Finales und Causales über das Tripyleenskelett.

Dritte Mitteilung über die Tripyleen der »Valdivia«-Ausbeute.

Von

Valentin Häcker,

Technische Hochschule, Stuttgart.

Mit Tafel XV und XVI und 13 Figuren im Text.

In einer ersten Mitteilung über die Tripyleen der »Valdivia«-Ausbeute (7) habe ich darauf hingewiesen, daß bei einigen zu den Aulacanthiden gehörenden Tiefenformen der Weichkörper von einer deutlich differenzierten, verhältnismäßig resistenten Sarkodeschicht umschlossen ist und daß diese membranartige Bildung gestützt und ausgespannt gehalten wird durch die hakenkranzähnlichen Endscheiben der Stachelverzweigungen (s. unten Fig. 10). Der ganze Stachelapparat erscheint so als ein von mechanischen Bauprinzipien beherrschtes Gerüst, welches jener membranartigen Außenschicht bei Druck und Stoß als ein federndes Widerlager dient. Damit war ein bestimmter Anhaltspunkt gewonnen, um auch für das Radiolarienskelett, zunächst auf deskriptivem Wege, eindeutige finale Verhältnisse aufzudecken und so auch von dieser Seite her in eine Formwelt tiefer einzudringen, deren unerschöpfliche Mannigfaltigkeit seit HAECKEL'S »Challenger«-Report geradezu sprichwörtlich geworden war und in welcher die alte Vorstellung von einer schrankenlosen, gleichsam spielenden Gestaltungskraft der organischen Natur einen letzten Rückhalt zu finden schien.

Es lag nun nahe, zu untersuchen, ob die mannigfaltigen Abweichungen im Aufbau des Gerüstwerkes, insbesondere die ähren-, trauben- und doldenförmigen Verzweigungsweisen der Radialstacheln, in Beziehung gebracht werden können zu bestimmten Modifikationen jener Hauptfunktion, in wie weit ihre Ausbildung durch Übernahme von Neben- und Ersatzfunktionen beeinflusst wird, und ob sich auf

diese Weise eine finale Abhängigkeit von der Beschaffenheit des äußeren Mediums nachweisen läßt, so wie dies von SCHÜTT und SCHIMPER für die Schalenfortsätze der Peridineen gezeigt werden konnte.

Wie ich in einem zweiten Aufsatz (8) mitgeteilt habe, lassen sich tatsächlich derartige Beziehungen deutlich erkennen. Insbesondere ergab eine Untersuchung der verschiedenen, aus dem Warm- und Kaltwasser, aus den Oberflächen- und Tiefenschichten stammenden Aulosphäriden und Sagosphäriden, daß die durch Temperatur und Salzgehalt bestimmte »innere Reibung« des Wassers einen Faktor darstellt, welcher die Gestaltung des Skelettes in eingreifender und regelmäßiger Weise beeinflusst.

Von vornherein ist freilich zu erwarten, daß das Verhältnis zwischen Skelettstruktur und Medium ein bedeutend verwickelteres ist und daß neben der inneren Reibung noch eine Reihe von andern Faktoren von formbestimmendem Einfluß sind. Solche mitwirkende Faktoren nachzuweisen, soll die Aufgabe des vorliegenden Aufsatzes sein. Gleichzeitig soll aber noch ein weiterer Schritt versucht werden: neben einer finalen Bedingtheit ist auch eine causale Abhängigkeit der Skelettformen von äußeren Faktoren anzunehmen, d. h. es darf wohl vermutet werden, daß gewisse Organisationsverhältnisse, die geometrische Grundform des Skelettes, die Masse der abgeschiedenen Hartschubstanz usw., durch die Beschaffenheit des Mediums ätiologisch, also in direkter Weise beeinflusst werden.

Nun bin ich freilich gänzlich außerstande, in dieser Hinsicht das mir vorliegende konservierte Material zu verwerten und infolge der Schwierigkeit, skelettbildende Radiolarien längere Zeit im Aquarium zu halten, scheint es mir überhaupt zweifelhaft zu sein, ob diesen Dingen jeweils auf einwandfreiem experimentellem Wege beizukommen ist. Indessen bin ich doch in der Lage gewesen, wenigstens einer Vorfrage etwas näher zu treten, nämlich der Frage nach der normalen Entstehungsweise des Skelettes. In dieser Hinsicht liegen bisher so gut wie gar keine sicheren Tatsachen vor und auch das in anderer Beziehung so reiche und ergiebige Material der »Valdivia« hat aus Gründen, welche unten erörtert werden sollen, nur wenige ätiologische Daten geliefert. Immerhin denke ich, daß die wenigen, im folgenden mitzuteilenden Beobachtungen wenigstens in prinzipieller Hinsicht von entscheidender Bedeutung sind und daß sie schon deswegen einiges Interesse bieten, weil sie mit den bei andern skelettbildenden Organismen gewonnenen Resultaten in verschiedener Hinsicht in Einklang stehen.

Über finale Beziehungen zwischen äußeren Faktoren und Skelettstruktur.

Diejenigen äußeren Faktoren, deren formbestimmender Einfluß sich am Radiolarienskelett am deutlichsten geltend macht, sind die Dichtigkeit (spezifisches Gewicht) und vor allem die in gleichem Sinn wirkende innere Reibung (spezifische Zähigkeit) des Wassers¹. Bei geringer Dichtigkeit und bei geringer innerer Reibung des Wassers ist es für den schwebenden Organismus zweckmäßig, sein Volumen einzuschränken und durch Vergrößerung des Querschnittes oder durch Bildung von Fortsätzen den äußeren Reibungswiderstand zu erhöhen. Bei größerer Dichtigkeit und bei größerer innerer Reibung des Wassers dagegen ist es für den Organismus möglich, im Interesse des Nahrungserwerbes oder des Schutzes das Volumen erheblich zu steigern und auf besondere Schwebearrichtungen in Gestalt von stab- und stachelförmigen Bildungen zu verzichten.

Da nun die Dichtigkeit und insbesondere die innere Reibung des Wassers in bekannter Weise vom Salzgehalt und von der Temperatur abhängig sind, so ist ganz allgemein zu erwarten, daß innerhalb einer bestimmten Gruppe von Formen die Bewohner von salzarmem und von warmem Wasser ein verhältnismäßig kleineres Volumen aufweisen und mit besonderen Schwebearrangementen ausgestattet sind, daß dagegen die Bewohner von salzreichem oder auch von kaltem Wasser beträchtlich größere Dimensionen erlangen und weniger Wert auf die Ausbildung von stachelartigen Fortsätzen legen.

Diese Erwartungen finden nun tatsächlich in sehr vielen Fällen ihre volle Bestätigung. Was zunächst den Einfluß der genannten Faktoren auf das Volumen anbelangt, so konnte ich bereits in meiner ersten Mitteilung (7, S. 134 ff.) aus den Gruppen der Challengeriden und Conchariden einige Beispiele anführen, welche den

¹ Das gegenseitige Verhältnis der beiden Faktoren wird durch einen von WOLFGANG OSTWALD (17, S. 482) angegebenen Schulversuch veranschaulicht. Bringt man in zwei Glasröhren, von denen die eine Wasser, die andre eine Zuckerlösung enthält, feinen Sand und schüttelt die Röhren, so wird sich in der ersten Röhre der Sand rascher absetzen, als in der zweiten, weil Wasser eine geringere Dichtigkeit als die Zuckerlösung und demnach der Sand in der ersten Röhre ein größeres Übergewicht besitzt. Bringt man dann Sand in eine dritte Röhre mit Paraffinöl und verfährt in gleicher Weise, so wird sich der Sand nach dem Schütteln bedeutend langsamer setzen, als in den beiden andern Röhren, trotzdem das Paraffinöl eine geringere Dichtigkeit und der Sand demnach ein verhältnismäßig größeres Übergewicht, als in den beiden andern Medien besitzt. Hier ist die Ursache der geringen Sinkgeschwindigkeit des Sandes in der großen inneren Reibung oder spezifischen Zähigkeit des Paraffinöls gelegen.

enormen Größenunterschied zwischen oberflächlich lebenden Warmwasserformen und den Bewohnern der kühleren Tiefenschichten hervortreten lassen. Auf ganz ähnliche Verhältnisse stößt man, wie ich später (8, S. 595) hinzufügen konnte, bei den Aulosphäriden und Sago-sphäriden, wenn auch hier speziell besonders hervorzuheben ist, daß ein Vergleich im allgemeinen nur innerhalb kleinerer Gruppen, dagegen nicht zwischen den Vertretern von entfernter stehenden Abteilungen durchgeführt werden kann. Daß eine derartige Einschränkung besteht, kann im übrigen nicht wundernehmen, wenn man bedenkt, daß auch die übrigen formbestimmenden Faktoren bei den verschiedenen Gruppen in verschiedenem Maß und in wechselnder Kombination zur Geltung kommen.

Ich möchte hier zunächst noch zwei Beispiele anreihen, welche den Einfluß des Mediums auf die Größe des Tieres besonders deutlich erkennen lassen. Weitans die bekannteste Form unter den Tripyleen ist *Aulacantha scolymantha* Haeckel (Textfig. 1 und 2). Sie ist von den übrigen Aulacanthiden stets dadurch unterschieden, daß die Radialstacheln in ihrem distalen Drittel mit einer größeren Zahl von kurzen, nach außen gerichteten Zähnen versehen sind. Im übrigen weisen die Radialstacheln hinsichtlich ihrer Form, Breite und Wanddicke, sowie bezüglich der Zahl und Größe der Zähne beträchtliche Schwankungen auf. Auch die Zahl der Stacheln ist sehr verschieden. Während dieselbe in der Regel nur 30—40 beträgt, fanden sich in der »Valdivia«-Ausbeute nicht selten Exemplare, bei welchen sich 200—300 Radialstacheln nachweisen ließen.

Von den bisherigen Autoren wurde stets nur eine Form unterschieden und zwar galt als Typus die im Mittelmeer, speziell bei Messina vorkommende HAECKELsche *Aulacantha scolymantha* (Textfig. 1). Als Durchmesser des ganzen Tieres gibt HAECKEL 1—2, als Durchmesser des »Alveolenkörpers« 0,5—0,8 mm an. Wie ich mich in diesem Frühjahr in Neapel überzeugen konnte, weisen die Aulacanthiden des Neapler Golfes ungefähr die nämlichen Dimensionen auf, und ebenso fanden sich in der »Valdivia«-Ausbeute zahlreiche Individuen, welche hinsichtlich der Größe mit der Mittelmeerform durchaus übereinstimmen.

Auch sonst ist der Habitus bei den eben aufgezählten Formen der nämliche. Die Stacheln ragen, wenigstens beim konservierten und bei dem im Aquarium gehaltenen Material, mit ihrem distalen Drittel scheinbar vollkommen nackt über die Oberfläche des Weichkörpers hinaus. Nur bei Färbung des lebenden Objektes mit Me-

Textfig. 1.

Aulacantha scolymantha typica
aus Neapel. Gefischt in einer
Tiefe von 100 m. Vergr. 26.

thylenblau oder Neutralrot lassen sich an den Stacheln zuweilen zarte, körnchenführende Plasmascheiden nachweisen.

Was die Vertikalverbreitung dieser typischen *Aulacantha scolymantha* anbelangt, so kommt dieselbe im Golf von Neapel, wie LO BIANCO (11) aus einer Anzahl von Schließnetz- fängen entnehmen konnte, sowohl in den Schichten zwischen 50—100 m, als auch in

Textfig. 2. *Aulacantha scolymantha bathybia* nov. subsp. aus dem Atlantik. Tiefenform. Vergr. 26.

beträchtlich größeren Tiefen (1200 m) vor¹. Ebenso fand sie sich im »Valdivia«-Material sowohl in Planktonfängen aus 0—200 m Tiefe, als

¹ Das an der Zoologischen Station von Neapel zur Beobachtung kommende *Aulacantha*-Material stammt nach der an der Station üblichen Bezeichnungsweise aus der »Tiefe«, d. h. aus etwa 100 Metern. Nur bei stürmischem Wetter werden *Aulacantha* auch an der Oberfläche erbeutet.

auch in Schließnetzfüngen, welche die Schichten zwischen 1000 und 1700 m deckten. Im ganzen wird man also die typische *Aulacantha scolymantha* als eine pantep planktonische (besser wohl: pamplanktonische) Form im Sinne der von LO BIANCO vorgeschlagenen Terminologie bezeichnen dürfen.

