.
- Fig. 269. *Textularia crispata*, BRADY. — BRADY, Chall.-Rep., 113, 2 a.
- Fig. 270. *Polymorphina rotundata*, BORNEMANN. — BRADY, Chall.-Rep., 73, 6.
- Fig. 271. *Chilostomella ovoidea*, REUSS. Die äußerste Schale ist vorne aufgebrochen. — BRADY, Chall.-Rep., 55, 23.
- Fig. 272. *Hastigerina pelagica*, D'ORB. — BRADY, Chall.-Rep., 83, 1.
- Fig. 273. *Orbulina universa*, D'ORB. — BRADY, Chall.-Rep., 81, 14.
- Fig. 274. *Polymorphina compressa*. Extracortical incrustiertes Exemplar. — BRADY, Chall.-Rep., 73, 17.
- Fig. 275. *Trypanosphaera transformata*, HKL. — HAECKEL, Chall.-Rep., 5, 1.
- Fig. 276. *Planorbulina mediterraneensis*, D'ORB. — BRADY, Chall.-Rep., 92, 1.
- Fig. 277. *Placopsilina cenomana*, D'ORB., sp. — BRADY, Chall.-Rep., 36, 1.
- Fig. 278. *Hyperammina vagans*, BRADY. — BRADY, Chall.-Rep., 24, 2.
- Fig. 279. Entwicklungsstadien von *Carpenteria*
- a. Junges Individuum, bei dem die Kammern noch regelmäßig in geschlossener Spirale angeordnet sind. Ansicht von oben.
 - b. Etwas älteres Individuum, bei dem sich die Folgen der festsitzenden Lebensweise schon geltend zu machen

beginnen. Der Bau wird unregelmäßig und fängt an, sich auf der Unterlage auszubreiten. Ansicht von oben.

c. Ähnliches Exemplar in seitlicher Ansicht.

d. Ausgewachsene *Carpenteria monticularis*, CARTER, von oben gesehen. Die morphologische Degeneration ist vollendet, der Schalenbau ist auf der Unterlage in seine einzelnen Kammern auseinandergeflossen. Links unten sitzt noch ein kleines junges Individuum. — BRADY, Chall.-Rep., 98, 13, 14, 16 u. 99, 1.

Fig. 280. Ein Bäumchen von *Carpenteria Rhapsidodendron*, MÖB. — Nach MÖBIUS, Foraminifera von Mauritius, V, 6.

Fig. 281. Eine größere, rasenbildende Gruppe von *Carpenteria Rhapsidodendron* in natürlicher Größe. — Nach MÖBIUS, Foraminifera von Mauritius, V, 9.



Dr. Gustav Fischer del.

Fig. 1-18

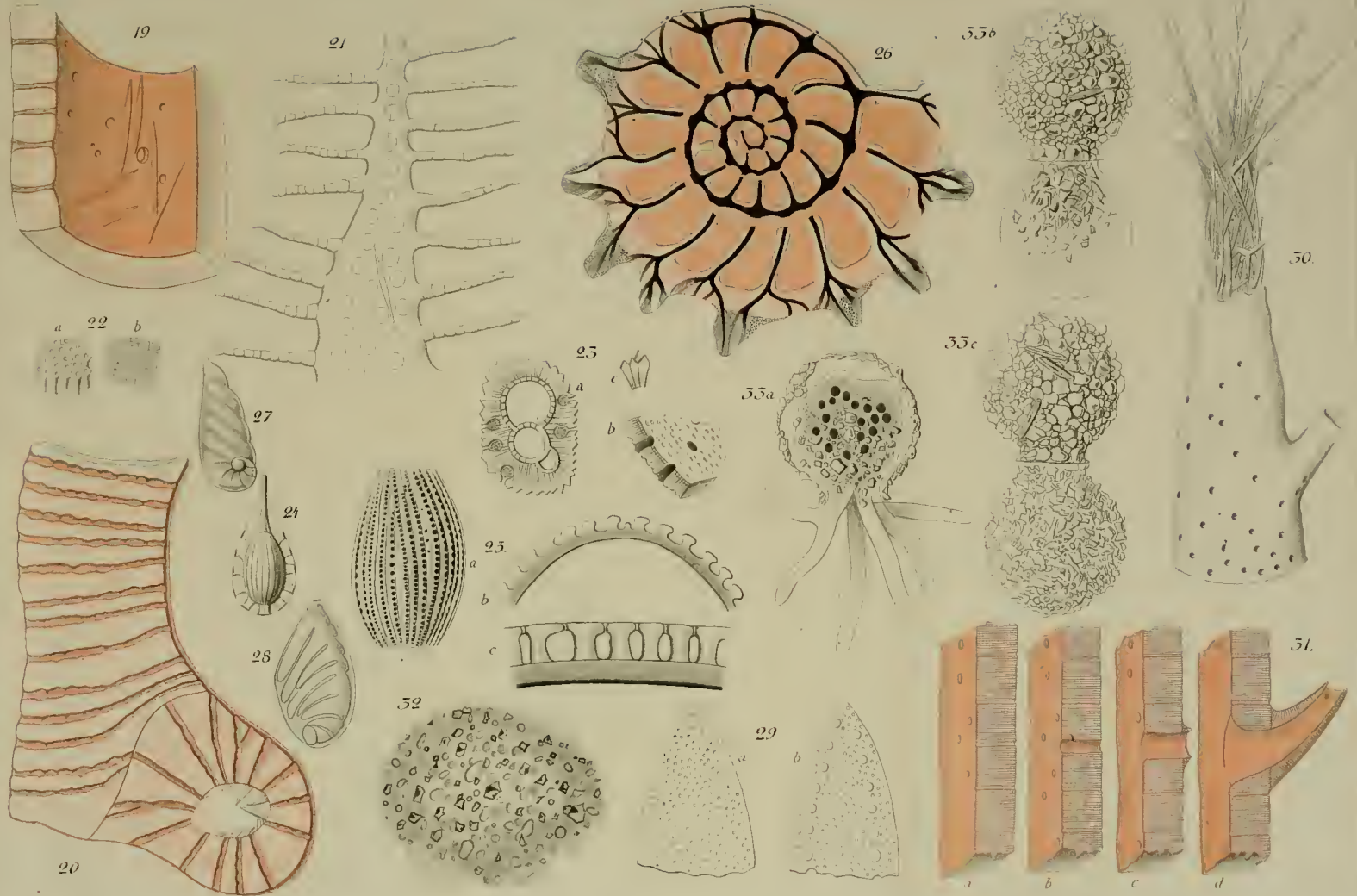


Fig. 19-55c



Gustav Fischer del.