Im Gegensatz zu dieser Zwergform fand sich im »Valdivia«-Material in fast allen Meeresgebieten, aber ausschließlich in tiefen Vertikalnetzzügen eine große, mit derbem Weichkörper und derbem Skelett ausgestattete Form, die ich als *Aulacantha scolymantha bathybia* bezeichnen möchte (Textfig. 2). Sie ist schon durch die Größe von der *Aul. scolymantha typica* wesentlich unterschieden, insofern der Durchmesser des ganzen Tieres 3—4, der des Weichkörpers allein 2,5—3 mm beträgt. Auch sonst ist der Habitus unverkennbar ein anderer, als der der Zwergform, insbesondere fanden sich häufig Exemplare, bei welchen sich eine deutliche, baldachinartig von den Stacheln getragene extrakalymmale Sarkodehaut nachweisen ließ.

Wir haben es also hier mit einer Rasse zu tun, welche sowohl durch ihr Vorkommen als durch den ganzen Habitus als eine Tiefenform, d. h. als eine Bewohnerin der von 400—1000 m reichenden Zone, charakterisiert ist¹. Übergänge zwischen beiden Formen finden sich im »Valdivia«-Material nicht, auch ist es ausgeschlossen, daß etwa die pamplanktonische Zwergform ein jüngeres Entwicklungsstadium der skotoplanktonischen Unterart repräsentiert².

So kommen wir zu dem Schluß, daß innerhalb der Species *Aulacantha scolymantha* zwei Formen oder Rassen zu unterscheiden sind, von denen die eine *Aulacantha scolymantha typica*, eine pamplanktonische Zwergform ist, welche nicht bloß in bedeutenden Tiefen, sondern vermöge ihrer geringen Größe auch in den wärmeren Oberflächenschichten sich aufzuhalten imstande ist, während die andre,

¹ Vgl. das Schema in 7, S. 139. Die obere, von 0—400 m reichende Zone würde ungefähr LO BIANCOS Licht- und Schattzone (Phao- und Knephoplankton) umfassen, die mittlere dürfte seiner Dunkelzone (Skotoplankton) entsprechen, während die untere, von 1000 bis 5000 m sich erstreckende Schicht etwa als Nachtzone (Nycto- oder Abyssoplankton) bezeichnet werden kann.

² Dagegen würde vor allem einzuwenden sein, daß BORGERT (1) bei der kleinen Mittelmeerform sämtliche verschiedene Arten der Fortpflanzung festgestellt hat, sowie die weitere Tatsache, daß bei der kleinen *Aulacantha scolymantha* sehr erhebliche Stachelzahlen (bis zu 120) vorkommen, während nach meinen Beobachtungen bei gleichgroßen Jugendformen anderer Aulacanthiden stets nur wenige (drei, sechs oder etwas mehr) und zwar diametral gelagerte Stacheln vorkommen.

Aul. scolymantha bathybia, eine anscheinend ausgesprochen skotoplanktonische Riesenform ist.

Als ein zweites Beispiel für die Größenunterschiede, welche zwischen oberflächlichen (bzw. pamplanktonischen) und zwischen ausgesprochenen Tiefenformen bestehen, führe ich noch zwei *Circoporus*-Arten an, welche hinsichtlich der Körperform, der Zahl der Stacheln und der Beschaffenheit ihrer Terminaläste eine ziemlich weitgehende Übereinstimmung zeigen, dagegen entsprechend ihrer verschiedenen Vertikalverbreitung erhebliche Größenunterschiede aufweisen (Textfig. 3 und 4). Die kleine Art, *Circoporus sexfuscinus* Haeckel (sensu strict. ¹), wurde von der »Valdivia«, sowohl im tropischen Atlantik,

Textfig. 3.

Circoporus sexfuscinus Haeckel
(sens. strict.). Oberflächenform
aus dem Indik. Vergr. 70.

als auch im Indik, in einer Anzahl von Planktonfängen in Tiefen von 0—200 m gefischt (St. 55, 220, 221, 226, 231), dagegen fanden sich von der großen Form, *Circoporus sexfurcus* Haeckel, einige offenbar lebensfrisch gefangene, mit reichlichem Phäodium ausgestattete Exemplare in der südatlantischen Station 120 in einem aus der Tiefe von 1000—1500 m stammenden Schließnetzfang vor.

Noch mehr als die Größe des ganzen Tieres wird die feinere Struktur des Skelettes von der Dichtigkeit und inneren Reibung des Wassers beeinflußt. Meine diesbezüglichen Erfahrungen bei den Aulosphäriden und Sagosphäriden konnte ich (8, S. 602) dahin zusammenfassen, daß bei den großen von einer derben Sarkodehaut umhüllten Tiefen- und Kaltwasserformen die Skelettstruktur auf eine Verstärkung und Vervollkommnung des Stützapparates abzielt, während bei den planktonischen² Warmwasserformen die Tendenz zur Oberflächenvergrößerung den bestimmenden Faktor bildet.

Im ersteren Fall handelt es sich, mechanisch ausgedrückt, darum, die Sarkodehaut in einem bestimmten Abstand von der Gitterschale ausgespannt zu halten und demgemäß in zahlreichen, möglichst gleichmäßig verteilten Punkten zu unterstützen. Diesen Anforderungen genügen in besonders vollkommener Weise die Radialstacheln der *Auloscena*-Arten, z. B. der *Aul. atlantica* n. sp. (Textfig. 5). Die Stacheläste bilden hier eine terminale Krone, deren elastische Arme einen von

¹ Vgl. hierzu BORGERT, 2 und 3.

² Besser: phao- und knephoplanktonischen.

außen wirkenden Druck auffangen und auf den Hohlenschaft übertragen. Letzterer erhebt sich auf einem pyramidenähnlichen, aus gelenkartig verbundenen Stäben bestehenden Sockel und verteilt durch Vermitt-

Textfig. 4.

Circoporus sexfurcus Haeckel Tiefenform aus dem Atlantik. Vergr. 70.

lung desselben die Wirkung des Druckes auf größere Bezirke der Gitterschale. Es entspricht durchaus den Konstruktionsprinzipien der Mechanik, wenn in unserm speziellen Fall, bei *Aulosцена atlantica*, der obere Abschnitt des Schaftes eine keulenförmige Verdickung zeigt, und so kann es auch, bei der weitgehenden Konvergenz, welche

zwischen den Aulosphäriden und Sagosphäriden besteht¹, nicht wundernehmen, wenn die nämliche Form des Stachelschaftes bei einer Sago-

Textfig. 5.

Auloscena atlantica n. sp. Tiefenform. Vergr. 200.

sphäride, nämlich bei *Sagenoscena lampadophora*² n. sp. (Textfig. 6), wiederkehrt.

In der zweiten Gruppe von Formen, bei den Bewohnern des

¹ Auf diese Konvergenzverhältnisse bin ich schon in meiner letzten Mitteilung (8, S. 602 ff, 634) ausführlich eingegangen. Es wurde dabei gezeigt, daß mit ganz verschiedenem Material — bei den Aulosphäriden sind es kräftige, durch Gelenke verbundene Hohlröhren, bei den Sagosphäriden biegsame, an den Enden miteinander verschmolzene Balken — Konstruktionen aufgeführt werden, welche äußerlich eine große Übereinstimmung zeigen und die nämlichen mechanischen Leistungen aufweisen.

² *λαμπάς* die Fackel.

weniger dichten und weniger viscösen Warmwassers, kommt es nicht darauf an, eine derbe Sarkodehaut auszuspannen, vielmehr soll die zarte Gallerte in zahlreiche Fortsätze ausgezogen und auf diese Weise

Textfig. 6.

Sagenoscena lampadophora n. sp. Tiefenform. Konvergenzbildung zu *Auloscena atlantica*. Vergr. 200.

der äußere Reibungswiderstand erhöht werden. Dieser Aufgabe genügen in vollkommener Weise solche Stachelformen, bei welchen zahlreiche, knöpfchentragende Äste in regelmäßigen Quirlen übereinander angeordnet sind, beispielsweise die äußerst zierlichen Stacheln

der in den Oberflächenschichten des Mittelmeeres vorkommenden *Aulosphaera elegantissima* Haeckel (Textfig. 7).

So sehen wir in den beiden genannten Tripyleenfamilien zwei Bauprinzipien zur Anwendung kommen, die auch sonst in der Organismenwelt eine wichtige Rolle spielen und insbesondere in den Blütenständen der Pflanzen ihr getreues Gegenstück haben, auf der

Textfig. 7.

Aulosphaera elegantissima Haeckel. Oberflächen- und Warmwasserform. Vergr. der Hauptfigur 200. Daneben das Stachelende stark vergrößert.

einen Seite in den verschiedenen Formen der Dolden, auf der andern Seite in den Ähren, Trauben und Rispen. Tatsächlich geht, wenn wir die Stacheläste mit den Blütenstielen und die bei vielen Tripyleen auftretenden Spathillen und Endknöpfe mit den Blüten vergleichen, die Ähnlichkeit zwischen den Stachelbildungen und den Blütenständen außerordentlich weit, trotzdem es sich weder um entwicklungsgeschichtliche Homologien, noch um funktionelle Analogien,

sondern um konstruktive Übereinstimmungen viel allgemeinerer Natur handelt.

Textfig. 8.

Aulodendron heteracanthum n. sp. aus dem Atlantik (vom »Gauß« gefischt). Vergr. 160.

Textfig. 9.

Aulographonium antarcticum n. sp. aus der Antarktis. Vergr. 160.

Die nämlichen Formverhältnisse kehren auch bei andern Abteilungen der Tripyleen, so namentlich bei den Aulacanthiden, wieder. Ausgesprochen ähren- und traubenförmige Stacheln finden sich bei den

Gattungen *Aulacantha* und *Aulodendron*, z. B. bei dem vom »Gauß« gefischten *Aulodendron heteracanthum* n. sp.¹ (Textfig. 8), das andre Extrem in Gestalt einer flach ausgebreiteten Dolde wird dagegen durch die Stacheln von mehreren *Aulographonium*-Arten², insbesondere von *Aulographonium antarcticum* n. sp. (Textfig. 9) dargestellt.

Im ganzen gilt auch für die Aulacanthiden, daß im Tiefen- und Kaltwasser die Zahl der Stützpunkte vermehrt, im Warm- und Oberflächenwasser dagegen eine Oberflächenvergrößerung des Weichkörpers angestrebt wird. Indessen tritt dieses Verhältnis aus den früher erwähnten Gründen im ganzen nur bei einem Vergleich von näher zusammengehörigen Formen, insbesondere von verschiedenen Arten einer und derselben Gattung hervor, und es ist mehr ein Zufall, daß die beiden einander sehr fern stehenden Arten, welche oben als Beispiele für die Ähren- und Doldenform herangezogen worden sind, tatsächlich auch den Gegensatz zwischen einer Warm- und Kaltwasserform zur Darstellung bringen.

Nicht immer werden die beiden Ziele, Vermehrung der Stützpunkte und Vergrößerung der Oberfläche, in der für die Aulosphäriden und Sagosphäriden typischen Weise erreicht. Vielmehr können auch hier verschiedene Wege betreten werden, wofür die vorhin erwähnte Gattung *Aulographonium* einige besonders schöne Beispiele liefert. Im tropischen Atlantik und Indik findet sich eine von BORGERT (2) zuerst bei Capri gefischte Art, *Aulographonium mediterraneum*³, bei welcher sich die Dolde auf einen zentralen und drei bis fünf, meist vier seitliche Äste beschränkt (Textfig. 10). Dadurch ist eine be-

¹ *Aulodendron heteracanthum* n. sp. ist gekennzeichnet durch die ungleichartige Beschaffenheit der Stacheläste: in den mittleren Teilen des Stachels treten dieselben als eigentliche Äste mit unregelmäßigen Endspathillen, im distalen Abschnitt als kräftige, nach außen gekrümmte, spitzige Dornen auf. Von *Aul. pacificum* Haeckel (5, S. 1589, Tab. 105, Fig. 2) ist die neue Art außerdem durch den Mangel der knopfförmigen Endbildung des Stachelschaftes und die massive Beschaffenheit der Dornen und Äste unterschieden. Fundort: Atlantik, bei Ascension (»Gauß«).

² Mit IMMERMANN (10) zweige ich die HAECKELSCHE Untergattung *Aulographonium* als selbständige Gattung von *Aulographis* ab. Ich weiche jedoch von IMMERMANN darin ab, daß ich dieser neuen Gattung die HAECKELSCHE Bezeichnung *Aulographonium* belasse, während ich den von IMMERMANN benutzten FOWLERSCHEN Gattungsnamen *Aulocoryne* für die Species *Aulocoryne zetesios* reserviere.

³ *Aulographonium mediterraneum* (BORGERT) = *Aulographis mediterranea*, BORGERT, 1901, S. 240, Tab. 11, Fig. 1 = *Aulocoryne dentata*, IMMERMANN, 1904, S. 59, Tab. 6, Fig. 8.

trächtliche Vergrößerung der durch die Endspathillen abgegrenzten Weichkörper-Oberfläche bedingt und tatsächlich weisen auch einzelne Funde darauf hin, daß man es hier mit einer Bewohnerin der oberflächlichen Warmwasserschichten zu tun hat. In den tieferen Schichten der wärmeren Meere ist eine andre Form weit verbreitet, bei welcher die Terminaläste infolge ihrer Anordnung den Weichkörper viel weniger stark ausbuchten¹, und vollends bei der oben angeführten Kaltwasserform, *Aulographonium antarcticum*, bedingen Zahl und Stellung der Äste eine nahezu gleichmäßige Wölbung der äußeren Sarkodeschicht (Textfig. 9).

Textfig. 10.

Aulographonium mediterraneum (Borgert). Warmwasserform. Vergr. 160.

Damit sei die Besprechung derjenigen Strukturen erledigt, bei welchen sich eine Abhängigkeit von Dichtigkeit und innerer Reibung des Wassers zu erkennen gibt. Die Gesamtheit der Beispiele, welche in diesem und dem vorhergehenden Aufsatz mitgeteilt worden sind, dürfte genügen, um die Annahme eines finalen Verhältnisses als eine gut zu begründende Hypothese erscheinen zu lassen.

Als einen weiteren formbestimmenden Faktor habe ich früher

¹ Die betreffende Form, *Aulographonium bicorne*, besitzt an den Radialstacheln sechs oder sieben, meist mit kräftigen Zähnen versehene Terminaläste. Von diesen sind vier oder fünf in einem Kranze angeordnet und gehen in schwach welligem Verlauf schräg nach außen, die zwei centralen sind stets gerade und bilden eine Gabel. Hierher gehört zweifellos auch die von IMMERMANN als *Aulocoryne candelabrum* bezeichnete Form (die echte HAECKELSche *Aulographis candelabrum* zeigt wesentliche und konstante Unterschiede). *Aulographonium bicorne* findet sich in meiner letzten Mitteilung (8, S. 589, Fig. 2) abgebildet und zwar unter der unrichtigen Bezeichnung: *Aulographis dentata*.

den allseitig wirkenden Wasserdruck hervorgehoben. Namentlich bei den Conchariden und Challengeriden weisen die mit dem Schließnetz aus sehr großen Tiefen heraufgezogenen Formen ein außerordentlich dickes Gehäuse auf (7, S. 134 ff.) und ebenso besitzen einige Aulosphäriden, welche mit großer Wahrscheinlichkeit gleichfalls als eigentliche Tiefenbewohner bezeichnet werden konnten, eine besonders grobmaschige, mit dickwandigen, pfastigen Radialstacheln versehene Schale (8, S. 610 ff.; vgl. oben Textfig. 5). Es mußte dahingestellt bleiben, inwiefern es sich hier um ein finales oder causales Verhältnis handelt, höchstens konnte die Vermutung ausgesprochen werden, daß die Massigkeit der Skelettteile in einem gewissen Zusammenhang steht mit der für die Tiefenbewohner charakteristischen Volumvergrößerung und Derbheit des Weichkörpers.

Deutlichere Beziehungen bestehen, wie ich glaube, zwischen dem bei vertikalen Wanderungen sich geltend machenden einseitigen Wasserdruck und der Skelettstruktur.

Allerdings liegen noch keine direkten Beobachtungen vor, aus welchen mit Sicherheit entnommen werden kann, daß auch die Tripyleen in ähnlicher Weise, wie die Thalassicollen und koloniebildenden Radiolarien, in spontaner Weise vertikale Ortsveränderungen ausführen, und nur eine biologische Tatsache könnte zurzeit zugunsten einer solchen Annahme angeführt werden, nämlich der Umstand, daß sich in Schließnetzfangen aus sehr bedeutenden Tiefen (1000—3300 m) häufig zahlreiche Individuen von großen Challengeriden und Conchariden vorfinden, deren Weichkörper mit lebhaft gefärbten Algenzellen gleichsam vollgepackt ist. Man könnte sich nämlich zur Erklärung dieser auffälligen Erscheinung vorstellen, daß die betreffenden Tripyleen ihre Nahrung jeweils in höheren Horizonten aufnehmen und dann, vielleicht periodisch in die tieferen Wasserschichten herabsinken. Allerdings sind, wie hinzugefügt werden muß, auch andre Deutungen jener Befunde möglich, nämlich die, daß die Algen und ihre Dauersporen ihrerseits unter bestimmten Umständen in die eigentliche Dunkelzone herabsinken oder daß es sich bei der von den Tripyleen aufgenommenen Nahrung um absterbendes, zugrunde sinkendes Pflanzenmaterial handelt¹.

Trotzdem also unzweideutige biologische Beobachtungen bezüglich der Vertikalbewegungen der Tripyleen nicht vorliegen, wird man

¹ Hinsichtlich der letztgenannten Möglichkeiten verweise ich auf die Arbeiten von NORDGAARD und JOERGENSEN (16, S. 87 ff.)

doch, wie ich glaube, auf indirektem Wege zur Annahme solcher Wanderungen geführt.

Nachdem früher gezeigt werden konnte, daß bekannte und kontrollierbare äußere Faktoren, wie die Dichtigkeit und innere Reibung des Wassers, einen tiefgreifenden Einfluß selbst auf minutiöse Verhältnisse des Skelettbaues ausüben, ist es erlaubt, umgekehrt auch aus der Struktur des Skelettes auf das Vorhandensein und die Wirksamkeit anderer äußerer Einflüsse zurückzuschließen. In der Tat möchte ich glauben, daß eine Reihe von sonst unverständlichen Formverhältnissen ohne weiteres eine einfache und befriedigende finale Erklärung finden, sobald wir uns zu der Annahme entschließen, daß die Tripyleen in Wirklichkeit vertikale Ortsbewegungen in spontaner und regelmäßiger Weise ausführen.

Es sei zuerst nochmals der tiefenbewohnenden Conchariden und Challengeriden gedacht, welche, wie ich früher mitgeteilt habe (7, S. 134 ff.), außer durch die Größe und Derbheit der Schale, auch durch die seitliche Abplattung derselben von den ihnen nahestehenden Oberflächenformen unterschieden sind. *Challengeria Naresii* und *Thomsoni* besitzen demgemäß scharfkantige, linsenförmige Gehäuse und bei den gleichfalls linsenförmigen *Conchopsis*-Arten ist sogar ein ausgesprochener, die ganze Schale umgebender Kiel vorhanden (7, S. 137, Fig. 6 b). Ich glaube nun, daß diese Formverhältnisse ohne weiteres verständlich sind, wenn man annimmt, daß die Tiere mit ihrer Hauptebene senkrecht im Wasser schweben und dasselbe in vertikaler Richtung zu durchschneiden imstande sind¹.

Während bei den ebengenannten Tripyleen lediglich die allgemeine Körperform durch die lokomotorische Funktion und durch das Bedürfnis, bestimmtergerichtete Widerstände zu überwinden, bedingt wird, lassen sich bei andern Tiefenbewohnern auch die feineren Strukturverhältnisse zur vertikalen Ortsbewegung in Beziehung bringen.

Ein besonders lehrreiches Beispiel stellt *Sagenoscena irmingeriana* Borgert dar (Textfig. 11). Was zunächst die birnförmige Gestalt anbelangt, welche diese bipolare Art speziell in der Antarktis zu besitzen pflegt,

¹ Speziell für die Conchariden möchte ich annehmen, daß die Schalenspalte senkrecht steht. Gegen die Annahme HAECKELS, daß die Schalenspalte horizontal liegt und daß also die beiden Schalenhälften, wie bei den Brachiopoden, als dorsal und ventral zu bezeichnen sind, sowie gegen die Möglichkeit, daß die Schalen im Wasser eine horizontale Lage haben, scheinen mir die geschwänzten Formen, insbesondere *Conhoceras caudatum* zu sprechen. Es ist schwer sich vorzustellen, daß dieselben sich in einer der beiden erwähnten Orientierungen im statischen Gleichgewicht befinden.

so legt schon die Ähnlichkeit mit einem Luftballon den Gedanken nahe, daß diese Körperform mit einem gewissen Steigvermögen im

Textfig. 11.

Sagenoscena vimingeriana Borgert. Birnförmiges Individuum mit ungleich differenzierten Polen. Etwas schematisiert (die Maschen sind im Verhältnis zur Gesamtgröße zu groß, ihre Zahl daher zu gering). Länge 4,5 mm, Breite 3,5 mm. Hierzu Taf. XVI, Fig. 1: Stumpfer Pol.

Zusammenhang steht. Man wird dabei die Frage zu erheben haben, ob der stumpfe oder der spitzige Pol im lebenden Zustand nach oben gerichtet ist, eine Frage, die ich bei den Tuscaroren in ersterem

Sinne beantworten zu können glaubte (7, S. 150). Nicht bloß die äußere Ähnlichkeit mit den Metatrochophoren der Polychäten und mit manchen Ctenophoren, sondern insbesondere die Lagerungs- und mutmaßlichen Gewichtsverhältnisse der Zentralkapseln und des Phäodiums veranlaßten mich zu dieser mit HAECKELS Auffassung im Widerspruch stehenden Ansicht. Einen endgültigen Beweis für dieselbe vermag ich auch jetzt nicht zu liefern, aber es scheint mir, daß meine Auffassung in einer neuerdings gemachten Beobachtung einen weiteren Rückhalt findet. In Neapel hatte ich wiederholt Gelegenheit, größere Mengen frisch gefangener Collozoen im Aquarium zu beobachten und dabei festzustellen, daß die, allerdings in Minderzahl befindlichen birnförmigen Individuen sich auf die Dauer stets mit dem stumpfen Pole nach oben einstellten.

Nehmen wir also auch für *Sagenoscena* diese Orientierung als die normale an und gehen zur feineren Struktur der Gitterschale über. Die Radialstacheln zeigen die aus dem Früheren bekannte Gliederung in Krone, Schaft und pyramidenähnlichen Sockel und zwar stehen die Chrysanthemum-ähnlichen Köpfchen so dicht, daß der weitaus größte Teil der dreieckigen Maschen der Gitterschale durch die Pyramiden gedeckt ist (Textfig. 11). Ein charakteristischer Unterschied ist nun zwischen den seitlichen und den polaren Partien des Skelettes zu erkennen: während in den Seitenteilen der Schale die benachbarten Radialstacheln vollkommen freistehen und eine regelmäßige Anordnung zeigen, sind dieselben am stumpfen Pole größtenteils paarweise, manchmal auch zu dreien verkoppelt und zwar durch tangentiale Balken, welche die Spitzen der Pyramiden miteinander verbinden (Taf. XV, Fig. 1). Nicht selten sieht man am stumpfen Pole des weiteren, daß außer dem axialen Stab auch noch ein oder zwei andre Pyramidenstäbe sich über die Spitze hinaus verlängern und vollständige oder rudimentäre Kronen tragen (Taf. XV, Fig. 1, Mitte). Noch ausgeprägter treten die genannten Differenzierungen am spitzigen Pole hervor. Hier sind sämtliche Pyramidenspitzen untereinander durch Tangentialbalken verbunden (Textfig. 11), so daß das Skelet an dieser Stelle, ähnlich den Schalen von *Sagenoarium* und denjenigen der koloniebildenden Tuscaroren, im wesentlichen den Bau eines Fachwerkes aufweist, in welchem die eigentliche Gitterschale die innere Gurtung, die Pyramidenstäbe die Füllungsglieder oder Streben und die Tangentialbalken die äußere Gurtung darstellen. Dazu kommt, daß am spitzigen Pole nahezu sämtliche Pyramidenspitzen mit drei, in der Regel ziemlich gleichmäßig ausgebildeten Kronen ausgestattet sind.