Fig. 34-44.

Annuaire de la Société de Biologie, 1877

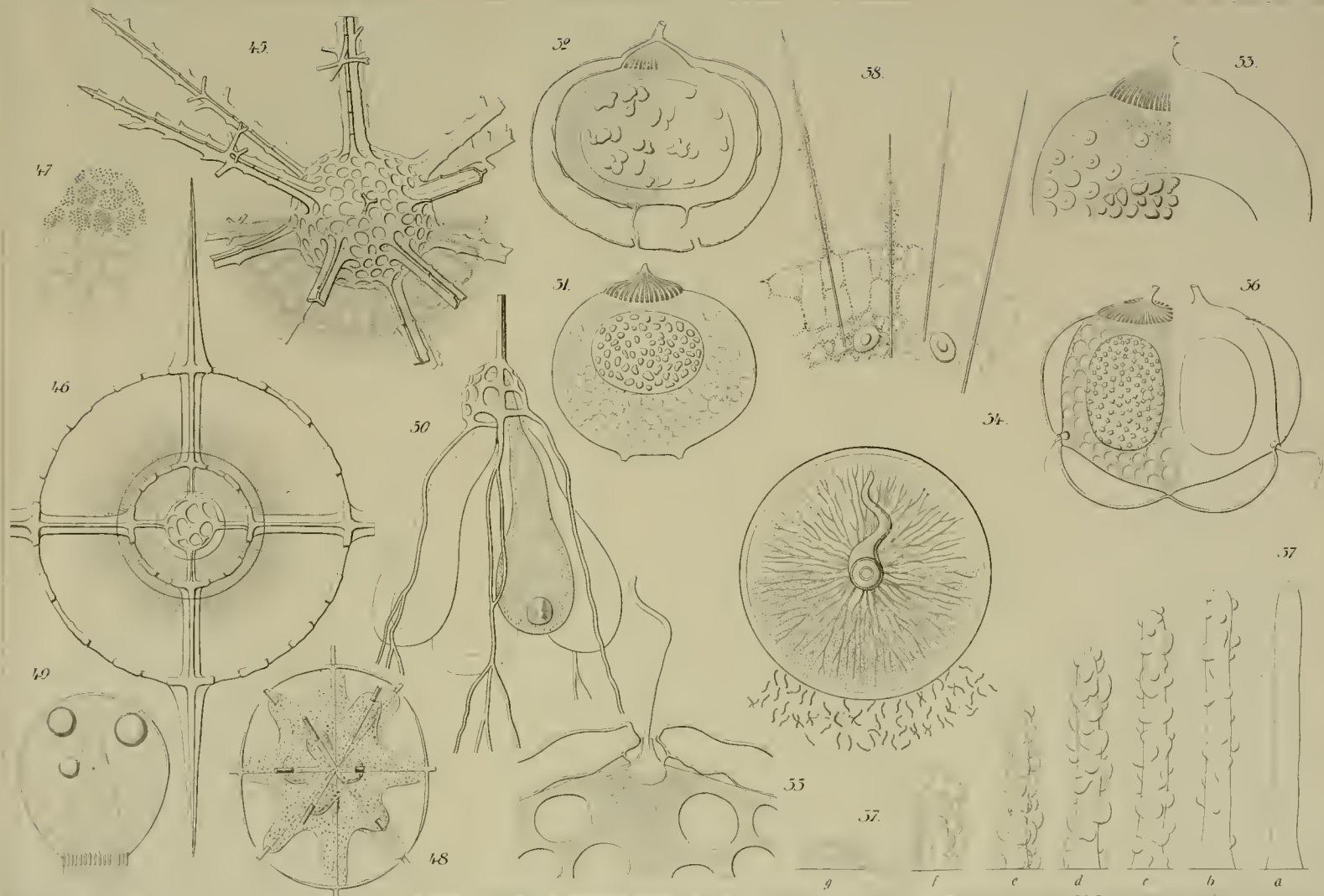


Fig. 15-58.