Welche Bedeutung haben nun diese Differenzierungen? Offenbar wird durch die tangentielle Verkoppelung der Pyramidenspitzen eine seitliche Versteifung der Radialstacheln bewirkt und durch die Vermehrung der Kronen die Zahl der Stützpunkte für die Sarkodehaut vergrößert. Warum dies gerade an den beiden Polen geschieht, ist ohne weiteres einleuchtend, wenn man eine Fähigkeit zu vertikalen Ortsbewegungen voraussetzt. Beim Steigen und Sinken haben die vorausgehenden Pole einen größeren Druck zu überwinden, als die seitlichen Partien der Wandung und so sehen wir hier an Stelle von Kiel- und Wasserbrecher-ähnlichen Einrichtungen, wie sie sich bei andern Formen finden, eine bedeutende Verstärkung des Stützskelettes zur Anwendung gelangen.

Warum die seitlichen Balken in ihrer Mitte mit einer Anzahl von Zähnchen und Dornen ausgestattet sind und warum die beiden Pole in ungleicher Weise differenziert sind, darüber möchte ich zurzeit noch keine Ansicht äußern.

Es soll zum Schluß noch ein formbestimmendes Moment erwähnt werden, welches gewissermaßen auf der Grenze zwischen äußeren und inneren Faktoren liegt, nämlich der für manche Tuscaroriden charakteristische Kolonieverband. In meiner ersten Mitteilung (7, S. 151 ff.) habe ich über die *Tuscarusa chuni* berichtet, von welcher sich mehrere vollständige Kolonien und einige größere Bruchstücke von solchen in dem antarktischen Material der »Valdivia« vorfanden. Die merkwürdige Erscheinung, daß die die Einzelindividuen zusammenhaltende Gitterschale einen von den Einzelgehäusen vollkommen abweichenden Charakter zeigt, hatte in der an den Tübinger Vortrag angeschlossenen Diskussion zu dem Bedenken Veranlassung gegeben, ob nicht die betreffenden Funde so zu erklären seien, daß die Tuscaroren zufällig in die Gitterschale von Sagosphäriden hereingeraten sind. Indessen konnten diesen Bedenken die regelmäßige Art der Einfügung der Einzeltiere in die Gitterschale, ferner die konstanten, wenn auch allerdings geringfügigen Verschiedenheiten, welche die Gitterschale gegenüber den bisher bekannten *Sagenoarium*-Arten zeigt, und die regelmäßige Achtzahl der miteinander vereinigten Einzeltiere entgegengehalten werden, lauter Tatsachen, welche nicht gut mit der Annahme einer nur zufälligen Verbindung vereinbar sind.

Inzwischen hat die Untersuchung des vollständigen Tuscarorenmaterials der »Valdivia«-Ausbeute zu einer wesentlichen Erweiterung der Ergebnisse geführt. Nicht bloß die *Tuscarusa chuni* — welche im übrigen wahrscheinlich als geographische Unterart mit der

BORGERTSchen *T. globosa* verbunden werden muß —, sondern eine ganze Reihe von andern Tuscaroriden besitzen koloniebildende Entwicklungszustände. Insbesondere wurden von *Tuscarusa tubulosa* (John Murray), *T. Murrayi* Haeckel und *T. passercula* n. sp. nicht bloß zahlreiche Individuen mit anhaftenden Gitterresten gefunden, sondern vielfach waren auch noch zwei bis drei Individuen durch fetzenartige Partien der zertrümmerten Gitterschale verbunden. Von Interesse ist nun, daß bei den genannten Formen nicht bloß

Textfig. 12.

Tuscarusa tubulosa (John Murray). Pflaumenförmige Varietät mit gekreuzten Oralstacheln und gemeinsamer *Sagenoarium*-ähnlicher Gitterschale. Trop. Indik. Vergr. 40.

die feine Struktur der Gitterschale, sondern auch die Art der Verankerung der Einzelgehäuse gewisse spezifische Eigentümlichkeiten aufweist, was als ein weiterer Beweis für die Zusammengehörigkeit der Tuscaroren und der *Sagenoarium*-ähnlichen Gitterschalen betrachtet werden kann. So sind z. B. bei *Tuscarusa tubulosa* die Maschen der Gitterschale nur halb so groß als bei *T. chuni*, und während bei letzterer die Einzelgehäuse in fensterartige Öffnungen der Gitterschale gleichsam eingelassen sind, befinden sich bei *T. tubulosa* die Schalen der Einzeltiere außerhalb der Gitterschale und die Verbindung der letzteren mit den ersteren kommt dadurch zustande, daß die Oral-

und Aboralstacheln je mit ihrem hakentragenden Basalabschnitt durch die Gitterschale hindurchtreten (Textfig. 12).

Bemerkenswert ist nun vor allem, daß alle Formen, bei welchen Reste von Gitterschalen gefunden wurden, hinsichtlich der Anordnung der Aboralstacheln durchaus miteinander übereinstimmen und sich in dieser Hinsicht von der Mehrzahl der *Tuscaroriden* unterscheiden. Bei sämtlichen erstgenannten Formen entspringen nämlich die Aboralstacheln im oralen Drittel der Schale, gewöhnlich in nächster Nähe des Peristoms, und verlaufen von hier aus in stark geschwungenem Bogen zunächst in oraler und dann in aboraler Richtung. Wie nun die Fig. 12 zeigt, wird durch die Aboralstacheln speziell bei *T. tubulosa* die Befestigung der Gehäuse in der Gitterschale in der Weise bewirkt, daß die Stacheln die Gitterschale zweimal passieren und sich gewissermaßen in ihr Maschenwerk einhängen. Im Gegensatz zu den übrigen *Tuscaroriden*, bei welchen die Aboralstacheln im mittleren oder aboralen Schalendrittel entspringen, einen durchaus geraden Verlauf nehmen und im wesentlichen wohl als Schwebeapparate dienen, ist also bei den erwähnten Formen die Anordnungsweise und Verlaufsrichtung der Aboralstacheln hauptsächlich durch den Kolonieverband bedingt. Ähnliches dürfte auch für die spezielle Bewehrung der Stacheln gelten. Längs des gekrümmten Abschnittes sind nämlich die Aboralstacheln, ebenso wie die basalen Teile der Oralstacheln, mit zahlreichen gekrümmten Häkchen versehen, welche, wie sich wenigstens bei *Tuscarusa tubulosa* sehr wahrscheinlich machen ließ, die besondere Funktion haben, die Verankerung der Einzeltiere in der Gitterschale zu bewirken.

Die erwähnten vier Formen bilden alles in allem eine Gruppe, welche sich nach dem bisher vorliegenden Material durch die Koloniebildung und in Zusammenhang damit durch die Stellung und den Verlauf der Aboralstacheln von den übrigen *Tuscaroriden* scharf unterscheidet und daher als eine natürliche Abteilung, mindestens vom Range einer Gattung, betrachtet werden muß. In diese Gattung, welche die HAECKELSCHE Bezeichnung *Tuscarusa* zu führen hat, gehören wahrscheinlich noch ein paar andre seltenere Formen, welche die gleiche Schalenform und die nämliche Anordnung der Aboralstacheln zeigen, bei welchen aber bisher noch keine Gitterschalenreste gefunden wurden, nämlich *T. aëronauta* n. sp., *T. calathoides* n. sp. und *T. cepa* n. sp.¹

¹ Bezüglich der Diagnose von *T. aëronauta* vgl. 7, S. 146 und Fig. 16. *T. calathoides* n. sp. (καλάθος Handkorb). Schale dickwandig, kuppelförmig, im

Über die ontogenetische Entstehung des Tripyleenskelettes.

Nachdem die Untersuchungen über die finalen Beziehungen zwischen Medium und Skelettstruktur zu einer Anzahl von befriedigenden Vorstellungen und Ausblicken geführt hatten, ergab sich als nächstes Ziel die Ermittlung der ätiologischen Momente, welche bei der Bildung des Skelettes wirksam sind. Es handelte sich um ein Gebiet, auf welchem wohl eine Reihe von beachtenswerten Hypothesen, dagegen noch sehr wenige tatsächliche Beobachtungen vorlagen, und welches daher, eine rechte terra incognita, noch manche Überraschungen in Aussicht stellte.

Es seien zunächst die von früheren Forschern erlangten Anschauungen und Resultate zusammengestellt, soweit sie sich auf die Skelettbildung der Radiolarien überhaupt und insbesondere der Tripyleen beziehen.

HAECKEL (6, § 210 hält es für wahrscheinlich, daß die Skeletteile der Radiolarien nicht direkt durch eine chemische Umwandlung der Pseudopodien und Plasmanetze, sondern daß sie durch Secretion entstehen. Indem die gelöste Skelettsubstanz (Kiesel, Acanthin) aus dem flüssigen in den festen Zustand übergeht, werden ihre Moleküle nicht in das Plasma eingelagert, sondern von ihm abgelagert. Übrigens sei ja bekanntlich der Unterschied zwischen diesen beiden Prozessen oft kaum (oder nicht) festzustellen. An einer andern Stelle (§ 149) spricht HAECKEL auch von einem Wachstum der Skeletteile. Bezüglich der Phäodarien (Tripyleen) wird speziell noch hervorgehoben, daß das Wachstum des Skelettes der Phäodarien mit besonderen Komplikationen verknüpft sein müsse, da es sich ja bei der Mehrzahl um hohle zylindrische, mit Gallerte gefüllte und oft mit einem axialen Kieselfaden versehene Silikatröhren handle.

DREYER (4) ist durch die Tatsache, daß das Vierstrahlergerüst bei den Rhizopoden, Spongien und Echinodermen selbständig und

wesentlichen mit der von *T. tubulosa* übereinstimmend. Peristom zylindrisch, mit zwei längeren und zwei kürzeren bedornten Oralstacheln, welche sich über die Peristomöffnung herüberbiegen und so dieselbe in Form eines Korbes nahezu vollkommen verschließen; drei Aboralstacheln; Stachelformel (3). Fundort: Indik (St. 175, in mehreren Exemplaren). *T. cepa* n. sp. (cepa, Zwiebel), Schale außerordentlich dünnwandig, zwiebel förmig, in der Gestalt der Schale von *T. Murrayi* einigermassen ähnelnd. Peristom mit drei Oralstacheln, welche, ähnlich wie die von *T. globosa*, etwas verbreiterte, von zwei größeren fensterartigen Öffnungen durchbrochene Basen besitzen; drei Aboralstacheln. Stachelformel (3). Fundort: Indik (St. 215, ein Exemplar).

noch dazu unabhängig vom Baumaterial entstanden ist, zu der Anschauung geführt worden, daß der Vierstrahlertypus nicht durch die spezifische Lebenstätigkeit der Organismen, sondern durch allgemeingültige, rein mechanische Gesetze bedingt sein müsse. DREYER nimmt dabei Bezug auf die Ansicht F. E. SCHULZES (18), daß die Skeletteile der Kalkschwämme durch die Konfiguration des Weichkörpers, und zwar der Dreistrahler durch die Form der Poreninterstitien, die Vierstrahler durch die tetraedrischen, zwischen den kugligen Geißelkammern gelegenen Zwickel bedingt seien. Während es sich aber hier nach F. E. SCHULZE um ein finales Verhältnis handelt, insofern »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,« gelangt DREYER zu der Ansicht, daß die Vierstrahler durch die Blasenstruktur des Weichkörpers ätiologisch bedingt seien. Da nämlich die lebende Substanz, insbesondere auch der von Alveolen durchsetzte Weichkörper der Radiolarien, in seinem Aufbau von den Gesetzen der Blasenmechanik beherrscht sei und da diese die Bildung von vierstrahligen Kanten- und Wandsystemen bedingt, so muß auch die Abscheidung der Skelettsubstanz, mag es sich dabei um Verkalkung oder Verkieselung oder Verhornung organischer Teile handeln, dem Vierstrahlertypus folgen.

Ich möchte gleich hier einige Punkte hervorheben, welche von vornherein die Grenzen der Gültigkeit und den Erklärungswert der von vielen Seiten mit großer Sympathie aufgenommenen DREYERSCHEN Hypothese wesentlich einschränken.

Einmal ist zu sagen, daß, wenn man speziell die Tripyleen ins Auge faßt, der Vierstrahler der Häufigkeit seines Auftretens nach entfernt nicht so dominiert, wie man es der Hypothese zuliebe erwarten sollte, und daß sich auch da, wo die Vierstrahler als Haupt-Skelettelemente auftreten, stets daneben Varianten vorfinden, auf deren Entstehung die Hypothese kein Licht werfen kann. In Textfig. 13 sind die Stacheln derjenigen Tripyleen zusammengestellt, welche als eigentliche Repräsentanten des Vierstrahlertypus gelten könnten, bei denen sich jedoch durchweg Unregelmäßigkeiten nach dieser oder jener Richtung hin vorfinden.