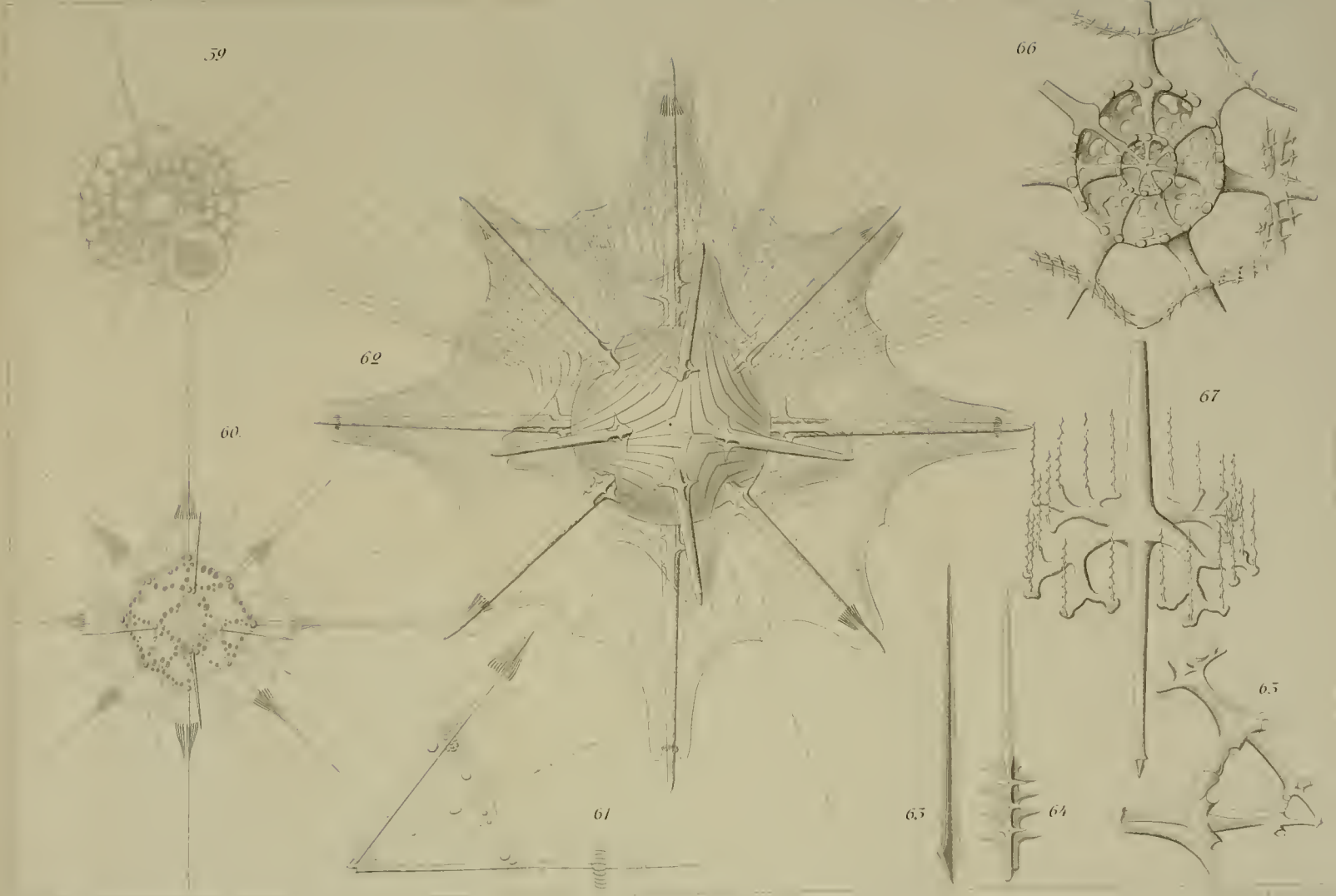
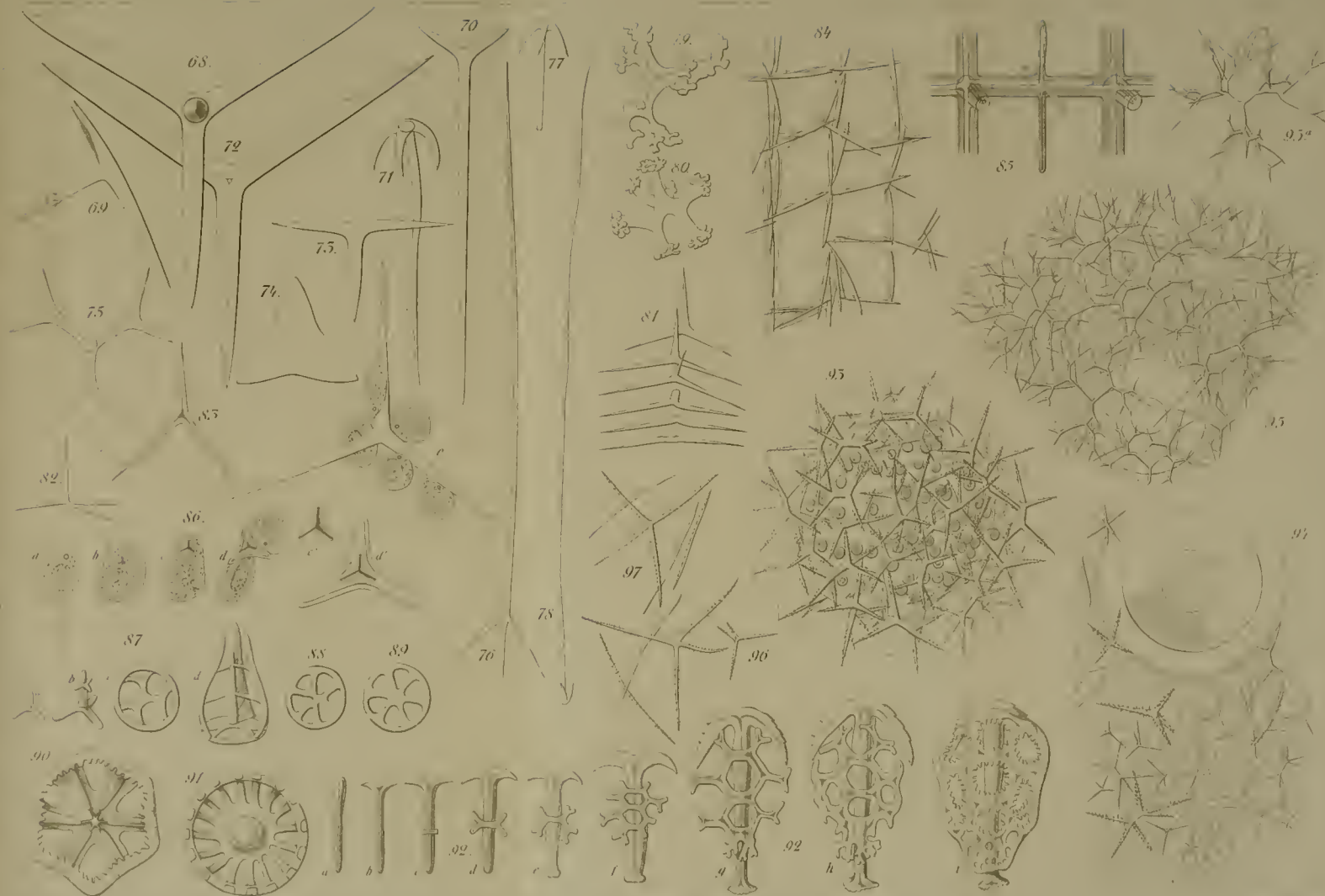
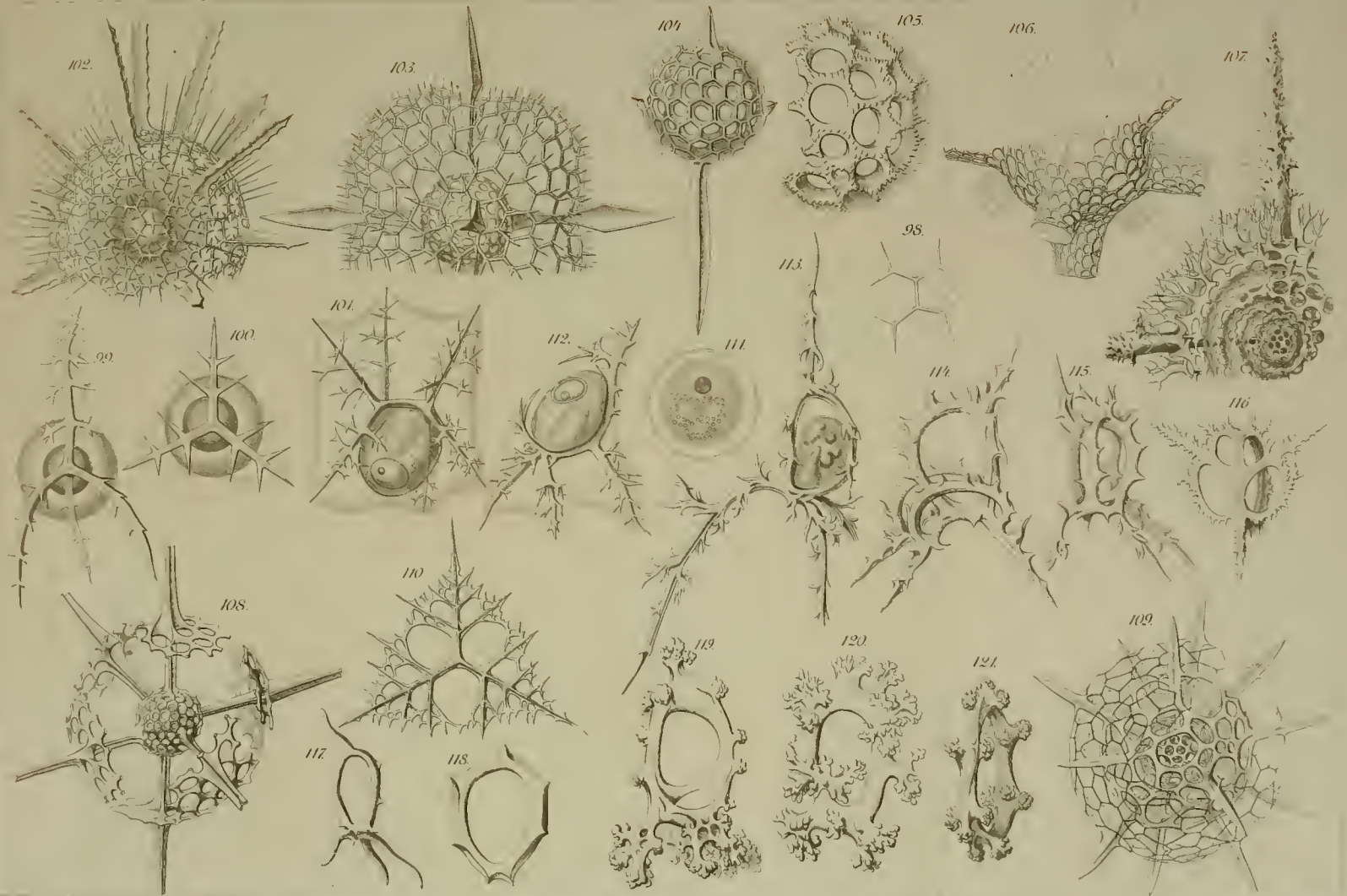