So kommen bei *Aulographis pandora* Haeckel (Textfig. 13 a) und *Aulosphaera triodon* Haeckel (Textfig. 13 b) wohl niemals Individuen mit ausschließlich dreizinkigen, d. h. vierstrahligen Stacheln vor, vielmehr finden sich stets auch solche mit 2, 4 oder mehr Terminalästen. Die

nächste Form, *Aulospaithis variabilis triodon* Haeckel (Textfig. 13 c) ist deshalb bemerkenswert, weil die Abweichungen vom Vierstrahlertypus, wie ich früher (7, S. 125) mitteilte, im wesentlichen an geographische Unterarten geknüpft sind. Unregelmäßigkeiten wieder anderer Art finden sich bei solchen vierstrahligen Stacheln, deren Äste sich sekundär verzweigen oder mit Seitenanhängen versehen sind: so können

Textfig. 13.

Vierstrahlige Stacheltypen. Vergr. 166. a, *Aulographis pandora* Haeckel. Trop. Atlantik. b, *Aulosphaera triodon* Haeckel. Trop. Indik. c, *Aulospaithis variabilis triodon* (Haeckel). Antarktis. d, *Sagoscena floribunda* n. sp. Antarktis. e, *Circoporus sexfuscinus* Haeckel (sens. strict.). Trop. Indik. f *Aulographis tristyla* n. sp. Trop. Atlantik.

die drei primären Äste bei den Radialstacheln von *Aulographis tristyla* n. sp. (Textfig. 13 f) und bei den Apicalstacheln von *Sagoscena floribunda* n. sp. (Textfig. 13 d) bald drei, bald nur zwei sekundäre Astchen aufweisen, und ebenso besitzt der früher erwähnte *Circoporus sexfuscinus* Haeckel (Textfig. 13 e), dessen Radialstacheln meist drei Terminaläste tragen, also dem Vierstrahlertypus folgen, an der Basis eine wechselnde Zahl, nämlich 3, 4 oder 5 Seitendornen.

Angesichts der Unmöglichkeit, die neben dem Vierstrahler auftretenden Varianten mit Hilfe der DREYERSchen Hypothese causalmechanisch zu erklären, wird man zu dem Gedanken geführt, daß das, wenn auch nicht dominierende, so doch verhältnismäßig häufige Auftreten von dreizinkigen, d. h. vierstrahligen Radialstacheln in erster Linie auch wieder eine finale Bedeutung habe. Handelt es sich doch, wie wir gesehen haben, darum, die extrakalymmale Sarkodehaut ausgespannt zu halten, und hier wird nach geometrischen Gesetzen die dreizinkige Gabel diejenige Einrichtung sein, welche, bei möglichster Materialersparnis, in der vollkommensten Weise jener Aufgabe gerecht wird.

Ebensowenig als die genannten Fälle lassen sich nun auch gewisse Abnormitäten mit der DREYERSchen Hypothese vereinigen, so z. B. die in Taf. XV, Fig. 2 abgebildete Monstrosität von *Auloceros trigeminus* Haeckel. Während nämlich bei dieser Unterart die Radialstacheln normalerweise drei verzweigte Terminaläste haben, sind bei dem vorliegenden Exemplar bei sämtlichen Stacheln nur zwei Äste zur Ausbildung gelangt. Dieselben liegen aber nicht, wie dies sonst bei zweizinkigen Stacheln der Fall zu sein pflegt, in einer Ebene mit dem Stachelschaft, so daß sie mit diesem zusammen eine Art Gabel bilden, vielmehr sind sie bei sämtlichen Stacheln windschief abgebogen, gleichsam als ob der dritte Terminalast auch noch vorhanden wäre. Dieser Abnormität gegenüber versagt, wie ich glaube, die DREYERSche Hypothese völlig, sie kann vielmehr nur zurückgeführt werden auf eine im ganzen Weichkörper gleichmäßig zur Herrschaft gelangte, an allen Punkten desselben wirksame konstitutionelle Abweichung der formbildenden Sarkode¹.

Ebensogroße Schwierigkeiten stellen sich der DREYERSchen Hypothese in den Weg, wenn man die regelmäßig sechsstrahligen Felder der Aulosphäriden- und Sagosphäridenschalen (vgl. Textfig. 5—7 und Taf. XV, Fig. 1) ins Auge faßt, kurz, es kann gesagt werden, daß wenigstens bei den Tripyleen die Fälle, in welchen die Hypothese als ausreichend betrachtet werden könnte, eine Minderzahl bilden.

Es soll im übrigen gleich hier darauf hingewiesen werden, daß die Hypothese auch dann, wenn ihr Grundgedanke richtig wäre, uns

¹ Auch bei andern Gruppen von Organismen würden sich der Annahme der DREYERSchen Hypothese Schwierigkeiten ähnlicher Art in den Weg stellen. Insbesondere ist zu erwähnen, daß nach MAAS (12, 14) die Vierstrahler der Kalkschwämme als Dreistrahler zur Anlage kommen und erst nachträglich den vierten Strahl erhalten.

sofort nach den ersten Schritten vor die große physiologische Unbekannte führt, nämlich vor die spezifische Konstitution des formgestaltenden Protoplasmas. An einem Beispiel mag dies deutlicher hervortreten. Nach DREYER kommen die Gitterschalen der Radiolarien dadurch zustande, daß in einer bestimmten Schicht des Weichkörpers Kieselsäure zur Abscheidung gelangt, wobei die in dieser Schicht befindlichen Vacuolen gewissermaßen die Form für die Porenöffnungen und das protoplasmatische Zwischenwandsystem, soweit dasselbe in der skeletogenen Schicht gelegen ist, das Modell für das Gitterwerk abgibt. Nun ist bekannt, daß die hauptsächlich in Betracht kommenden Schalen der Circoporiden, Challengeriden, Castanelliden und Conchariden hinsichtlich der Zahl, Anordnung, Größe und feineren Struktur der Porenöffnungen und bezüglich der Skulptur des Balkenwerkes eine außerordentliche Menge spezifischer Eigentümlichkeiten zeigen. Es müssen daher, auch wenn es sich wirklich bei der Entstehung der Gitterschalen nur um einen Abguß der in der skeletogenen Schicht befindlichen Vacuolen handelt, durch die spezifische Konstitution des Protoplasmas eine ganze Menge von Einzelverhältnissen bestimmt sein, vor allem der Abstand der skelettbildenden Schicht vom Weichkörpercentrum und ihrer Dicke, dann Anordnung, Größe und gegenseitiger Abstand der Poren, ferner in vielen Fällen, z. B. bei den Circoporiden, die regelmäßige Verteilung der Porengruppen, und endlich bei den Challengeriden und Conchariden die vielfach sehr komplizierte Gestalt dieser Schalenöffnungen. DREYER ist sich offenbar dieser Sachlage wohl bewußt gewesen, es scheint mir aber doch nicht unzumutbar zu sein, hier auf die natürlichen Grenzen nochmals hinzuweisen, welche in diesem Falle der rein mechanischen Erklärung gesteckt sind.

Von bestimmten Tatsachen aus hat neuerdings IMMERMANN (9) die Frage nach der Entstehung des Skelettes, speziell der Aulacanthiden in Angriff genommen.

IMMERMANN hat zunächst den in ätiologischer Hinsicht interessanten Nachweis geführt, daß bei einer Reihe von Aulacanthiden, die er mit Recht in einer besonderen Gattung (*Aulokleptes*) zusammenfaßt, nicht bloß die Tangentialnadeln, sondern auch die Grundlage der Radialstacheln durch Fremdkörper, nämlich durch die Gehäuse von verschiedenen Diatomeen, gebildet werden (vgl. auch unsre Fig. 11 auf Taf. XVI). Ausgehend von dieser Beobachtung und im Hinblick darauf, daß die Radialstacheln von *Aulokleptes* außerdem durch den Besitz von unregelmäßig verzweigten

Terminalästen und eine deutlich geschichtete Wandung ausgezeichnet sind, hat dann IMMERMANN zunächst bezüglich der Stachelbildung von *Aulokleptes* eine neue Hypothese aufgestellt, welche von der DREYERschen erheblich abweicht. Danach solle nach erfolgter Einstellung eines Diatomeengehäuses in die Richtung eines Pseudopodiums die Bildung des Radialstachels in der Weise erfolgen, daß das vor- und zurückfließende Pseudopodium jedesmal, wenn es eingezogen wird, sich mit seinem Oberflächenhäutchen an die Fremdkörperunterlage anschmiegt und, indem die letztere die Rolle eines Katalysators spielt, jeweils eine neue Kiesellamelle entstehen läßt. Die Entstehung der terminalen Verzweigungen erklärt IMMERMANN dadurch, daß beim Einziehen der Pseudopodien unregelmäßige Faltungen des Oberflächenhäutchens entstehen, welche, indem sie erhärten, die Grundlagen für die Astbildungen abgeben.

IMMERMANN ist der Ansicht, daß dieser, unter Benutzung einer Fremdkörperunterlage vor sich gehende Bildungsmodus ein primitives Verhalten darstellt und daß bei den übrigen Aulacanthiden, welche von *Aulokleptes*-ähnlichen Formen abgeleitet werden müssen, dieser Prozeß der Nadelbildung »durch Vererbung« so fixiert worden sei, daß nunmehr die Stacheln auch ohne Fremdkörpergrundlage ihre Entstehung nehmen können.

Erwähnenswert ist noch, daß IMMERMANN als Ausgangspunkt für die Stachelbildung bei den übrigen Aulacanthiden Vacuolen annimmt, welche in centrifugaler Richtung durch die sich ausstreckenden Pseudopodien, in centripetaler Richtung durch die Cohäsion des gesamten Weichkörpers spindelförmig ausgezogen werden.

Aus meinen eignen früheren Veröffentlichungen will ich noch das mit vier Centralkapseln ausgestattete Stadium von *Tuscarusa tubulosa* erwähnen (7, S. 155, Fig. 21), welches, wenn es sich wirklich um einen Teilungszustand und nicht um eine Abnormität handelt, beweisen würde, daß bei manchen Tripyleen auch das fertige Skelett noch die Fähigkeit des Wachstums und der Teilung besitzt.

Indem ich nunmehr zu meinen neuen Untersuchungen übergehe, möchte ich vorausschicken, daß das, was im folgenden vorzubringen ist, alles ist, was ich bei wiederholter Durchsicht meines gesamten Aulacanthidenmaterials aus demselben herauszuziehen imstande war. Wie in entwicklungsgeschichtlicher Hinsicht überhaupt, so verhält sich insbesondere in bezug auf die Frage nach der Skelettbildung das konservierte Radiolarienmaterial außerordentlich spröde, ohne daß bis jetzt zu erkennen wäre, inwieweit dies nur dem raschen Verlauf des

Prozesses oder einer gewissen Periodizität der Vorgänge, vielleicht einer Bevorzugung der Nacht- oder Morgenstunden, oder irgend welchen andern Umständen zuzuschreiben ist. Da wir indessen in bezug auf die ganze Frage noch ausschließlich auf konserviertes Material angewiesen sind, so scheint es mir geboten zu sein, die gesammelten Beobachtungen trotz des Vorhandenseins zahlreicher Lücken und trotz der Unsicherheit mancher Zusammenhänge zur Veröffentlichung zu bringen.

Bei der Durchmusterung der »Valdivia«-Ausbeute kamen mir bei den Aulacanthiden, insbesondere bei verschiedenen Formen der durch zwei Astquirle ausgezeichneten Gattung *Aulospathis*, nicht selten Stachelformen in den Weg, welche auf den ersten Blick als Entwicklungsstadien betrachtet werden konnten. So fanden sich z. B. Stacheln, bei welchen der Schaft an Stelle des terminalen Quirls mit einer runden Kappe abschloß (Taf. XV, Fig. 3), bei andern waren die terminalen Äste nur durch knopfförmige Ausstülpungen angedeutet (Fig. 4). Wieder in andern Fällen waren an Stelle des proximalen Quirls zahlreiche kleine, mit Endhaken versehene Anhänge vorhanden, welche an aufbrechende Blütenknospen erinnern (Fig. 5).