Fig. 59 67



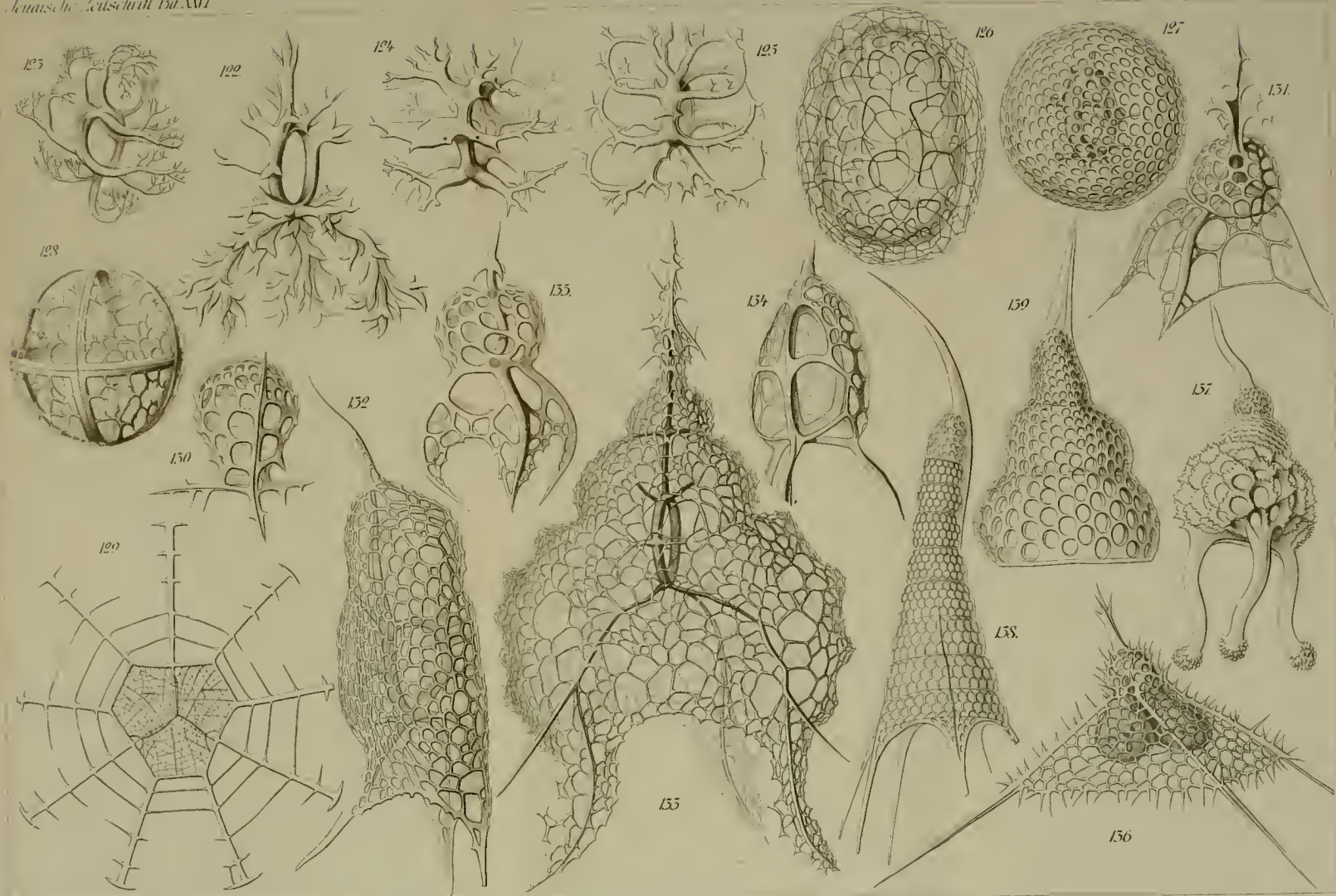
Taf. XX

Fig. 68-102



Guustav Fischer

Fig. 98-121



Reyer

Von v. Gustav Fischer'schen

Fig. 122-139.