Trotz der Häufigkeit dieser Fälle trage ich nun doch aus zweierlei Gründen Bedenken, diese Stachelformen als normale Entwicklungsstadien anzusehen. Einmal scheint mir das Vorhandensein einer dicken, verkieselten Wandung gegen die Möglichkeit zu sprechen, daß die betreffenden Bildungen noch im Wachstum und Entwicklung begriffen sind. Dann aber spricht vor allem dagegen der Umstand, daß neben diesen Bildungen bei den betreffenden Individuen fast stets Abnormitäten unverkennbarer Art vorkommen. So zeigt z. B. der in Fig. 4 abgebildete Stachel eine Verkrüppelung der Äste des proximalen Quirls, die Fig. 5 eine im Vergleich zu den übrigen Stacheln des betreffenden Individuums ganz außerordentliche Vermehrung der Ästzahl.

Tatsächlich führen denn auch die im folgenden zu besprechenden Befunde von selber zu einer andern Auffassung. Danach würde es sich bei den eben erwähnten Stacheln von *Aulospathis* und andern Formen nicht um normale Entwicklungsstadien handeln, sondern um Entwicklungshemmungen, d. h. um Fälle, in welchen, um es kurz vor auszuschicken, die vollständige Verkieselung der Stachelwandung bereits auf einer frühen Stufe des Stachelwachstums eingesetzt hat.

Die entscheidenden Bilder, welche mich zu dieser Auffassung und

überhaupt zu bestimmten Vorstellungen betreffend die Stachelbildung der Aulacanthiden geführt haben, fanden sich bei einer Anzahl von Individuen von *Auloceros arborescens* (Haeckel) vor, welche von zwei Stationen (86 und 182) der »Valdivia«-Route stammen. Bei diesen Individuen wurden neben ausgebildeten Stacheln mit regelmäßig dichotomisch verzweigten, spathillenbewehrten Terminalästen verschiedene Nadelformen angetroffen, welche sich unschwer zu einer Reihe zusammenordnen und welche ich als wirkliche, normale Entwicklungsstadien ansehen möchte.

Das jüngste Stadium ist in Taf. XVI, Fig. 6 a abgebildet. Der Schaft des Stachels zeigt bereits eine beträchtliche Wandverdickung und Verkieselung, dagegen sind die Terminaläste mit ihren Sprossen noch von einer dünnen Haut bedeckt, welche an ihrer Innenfläche eine feine Körnelung aufweist. Bei der Seltenheit dieser wichtigen Phase war es nicht möglich, durch chemische Reaktionen zu entscheiden, ob sich die dünne Hülle der Terminaläste etwa durch einen Mehrgehalt von organischer Substanz von der Stachelwandung unterscheidet und auf diese Weise die Möglichkeit des weiteren Wachstums und einer fortgesetzten Sprossung in sich birgt. Indessen glaube ich auch ohne die chemische Untersuchung dieses Bild, im Gegensatz zu den vorhin beschriebenen Entwicklungshemmungen, als eine wirkliche Etappe der Normalentwicklung ansehen zu dürfen, da sich dasselbe in schönster Weise dem Gesamtbild einfügt, welches man durch Aneinanderreihung der übrigen, häufigeren Stadien gewinnt. Ich will die durch Fig. 6 a dargestellte Phase als das Stadium der Sprossung der häutigen Stachelanlage bezeichnen, wobei übrigens nochmals zu betonen ist, daß, mindestens am Schaft, bereits auch der Prozeß der Verkieselung seinen Anfang genommen hat.

Bezüglich der folgenden Stadien muß ich vorausschicken, daß bei weiterem Auswachsen der Sprossen die letzten Endverzweigungen eine außerordentlich zarte und zerbrechliche Beschaffenheit haben und daß man daher in den zunächstfolgenden Stadien die Spitzen der Zweige nahezu stets abgebrochen findet. Erst in späteren Stadien, wenn der Prozeß der Verkieselung auch die sekundären und tertiären Verzweigungen ergriffen hat und infolgedessen ihre Zerbrechlichkeit eine geringere geworden ist, lassen dieselben wieder einige interessante Einzelercheinungen des Entwicklungsprozesses erkennen.

Was nun die am Schaft und an den Hauptästen zu beobachtenden Vorgänge anbelangt, so spielt sich hier der Prozeß verschieden ab, je nach der Größe und dem Verzweigungsgrad der Stachelanlage.

Bei schwächeren Stacheln mit wenigen Verzweigungen ist deutlich zu erkennen, daß der Verkieselungsprozeß nicht, wie nach Fig. 6 *a* zu erwarten wäre, gleichmäßig vom Schaft in die Hauptäste fortschreitet, vielmehr bleibt allgemein die Spitze des Schaftes zunächst hinsichtlich der Wandverdickung und Verkieselung zurück und ist noch von der ursprünglichen, dünnen Haut umgeben, während in den Hauptästen bereits eine körnige Masse den ganzen Hohlraum bis auf einen feinen, an der Basis erweiterten Centralkanal ausfüllt (Fig. 6 *b*).

Der nächste Schritt besteht dann darin, daß der Verkieselungsprozeß auch auf den kuppenförmigen Spitzenabschnitt des Schaftes übergreift und die bis dahin körnige Füllmasse der Hauptäste eine homogene Beschaffenheit annimmt (Fig. 6 *c*).

Etwas komplizierter verläuft der Prozeß bei stärkeren Stacheln mit reichlicher Verzweigung. Hier sind deutlich zwei Phasen der Verkieselung zu unterscheiden. Zunächst tritt eine primäre Verdickung und Verkieselung auf (Fig. 6 *d*, *p*), wobei ebenfalls wieder die Schaftspitze zurückbleibt und in den Hauptästen ein weiter, in den sekundären und tertiären Verzweigungen sich fortsetzender Kanal (links bei *ck*) offen bleibt. Das Zurückbleiben der Schaftspitze ist speziell auf dem, in Fig. 6 *d* abgebildeten, bereits etwas vorgertückten Stadium daran zu erkennen, daß um die Basen der Terminaläste herum die primäre Kieselschicht nicht ganzrandig, sondern zackig gesägt erscheint und daß hier die innersten Lamellen der primären Schicht noch nicht zur Abscheidung gelangt sind, ein Bild, welches verhältnismäßig häufig und zwar auch bei den schwächeren, wenig verzweigten Stacheln der ersten Gruppe zu beobachten ist.

Nachdem schließlich in dieser Weise Schaft und Terminaläste mit einer dicken, homogen gewordenen Kieselschicht versehen sind, beginnt die Ablagerung der zweiten Lage. In Fig. 6 *d* ist zu sehen, wie die weiten Kanäle der Terminaläste (*ck*) und die Spitze des Stachels mit einer körnigen Masse erfüllt sind, welche in den Terminalästen noch einen feinen Achsenkanal (*ck'*) übrig lassen kann und sich über das Stachellumen in Form eines gotischen Spitzbogens herüber wölbt. Wenn später diese sekundäre Füllmasse homogen geworden ist, erscheint sie mit der primären Schicht so vollkommen verschmolzen, daß die Äste bis auf einen feinen, sehr bald ebenfalls verschwindenden Centralkanal eine vollkommen massive Beschaffenheit aufweisen (Fig. 6 *e*).

Während diese Prozesse in der Umgebung der ersten Gablung

Platz greifen, vollzieht sich auch die Verkieselung der sekundären, tertiären und höheren Verzweigungen, sowie die Bildung der Spathillen. Hervorzuheben ist, daß, wie an der Spitze des Schaftes, so auch an den übrigen Gablungen zunächst ein Hohlraum von der Verkieselung ausgeschlossen bleibt, von welchem sich feine Achsenkanäle in die jüngeren Zweige erstrecken. In Fig. 6 *d* ist dieser Hohlraum (*h*) an den tertiären, in Fig. 6 *e* an den quartären Gablungsstellen zu sehen.

Im Prinzip die nämliche Erscheinung ist auch an den Spathillen wiederzufinden, deren Häkchen gewissermaßen als äußerste Endverzweigungen des Stachels aufzufassen sind. Die erste Anlage der Spathillen erscheint als ein dünnhäutiges Bläschen, dessen Hohlraum mit dem Achsenkanal des äußersten Zweigstückes im Zusammenhang steht (Fig. 6 *d*) und welches als Homologon der an den unteren Gablungsstellen ausgesparten Hohlräume erscheint. In etwas späteren Stadien sind dann bereits die Häkchen der Spathillen zur Anlage gelangt und, da ihre Verkieselung früher erfolgt wie die des Endbläschens — ebenso wie z. B. die Verkieselung der Hauptäste derjenigen des Schaftendes vorangeht (Fig. 6 *b*) —, und da ferner die Membran des Endbläschens außerordentlich dünn und infolge ihrer Durchsichtigkeit nur schwer erkennbar ist, so erscheinen gewöhnlich die Häkchen als keilförmige Körnchen, welche zusammenhanglos um die Spitzen der Endverzweigungen gruppiert sind. In manchen Fällen erscheint das Endbläschen nicht kugelförmig, sondern mehr wie eine weitklaffende kraterförmige Spalte, deren Rande die Häkchenanlagen aufzusitzen scheinen (Fig. 6 *f*).

Blicken wir auf die ganze Reihe von Bildern zurück, so gelangt man etwa zu folgenden Vorstellungen von dem Verlauf der Stachelbildung, wie er sich bei der Gattung *Auloceros* abspielt.

Als Ausgangspunkt haben wir uns eine längsgestreckte, dünnhäutige, wahrscheinlich mit einer gallertartigen Flüssigkeit gefüllte Blase vorzustellen, welche wir uns mit IMMERMANN als eine in die Länge gezogene »Vacuole« oder besser »Alveole« denken können, mag dieselbe nun, wie IMMERMANN meint, durch mechanischen Zug gestreckt werden oder durch Eigenwachstum der plasmatischen Hülle ihre Gestalt erhalten. Daß ein solches dünnhäutiges Stadium tatsächlich bestehen muß, darauf weisen nicht nur die oben beschriebenen Anfangszustände hin, sondern auch die bei andern Aulacanthiden nicht seltenen Vorkommnisse, in denen der Stachelschaft eine Faltung oder scharfe Knickung aufweist. Jedenfalls kann man Bilder, wie sie der in Taf. XV, Fig. 7 wiedergegebene Stachel von

Aulographis pandora darbietet, nicht anders deuten, als indem man annimmt, daß der Stachel gewissermaßen in statu nascendi durch einen radiären Druck deformiert worden ist und zwar wahrscheinlich, ehe es zur Bildung der Terminaläste gekommen ist. Sonst müßten auch diese Deformationen irgend welcher Art zeigen.

Warum die dünnhäutigen Anfangsstadien im konservierten Material nicht deutlich hervortreten, ist ohne weiteres verständlich, wenn man die außerordentlich zarte Beschaffenheit und den ungentigenden Erhaltungszustand in Betracht zieht, welchen der extracapsuläre Weichkörper der Tripyleen nach Anwendung der verschiedenen Fixierungsmittel zu zeigen pflegt. Insbesondere ist von den Alveolen niemals eine Spur mehr wahrzunehmen, vielmehr erscheint der ganze Weichkörper, wenn er überhaupt erhalten ist, als eine mehr oder weniger homogene Masse, welche nichts von der schaumigen Struktur und den sonstigen Differenzierungen erkennen läßt, die man am lebenden Tiere wahrnimmt.

Die blasige Stachelanlage besitzt nun, wie weiter aus den Bildern in unzweideutiger Weise hervorgeht, das Vermögen der terminalen Sprossung und dichotomischen Verzweigung, und wir sehen hier also an einem einzelnen Zellorgan einen Vorgang sich abspielen, welcher in der Differenzierung eines komplizierten Cuticulargebildes ein unmittelbares, in der Sproßbildung der schlauchförmigen Siphonenzelle ein entfernteres Analogon hat.

Wenn nun auch die einzelnen Phasen der Sprossung, vermutlich wegen ihres sehr raschen Verlaufes¹ und wegen der vergänglichen Beschaffenheit der Hülle, nur selten zu Gesicht kommen, so liegt doch, wie wir gesehen haben, in Gestalt der nicht selten auftretenden Entwicklungshemmungen die ganze Reihe von Entwicklungsphasen gewissermaßen in fixiertem Zustande vor uns.