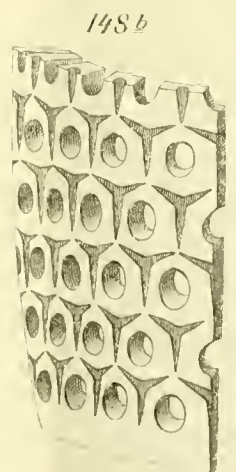
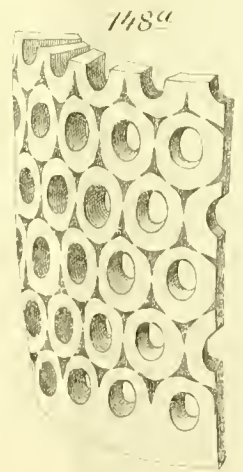
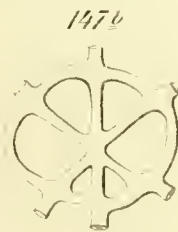
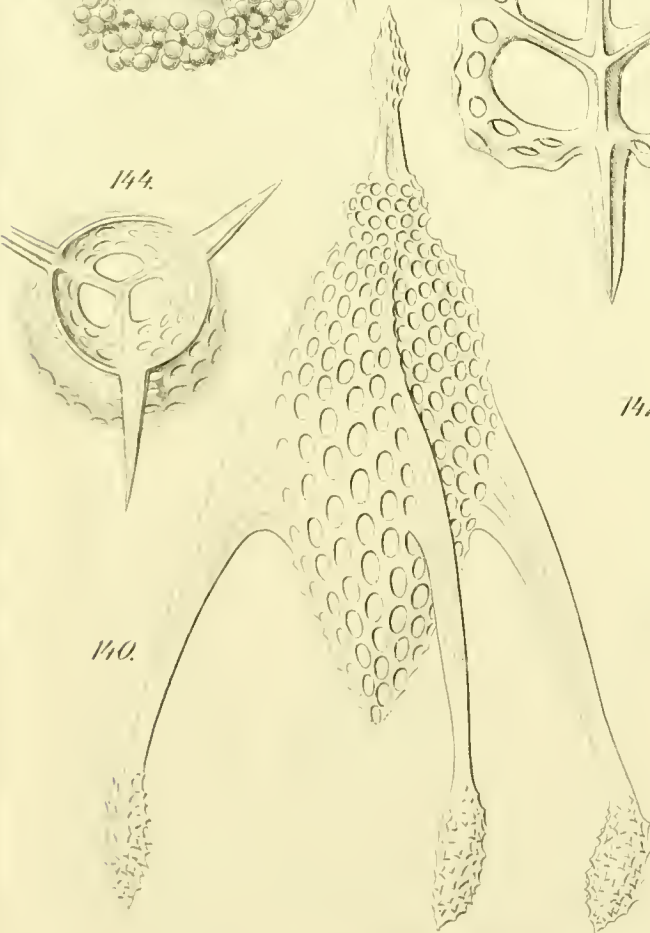
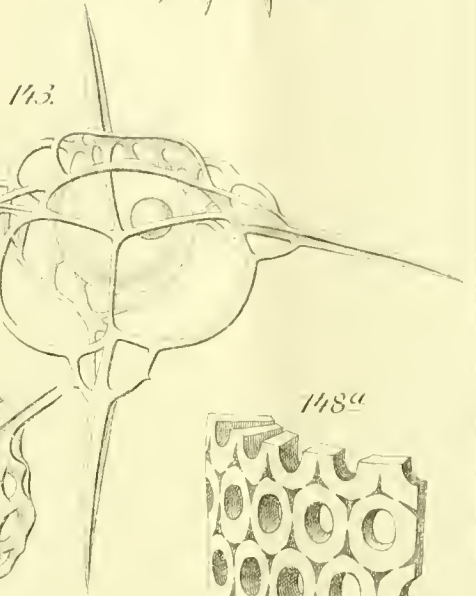
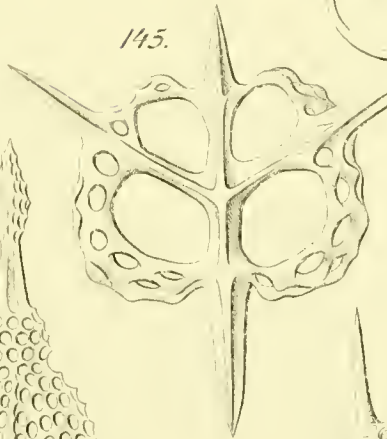
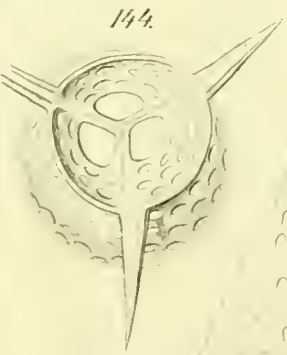
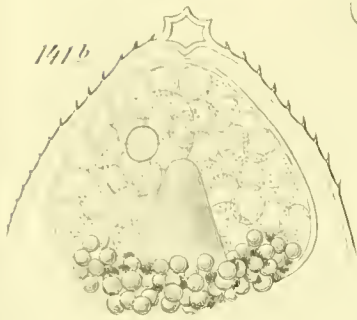
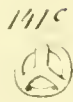
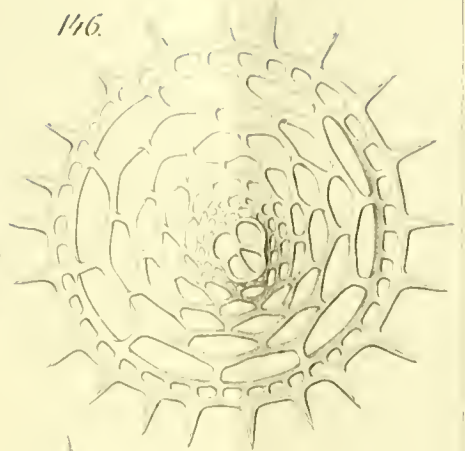
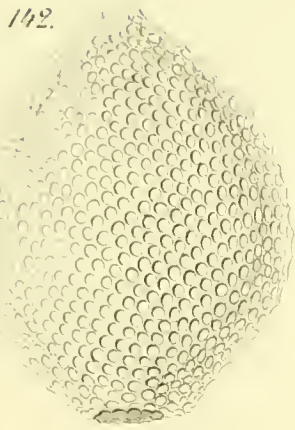
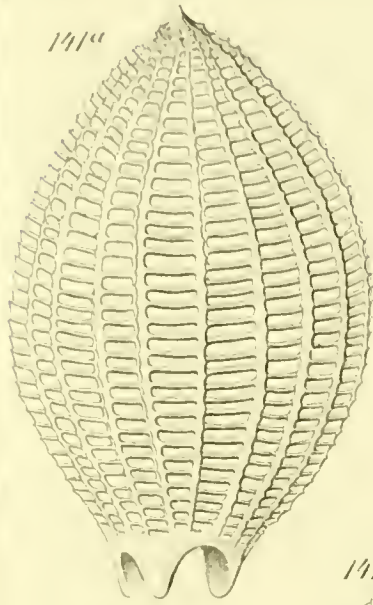


Fig. 141-148b.

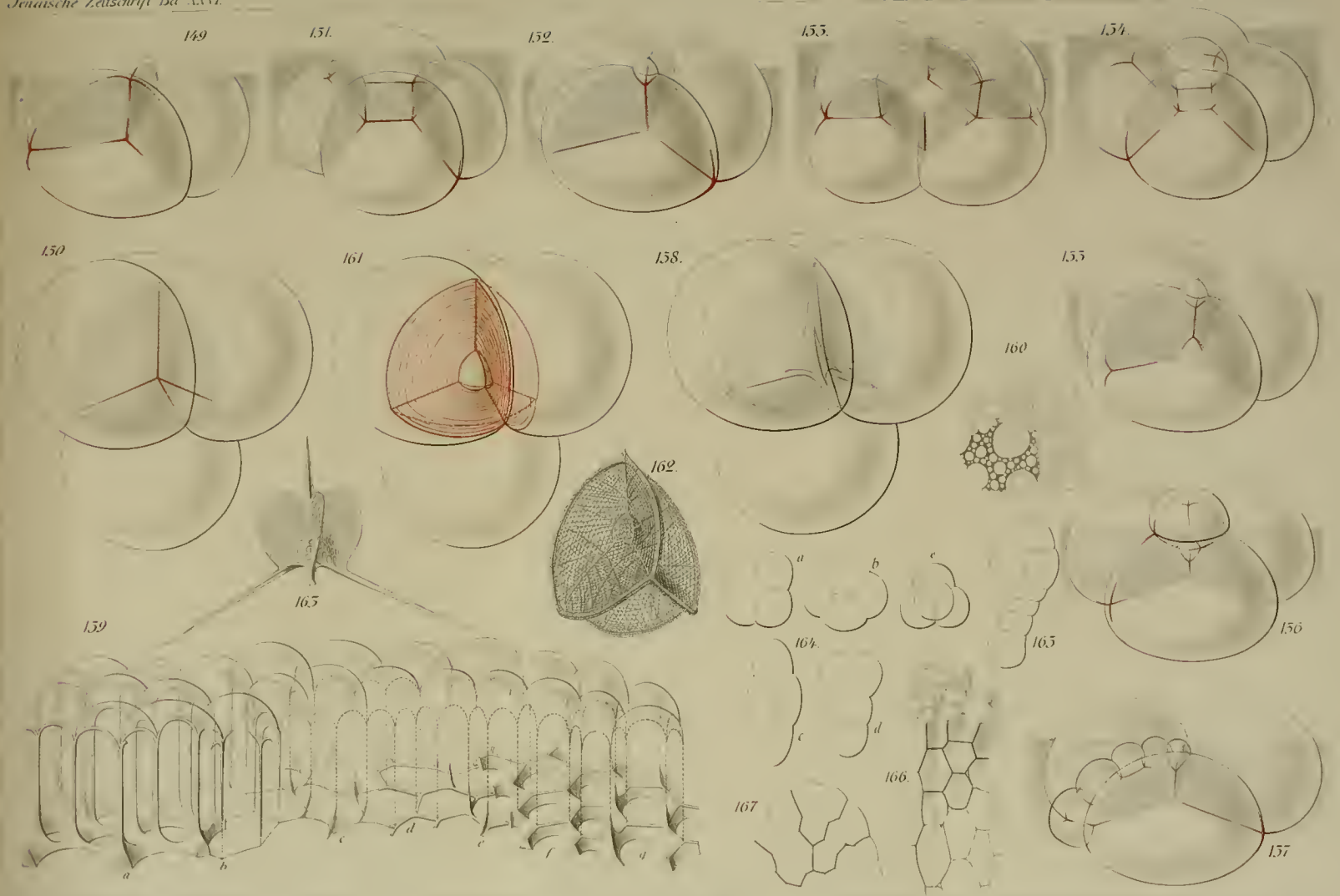
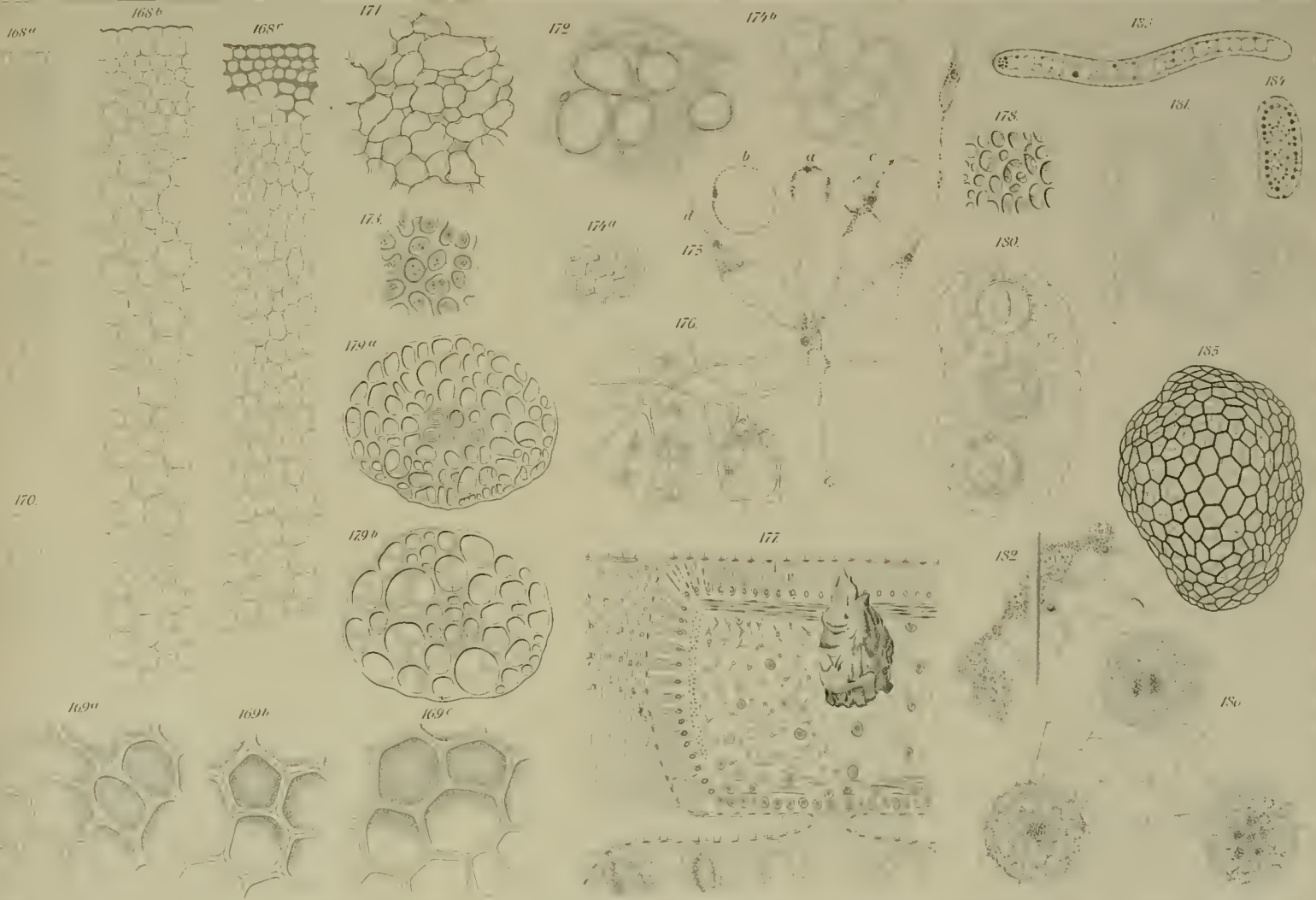