Auf das Stadium der Sprossung der häutigen Stachelanlage folgt das Stadium der Verkieselung. Speziell bei großen, reichlich verzweigten Stacheln kommt es auf Grund einer von außen nach innen erfolgenden Abscheidung von Hartschubstanz zunächst zur Bildung einer primären Rinde, welche bei vielen andern Aulacanthiden, insbesondere bei der Gattung *Aulospathis* (Fig. 3—5), allein zur Ausbildung gelangt und vielfach, z. B. bei *Aul. variabilis bifurca*, eine deutlich blättrige Struktur aufweisen kann. Bei *Auloceros* wird

¹ Es ist daran zu erinnern, daß auch bei der Skelettbildung anderer Organismen das Wachstum der Skelettteile außerordentlich rasch vor sich geht. Vgl. MAAS (13, 14, 15).

der von der primären Rinde umgebene Hohlraum, behufs weiterer Versteifung des Stachelendes, durch einen sekundären Verkieselungsprozeß ausgefüllt, dessen Produkt mit der primären Rinde bald zu einer homogenen Masse verschmilzt.

Regel ist, daß die Gablungsstellen hinsichtlich der Verkieselung gegenüber dem Schaft und den Verzweigungen zurückbleiben, so daß an diesen Stellen eine Zeitlang kuglige Hohlräume entstehen¹; Regel ist ferner, daß der Verkieselungsprozeß in den Ästen und Zweigen zunächst einen Centralkanal übrig läßt, der erst später ausgefüllt wird. Im übrigen sind aber, was die zeitlichen Verhältnisse der einzelnen Vorgänge anbelangt, sehr viele kleinere Ungleichmäßigkeiten zu beobachten, auf die ich hier nicht näher eingehen will.

Zusammenfassend können wir sagen, daß die Stachelbildung von *Auloceros* kein einfacher, durch örtliche Faktoren, nämlich durch die passive Masse der Alveolensubstanz, lokalisierter Abscheidungsprozeß ist, wie dies nach DREYERS Hypothese anzunehmen wäre, sondern daß man es mit einem komplizierten Lebensvorgang zu tun hat, welcher sich aus einer Reihe von Wachstums-, Sprossungs- und Sekretionsprozessen zusammensetzt und dessen Produkte ihrer Form nach, soviel wir zur Zeit sagen können, in erster Linie durch spezifische Gestaltungstendenzen des aktiven Protoplasmas, speziell der plasmatischen Hüllen der »häutigen Stachelanlagen«, bestimmt sind. Die vorstehenden Ergebnisse führen uns demnach wieder etwas weiter von dem Ziele einer causal-mechanischen Erklärung ab und lassen uns zunächst wieder Halt machen vor Verhältnissen, deren weitere Klärlegung dem biologischen Experimente vorbehalten bleibt.

Wie stellen sich nun diese, zunächst für *Auloceros* geltenden Ergebnisse zu den Anschauungen, zu welchen IMMERMANN bezüglich der sehr nahestehenden Gattung *Aulokleptes* gelangt ist.

Ich habe in erster Linie zu sagen, daß ich die Beobachtung IMMERMANN'S, wonach die Stacheln von *Aulokleptes* regelmäßig Fremdkörper in sich schließen, durchaus bestätigen und in einer Hinsicht noch erweitern kann. Ich habe nämlich nicht bloß die Gehäuse einer ganzen Reihe von Diatomeenarten im Inneren der *Aulokleptes*-Stacheln gefunden, sondern in wiederholten Fällen auch Nadeln von andern Aulacanthiden, nämlich von *Aulacantha scolymantha* (Taf. XV, Fig. 8 und Taf. XVI, Fig. 9) und einer *Aulographonium*-Art (Taf. XVI, Fig. 10).

¹ In dem kugeligen Hohlraum des Schaftendes ist vielleicht die bei so vielen Aulacanthiden zu beobachtende blasenförmige Auftreibung vorgebildet.

Neben diesen Befunden wurden im »Valdivia«-Material noch einige andre, ein ätiologisches Interesse bietende Bilder angetroffen. Ich fand nämlich häufig *Aulokleptes*-Nadeln, bei welchen der Verkieselungsprozeß in ähnlicher Weise, wie bei den beschriebenen *Auloceros*-Nadeln, noch nicht zu Ende geführt war, und welche daher als normale Entwicklungsstadien angesehen werden dürfen. Diese Jugendstadien dürften aber beweisen, daß bei *Aulokleptes* der Prozeß der Nadelbildung in ganz ähnlicher Weise vor sich geht, wie bei *Auloceros*, und daß insbesondere, wenigstens bei den kleineren Nadelformen, die schichtenweise Ablagerung der Hartschubstanz von außen nach innen und nicht, wie IMMERMANN angibt, von innen nach außen vor sich geht.

Verhältnismäßig häufig fanden sich nämlich Stacheln, bei welchen die Verkieselung sich ausschließlich nur auf die beiden Stachelenden oder noch häufiger nur auf das vordere Stachelende erstreckte, während die Mitte des Schaftes allerdings eine deutliche Kontur, aber noch ein vollkommen durchsichtiges Ansehen hatte. Ein sehr instructives, mehrfach gefundenes Stadium ist in Taf. XVI, Fig. 11a abgebildet. Die Achse der Nadelanlage wird durch ein Diatomeengehäuse eingenommen. Um dasselbe herum befindet sich zunächst eine helle Schicht, welche am äußeren Schaftende sehr feinkörnig erscheint und somit den ersten Beginn eines Verkieselungsprozesses erkennen läßt. Diese Schicht erstreckt sich einerseits in die axialen Partien der Terminaläste herein, andererseits setzt sie sich als eine vollkommen durchsichtige Scheide von der Dicke der künftigen Stachelwandung über die Schaftmitte fort. Das Stachelende endlich ist futteralartig bedeckt durch eine dritte, vollkommen verkieselte Schicht, die mit den bereits erhärteten Teilen der Terminaläste im Zusammenhang steht.

Versucht man dieses Bild auf die von *Auloceros* her bekannten Stadien zurückzuführen, so wird man zunächst auf Taf. XVI, Fig. 6a zu verweisen haben. Ebenso wie hier die Abscheidung der Hartschubstanz erst zur Bildung einer primären Rinde geführt hat, so ist auch bei der vorliegenden *Aulokleptes*-Nadel die Verkieselung zunächst nur in der äußeren Lage der häutigen Stachelanlage vor sich gegangen, so daß zwischen dieser verkieselten Rinde und dem axial gelegenen Diatomeengehäuse noch ein Spaltraum besteht, in welchem der sekundäre Verkieselungsprozeß eben erst seinen Anfang genommen hat. Unterschiede zwischen der *Aulokleptes*- und *Auloceros*-Nadel bestehen darin, daß bei ersterer die Schaftmitte zunächst von der Verkieselung frei bleibt und ferner, daß innerhalb der häutigen Stachelanlage ein Diatomeengehäuse eingeschlossen ist.

Im folgenden Stadium (Taf. XVI, Fig. 11 *b*) ist nun auch der Zwischenraum zwischen der primären Rinde und dem Diatomeengehäuse durch Kieselsubstanz vollkommen ausgefüllt, ein Zustand, welchen wir wohl mit demjenigen vergleichen dürfen, der bei *Auloceros* (Fig. 6 *e*) durch die sekundäre Verkieselung entsteht, und in dem in Fig. 11 *c* abgebildeten Stadium hat sich der Prozeß auch auf die Schaftmitte ausgedehnt, so daß der ganze Stachel nunmehr von einem homogenen Kieselmantel umgeben ist, welcher auch die Diatomeenschalen mit sich amalgamiert hat.

Bilder, wie die beschriebenen, sind so häufig, daß ich sie als normale Entwicklungsstadien betrachten muß und zu folgenden bestimmten Vorstellungen bezüglich der Stachelbildung bei *Aulokleptes* geführt worden bin:

Die vom Weichkörper aufgenommene Diatomeenschale wird zunächst von einer Alveole umschlossen, welche samt der sie umschließenden dünnen Plasmaschicht die »häutige Stachelanlage« darstellt. Dieselbe treibt in ähnlicher Weise, wie dies bei *Auloceros* der Fall ist, am distalen Ende Sprossen und nun geht, ebenfalls wie bei *Auloceros*, der Verkieselungsprozeß schichtenweise von außen nach innen vor sich, so daß schließlich das in der Achse gelegene Diatomeengehäuse von demselben erreicht und mit der abgeschiedenen Hartschicht amalgamiert wird.

Von diesen Anschauungen aus, die mit den bei *Auloceros* erlangten Ergebnissen in bestem Einklang stehen, möchte ich auch Bilder, wie das in Taf. XVI, Fig. 11 *d*, dargestellte, nicht als Anfangsstadien, sondern als Verkümmersformen betrachten. Es handelt sich nach meiner Auffassung nicht um die Ablagerung einer ersten Kiesellamelle auf dem Diatomeengehäuse, sondern um eine unvollständige Entfaltung und Sprossung der das Diatomeengehäuse umschließenden häutigen Stachelanlage und demgemäß um eine unvollkommene Abscheidung von Kieselsubstanz.

Ich kann natürlich die Annahme nicht direkt widerlegen, daß sich die einfacheren und schwächeren Stachelbildungen, wie sie der bisherigen Beschreibung zugrunde lagen, nachträglich auf Grund einer oberflächlichen Apposition von immer neuen Kiesellamellen in solche mit komplizierteren und kräftigeren Verzweigungen umwandeln, insbesondere kann ich die an und für sich recht wohl bestehende Möglichkeit nicht bestreiten, daß wenigstens bei den ganz derben, artischockenförmigen *Aulokleptes*-Stacheln (vgl. Taf. XVI, Fig. 10) wenigstens in den späteren Phasen eine successive Abscheidung von

Kiesellamellen in der Richtung von innen nach außen, also in der von IMMERMANN angenommenen Weise vor sich geht¹.

Indessen halte ich eine solche Zusatzhypothese mindestens nicht für notwendig, zumal der Vorstellung, daß alle jene bizarren Stachelformen von vornherein in ihrer Form durch die Verzweigungsweise der »häutigen Stachelanlage« bestimmt seien, keine erheblichen Schwierigkeiten im Wege stehen. Denn auch der Umstand, daß bisher keine Stadien gefunden werden konnten, welche als Entwicklungsphasen jener derben Nadelformen aufgefaßt werden könnten, mag wohl damit zusammenhängen, daß die einzelnen *Aulokleptes*-Individuen neben zahlreichen, einfachen Nadelformen stets nur einige wenige derbe Stacheln besitzen, daß also von vornherein eine geringere Wahrscheinlichkeit besteht, auf deren Jugendstadien zu stoßen.

Sehen wir also zunächst ab von der Möglichkeit, daß bei den derben *Aulokleptes*-Nadeln eine nachträgliche (tertiäre) Auflagerung von Kiesellamellen vor sich gehen konnte, so darf, alles in allem, gesagt werden, daß der Unterschied zwischen *Aulokleptes* und *Auloceros* im wesentlichen nur darin besteht, daß bei ersterer Gattung die durch eine längsgestreckte, plasmaumhüllte Alveole dargestellte »häutige Stachelanlage« einen Fremdkörper, sei es ein Diatomeengehäuse, sei es eine Aulacanthidennadel, in sich schließt.

Damit komme ich noch kurz auf die phylogenetische Spekulation zu sprechen, welche IMMERMANN an seine Befunde angeschlossen hat. Nach IMMERMANN würde nämlich innerhalb der Familie der Aulacanthiden das Verhalten bei *Aulokleptes* ein ursprüngliches, das bei andern Formen sekundärer Art sei, d. h. ursprünglich schloß sich die Stachelbildung stets an eine Fremdkörper-Grundlage an und die Aulacanthiden würden erst im Laufe ihrer Stammesentwicklung allmählich dazu gelangt sein, sich von einer solchen zu emancipieren und die durch die Gestalt der Fremdkörper und der Pseudopodien causal bestimmte Stachelform nunmehr auch ohne Zuhilfenahme von Fremdkörpern herzustellen. Danach müßten sich also aus *Aulokleptes*-ähnlichen Formen zunächst *Auloceros*-ähnliche gebildet haben.