Fig 149-167



v. Gustav Fischer

Fig. 168-186

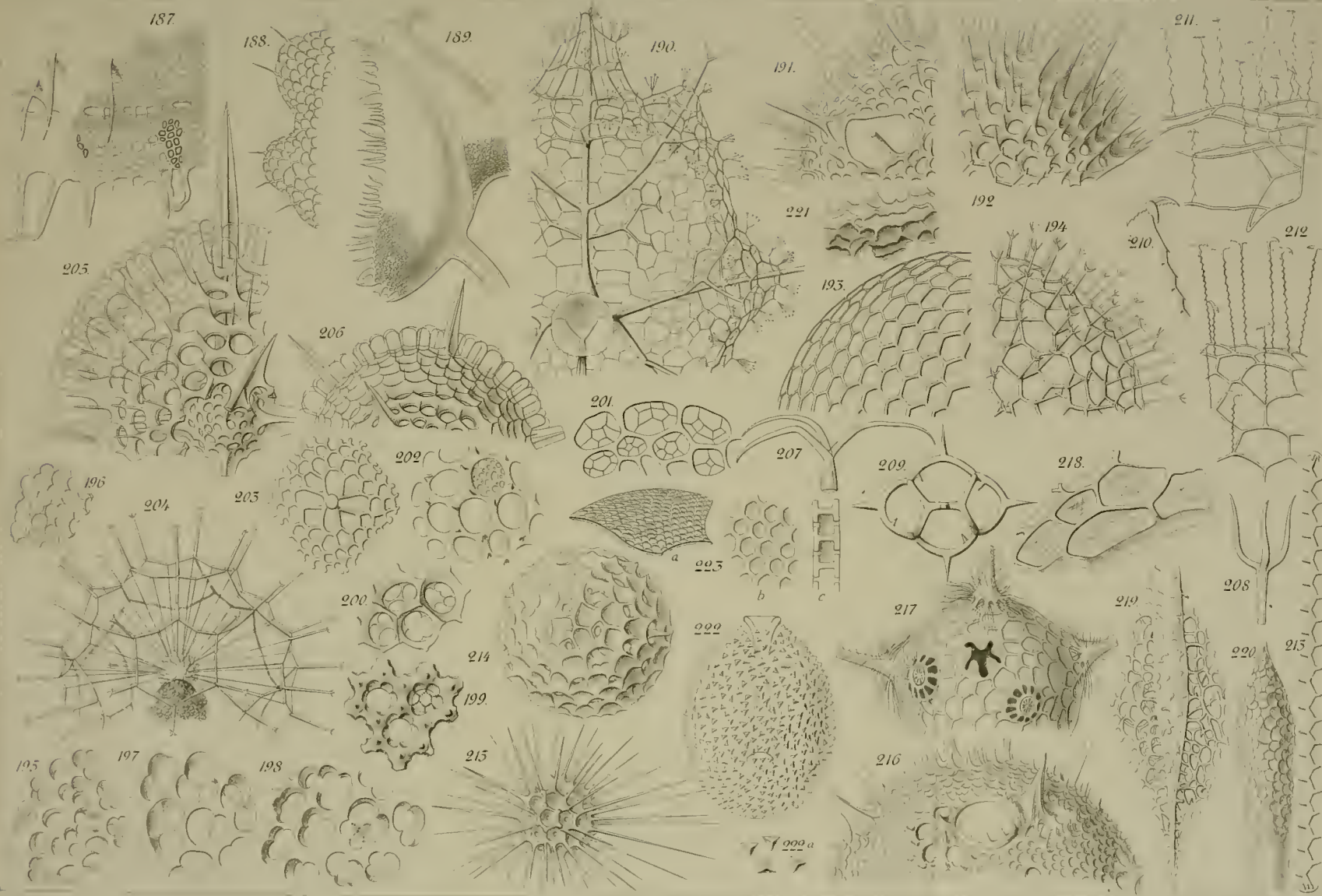
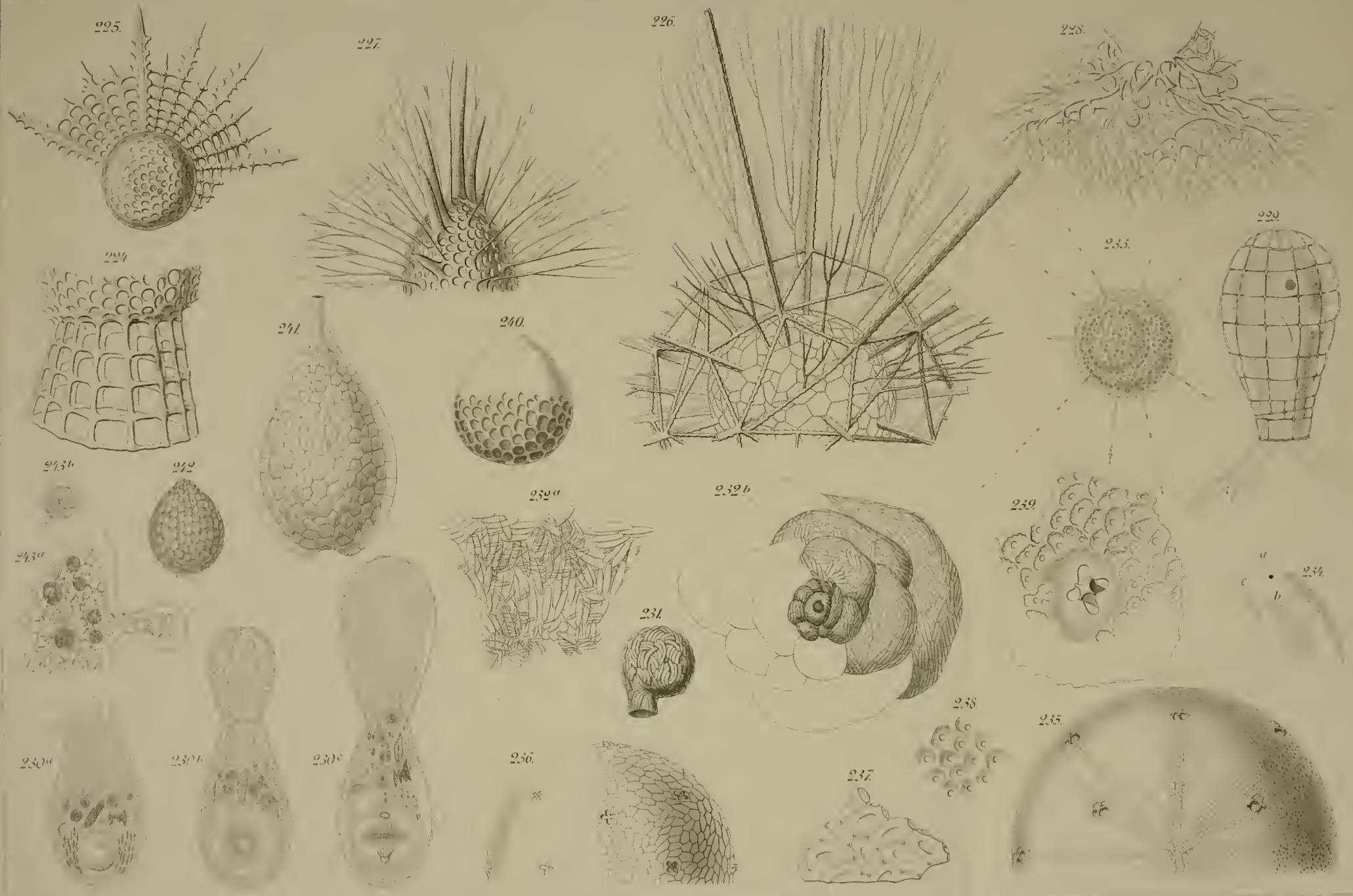


Fig 187-223





Gustav Fischer.

Fig. 224 24,3b





Von A. S. v. Fischer d. J.

Fig. 244-267.



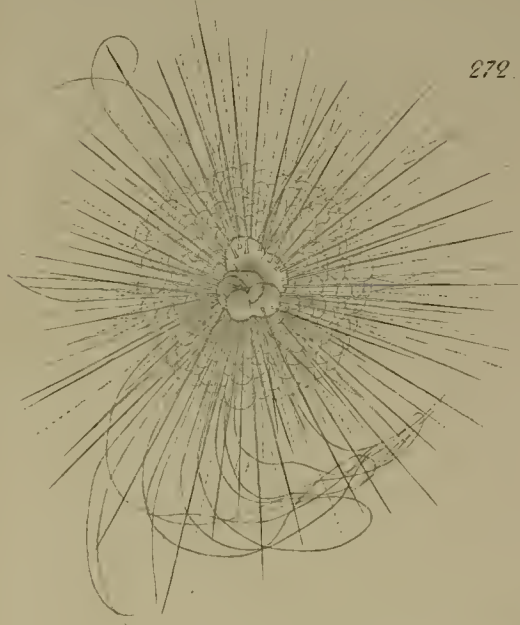
268.



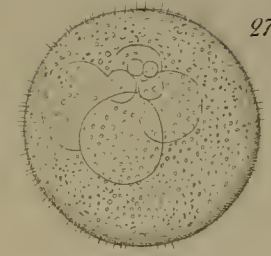
269.



270.



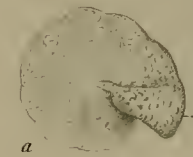
272.



275.



271.



a



b

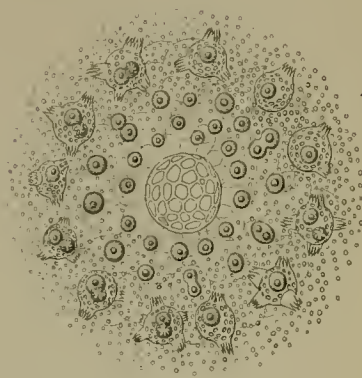


c

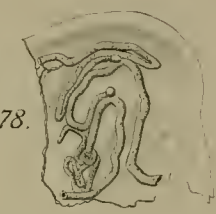
279.



274.



275.



278.



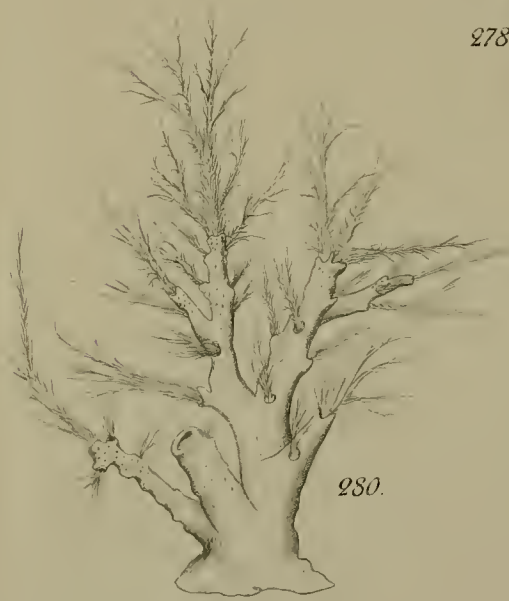
d



276.



277.



280.



281.