Dieser Hypothese gegenüber möchte ich auf eine bei den Aulacanthiden weit verbreitete Erscheinung aufmerksam machen. Ver-

¹ Es mag daran erinnert werden, daß auch bei der Bildung der Skeletteile der Kalkschwämme zwei verschiedene Phasen der Entwicklung unterschieden werden können, von denen die erste nach MAAS (14, 15) auf einen organisch cellulären, die zweite auf einen rein chemischen Vorgang zurückzuführen wäre.

schiedene Arten nehmen mit Vorliebe die Radialstacheln von andern Aulacanthiden auf und verleiben sie, indem sie dieselben in radiäre Stellung bringen, ihrem eignen Skelette ein. Insbesondere sind es zwei Arten, welche sich in dieser Weise mit fremden Federn schmücken, nämlich *Aulographis pandora* Haeckel und *Auloceros arborescens* Haeckel. So enthielten die in den wärmeren Gebieten des Atlantik und Indik gefischten Exemplare von *Aulographis pandora* zu einem großen Teil Nadeln von *Aulacantha scolymantha*, und zwar manchmal gleichzeitig bis zu vier oder sechs, und in noch höherem Maße beläd sich *Auloceros arborescens* mit derartigen Beutestücken. Etwa ein Viertel aller mir vorliegenden Exemplare dieser Art hatte sich Fremdkörper einverleibt, und zwar verhältnismäßig selten die großen, schreibfederähnlichen *Rizosolenia*-Gehäuse, welche bei den örtlich benachbarten *Aulokleptes*-Formen die gewöhnliche Grundlage bilden. In der Regel waren es die Radialstacheln der verschiedensten Aulacanthiden, nämlich von *Aulacantha scolymantha typica* und *bathybia*, *Aulacantha spinosa*, *Aulacantha clavata*, *Aulacantha cannulata*, *Aulographis pandora*, *Aulokleptes flosculus pistillum* und *Aulokleptes ramosus*.

Unter Berücksichtigung dieser Tatsachen gelangt man, wie ich glaube, zu einer ungezwungeneren Auffassung bezüglich des Verhältnisses von *Aulokleptes* zu den übrigen Aulacanthiden, als dies von der phylogenetischen Hypothese IMMERMANN'S aus möglich ist. Offenbar reihen sich dem eben beschriebenen Verhalten von *Aulographis* und *Auloceros* diejenigen verhältnismäßig seltenen Fälle an, in welchen Aulacanthiden-Nadeln auch von *Aulokleptes*-Individuen aufgenommen und als Grundlage für die eignen Nadeln benutzt werden, und diese Befunde scheinen mir nun die Brücke zu bilden, welche hinüberführt zu dem normalen Verhalten der *Aulokleptes*-Arten, bei denen, wie gezeigt wurde, in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle Diatomeengehäuse als Fremdkörpergrundlage Verwendung finden. Wir hätten also eine Reihe, in welcher *Aulographis* und *Auloceros* mit einverleibten Aulacanthiden-Nadeln den Anfang, die *Aulokleptes*-Individuen mit Aulacanthiden-Nadeln die Mitte und die *Aulokleptes*-Individuen mit Diatomeengehäusen das Ende bilden. Während nun bei der ersten Gruppe die Aufnahme der Fremdkörper eine mehr zufällige und ihre Einverleibung eine losere ist, findet bei *Aulokleptes* und, wie ich gleich hinzufügen möchte, auch bei *Aulodendron antarcticum* Haeckel, die Aufnahme der Fremdkörper in konstanter und gleichzeitig in bestimmt angepaßter Weise statt, indem dieselben in den häutigen Stachelanlagen eingeschlossen und zu ihrer Versteifung benutzt werden.

Danach würde es sich bei *Aulokleptes* nicht, wie IMMERMANN will, um ein ursprüngliches Verhältnis, sondern um eine sekundäre Anpassung handeln, und die Aufnahme der Fremdkörper würde weniger einen ätiologischen, als einen teleologischen Sinn haben.

Außer bei *Auloceros* und *Aulokleptes* wurden auch bei der nächst *Aulacantha scolymantha* verbreitetsten Aulacanthiden-Art, bei *Aulographis pandora*, Stachelformen gefunden, welche der oben beschriebenen vollkommen entsprechen. Das Zurückbleiben der Schaftspitze, die Bildung der primären Rinde, die nachträgliche Ausfüllung des Stachelendes auf Grund eines sekundären Verkieselungsprozesses, das lange Offenbleiben der Achsenkanäle der Terminaläste, alle diese Verhältnisse kehren bei *Aulographis pandora* in der nämlichen Weise wieder, so daß also mindestens bei drei Aulacanthiden-Gattungen der ganze Bildungsvorgang einen homologen Verlauf nimmt.

Es bleibt zum Schluß noch übrig, einem Bedenken entgegenzutreten, welches, angesichts der körnigen Beschaffenheit der Terminaläste und der Zerbrechlichkeit der Endverzweigungen während der Anfangsstadien erhoben werden kann. Man könnte nämlich sagen, es handle sich bei der Gesamtheit der hier als Entwicklungsstadien beschriebenen Zustände um Corrosionserscheinungen, hervorgerufen durch die ätzende Wirkung der Konservierungsmittel.

Es mag nun zugegeben werden, daß vielleicht gerade die jüngeren Stadien gegenüber den Reagenzien weniger widerstandsfähig sind, als die älteren, und daß infolgedessen einzelne Erscheinungen nicht vollkommen dem natürlichen Zustande entsprechen. Daß aber die Bilder in ihrer Gesamtheit wirklich als Entwicklungsstadien und nicht als Kunstprodukte anzusehen sind, dafür sprechen, wie mir scheint, folgende Momente:

1) Die betreffenden Bilder finden sich in sehr verschieden konserviertem Material;

2) bei sämtlichen drei Gattungen finden sich vollkommen übereinstimmende Bilder;

3) neben den betreffenden Nadelformen finden sich an denselben Individuen vollkommen massive (nach unsrer Auffassung vollkommen ausgebildete) Nadeln, was bei Annahme einer Ätzwirkung der Reagenzien nicht verständlich wäre;

4) mindestens der scharfe Kontur der an der Gablungsstelle befindlichen Hohlräume und der Centralkanäle, sowie die scharfe Abgrenzung zwischen primärer und sekundärer Rinde können nicht als Produkte einer Ätzwirkung aufgefaßt werden.

So hat sich in mir, nach einigen leichten Zweifeln, die Überzeugung befestigt, daß die fraglichen Stachelformen tatsächlich die längstgesuchten Entwicklungsstadien darstellen, und, wenn auch die Reihe keine vollständige ist und insbesondere einige wichtige Ausgangsstadien fehlen, so glaube ich doch, daß durch das vorliegende Material die Frage nach der Entstehung des Aulacanthiden-Skelettes in einigen wesentlichen Punkten der Lösung näher gerückt wird.

Stuttgart, Mai 1905.

Literaturverzeichnis.

1. A. BORGERT, Untersuchungen über die Fortpflanzung der tripyleen Radiolarien, speziell von *Aulacantha scolymantha* H. I. Teil. Zool. Jahrb. (Anat. Abt.) Bd. XIV. 1900.
2. — Die tripyleen Radiolarien des Mittelmeeres. Mitt. Zool. Stat. Neapel. Bd. XIV. 1901.
3. — Mitteilungen über die Tripyleenausbeute der Plankton-Expedition. I. Neue Medusettiden, Circoporiden und Tuscaroriden. Zool. Jahrb. (System. Abt.) Bd. XVI. 1902.
4. F. DREYER, Die Principien der Gerüstbildung bei Rhizopoden, Spongien und Echinodermen. Ein Versuch zur mechanischen Erklärung organischer Gebilde. Jen. Zeitschr. Bd. XXVI. 1892.
5. E. HAECKEL, Report on the Radiolaria collected by H. M. S. Challenger during the years 1873—76. Chall. Rep. Zool. Vol. XVIII. 1887.
6. — Die Radiolarien (Rhizopoda Radiaria). Eine Monographie. 2. Teil. Grundriß einer allgemeinen Naturgeschichte der Radiolarien. Berlin 1887.
7. V. HÄCKER, Bericht über die Tripyleen-Ausbeute der deutschen Tiefsee-Expedition. Verh. Zool. Ges. 1904.
8. — Über die biologische Bedeutung der feineren Strukturen des Radiarienskelettes. Nebst einem Anhang: Die Phäosphären der »Valdivia«- und »Gauß«-Ausbeute. Jen. Zeitschr. Bd. XXXIX. 1904.
9. F. IMMERMANN, Über Fremdkörperskelette bei Aulacanthiden. Zool. Anz. Bd. XXVII. 1903.
10. — Die Tripyleen-Familie der Aulacanthiden der Plankton-Expedition. Erg. d. Plankt.-Exp. Bd. III. L. h. Kiel u. Leipzig 1904.
11. S. LO BIANCO, Le pesce abissali eseguite da F. A. KRUPP col Yacht Puritan nelle adiacenze di Capri ed in altre località del Mediterraneo. Mitt. Zool. Stat. Neapel. Bd. XVI. 1903.
12. O. MAAS, Die Ausbildung des Kanalsystems und des Kalkskeletts bei jungen Syconen. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 1898.
13. — Über Entstehung und Wachstum der Kieselgebilde bei Spongien. Sitz.-Ber. Bayer. Ak. Wiss. Bd. XXX. 1900.
14. — Die Weiterentwicklung der Syconen nach der Metamorphose. Diese Zeitschrift. LXVII. Bd. 1900.
15. — Über die sogenannten Biokrystalle und die Skelettbildung niederer Tiere. Sitz.-Ber. Ges. Morph. u. Phys. München, 1900.

16. O. NORDGAARD und E. JOERGENSEN, Hydrographical and biological investigations in Norwegian fjords. The Protist plankton and the Diatoms in bottom samples. Bergen 1905.
17. WOLFG. OSTWALD, Zur Lehre vom Plankton. Naturwiss. Wochenschr. Neue Folge. Bd. II. 1903.
18. F. E. SCHULZE, Zur Stammesgeschichte, der Hexactinelliden. Abh. Preuß. Ak. Wiss. Berlin 1887.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XV und XVI.

Fig. 1. Stumpfer Pol der Gitterschale von *Sagenoscena vimingeriana* Borg. Die Pyramiden sind größtenteils paarweise verbunden und tragen zum Teil (siehe Mitte des Bildes) mehrere Kronen. Vergr. 186.

Fig. 2. Aberration von *Auloceros trigeminus* Haeckel mit zwei (statt drei) Terminalästen. Vergr. 60.

Fig. 3. Stachel von *Aulospathis variabilis diodon* (Haeckel) Entwicklungshemmung. Vergr. 200.

Fig. 4. Stachel von *Aulospathis variabilis tetrodon* (Haeckel). Entwicklungshemmung. Vergr. 200.

Fig. 5. Stachel von *Aulospathis variabilis triodon* (Haeckel). Entwicklungshemmung mit verkrüppelten Ästen. Vergr. 200.

Fig. 6. Entwicklung der Stacheln von *Auloceros arborescens* Haeckel. Vergrößerung 460.

a, Stadium der Sprossung der häutigen Stachelanlage;

b und *c*, Stadium der primären Verkieselung;

d, Stadium der sekundären Verkieselung;

p, primäre Rinde;

h, Hohlraum an einer Gablungsstelle;

ck, primärer Centralkanal;

ck', sekundärer Centralkanal;

e und *f*, Verkieselung bis auf die sekundären Centralkanäle und die Hohlräume an den letzten Verzweigungsstellen vollendet.

Fig. 7. Stachel von *Aulographis pandora* Haeckel, während der Bildung durch Radiärdruck geknickt. Vergr. 200.

Fig. 8 und 9. Stacheln von *Aulokleptes flosculus* (Haeckel) mit eingeschlossener *Aulacantha*-Nadel. Vergr. 380.

Fig. 10. Stachel von *Aulokleptes flosculus* (Haeckel) mit eingeschlossener *Aulographonium*-Nadel. Vergr. 380.

Fig. 11. Entwicklung der Stacheln von *Aulokleptes ramosus* Immermann. Vergr. 380.

a, Zwischen der primären Rinde und dem Diatomeengehäuse beginnt die sekundäre Verkieselung;

b, Sekundäre Verkieselung am Stachelende vollendet;

c, Verkieselung am ganzen Stachel vollendet, Diatomeengehäuse vollkommen amalgamiert;

d, Krüppelform.

1.

3.

2.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie](#)

Jahr/Year: 1905

Band/Volume: [83](#)

Autor(en)/Author(s): Haecker (Häcker) Valentin

Artikel/Article: [Finales und Causales über das Tripyleenskelett 336-375](#)