

D I E N E U E B R E H M - B Ü C H E R E I

Beschalte Amöben (Testacea)

von

Dr. Wilfried Schönborn, Jena

Mit 80 Abbildungen



A. ZIEMSEN VERLAG · WITTENBERG LUTHERSTADT · 1966

Inhaltsverzeichnis

I. Definition der Testazeen	5
II. Morphologie	6
1. Der Zelleib oder das Zytoplasma	6
2. Die Pseudopodien	8
3. Der Zellkern	9
a) Der Ruhekern	9
b) Die Kernteilung	10
4. Die Schale	14
a) Der Bau der Schale	15
b) Die Haltbarkeit der Schalen	18
c) Sekundäres Wachstum, Regeneration und Häutung	18
d) Der Feinbau der Arzellschale	19
III. Physiologie	20
1. Die Bewegung der Testazeen	20
2. Der Stoffwechsel	22
a) Nahrungsaufnahme, Verdauung, Speicherung von Reservestoffen und Defäkation	22
b) Sekretion und Exkretion	26
c) Die pulsierende Vakuole	28
3. Das Verhalten gegenüber Reizen	29
IV. Fortpflanzung	31
1. Die Vermehrung durch Zellteilung	31
a) Die Zellteilung	31
b) Die Entstehung der neuen Schale	33
c) Die Abhängigkeit der Teilung von äußeren Einflüssen	37
2. Kopulation, Sporen- und Gametenbildung. Plasmogamie	38
3. Koloniebildung	45
V. Enzystierung	45
VI. Vererbung	48
VII. Symbionten und Parasiten	51
VIII. Ökologie	53
1. Die Hauptlebensstätten der Testazeen	53
a) Die Seen	53
b) Die Torfmoose (Sphagnen)	55
c) Die Laubmoose (Bryales)	58
d) Der Erdboden	59
2. Die Besiedlungsgeschichte der Lebensräume durch Testazeen	61
3. Die biologische Rolle der Testazeen	65
4. Weitere Lebensstätten der Testazeen	68

IX. Geographische Verbreitung	71
1. Die Verbreitungsmittel der Testazeen	71
2. Die geographische Gliederung der Testazeenfauna	71
X. Rhizopodenanalyse	73
XI. Evolution	75
XII. Technik der Testazeenuntersuchung	79
1. Probeentnahme und Aufbereitung	79
a) Sediment der Gewässer	79
b) Aufwuchs auf Wasserpflanzen und Unterwasserförmn	80
c) Pelagial	80
d) Laubmoose und Sphagnen	80
e) Erdboden	80
2. Mikroskopische Untersuchung	82
3. Dauerpräparate	84
4. Züchtung der Testazeen	85
5. Rhizopodenanalytische Methodik	87
XIII. Systematik	87
1. Allgemeines	87
2. Bestimmungstabellen	88
XIV. Literaturverzeichnis	104

Einleitung

Es gibt nur wenige deutschsprachige Zusammenfassungen über Testazeen. Dies ist verständlich, da unsere Kenntnis über die Physiologie, Fortpflanzung und Vererbung dieser Protozoen zum Teil sehr unsicher ist und da die Testazeen für die modernen Probleme der Protozoologie nur wenige Objekte abgegeben haben. Um so dringender ist es, einmal das Wissen über diese Gruppe zusammenzufassen und dabei die ungelösten Probleme und die Wissenslücken aufzuzeigen.

Die Beschäftigung mit den Testazeen nimmt in neuerer Zeit immer mehr zu, wenn sie sich auch hauptsächlich auf die Systematik konzentriert. Doch ist dies notwendig, da man den tatsächlichen Artenbestand noch längst nicht kennt und die Systematik infolge der großen Variabilität der Arten und der geringen Zahl taxonomischer Merkmale sehr unklar ist.

Neben der Systematik steht die Ökologie heute im Vordergrund des Interesses der Testazeenforscher. Und gerade für die Ökologie scheinen die Testazeen ein günstigeres Objekt zu bilden als für physiologische, fortpflanzungsbiologische und genetische Probleme. Dies liegt daran, daß die Schale gewissermaßen ein Registrierorganell ist, an dem man die unterschiedlichen ökologischen Einflüsse sehr gut ablesen kann, während die für physiologische Untersuchungen unerläßliche kontrollierbare Zucht vieler Arten noch nicht gelungen ist. Hinzu kommt, daß viele Arten außerordentlich reaktionsträge sind. Es sollte daher versucht werden, zunächst von ökologischer Seite her die Testazeen „interessant“ zu machen. Es ist aber durchaus möglich, daß später einmal beispielsweise der Bildungsvorgang der Schale viele Ansatzpunkte für genetische Forschungen abgibt.

Die vorliegende Zusammenfassung soll auch den Anfänger an die weit verstreute Spezialliteratur heranführen. Alle in Text genannten Arbeiten, auch wenn sie nur noch geschichtliche Bedeutung haben, sind im Literaturverzeichnis aufgeführt. Darüber hinaus sind noch einige weitere Arbeiten, besonders aus der neueren systematischen Forschung, aufgenommen. Die letzte größere Bearbeitung der Testazeen stammt von G. Deflandre (1953) in dem bekannten französischen Zoologiewerk „*Traité de Zoologie*“. Eine gute Einführung in das Gebiet gibt das Buch von Th. Grospietsch (1958a) „*Wechseltierchen (Rhizopoden)*“, welches im Kosmos-Verlag Stuttgart erschien.

I. Definition der Testazeen

Die Testazeen sind einzellige Tiere und gehören zu den Protozoen. Sie bestehen aus dem Zelleib (Zytoplasma), mindestens einem Zellkern (Nukleus) und einer einkammerigen Schale, die in ihrer Grundsubstanz aus Pseudochitin aufgebaut ist. Bewegung und Nahrungsaufnahme geschehen ausschließlich

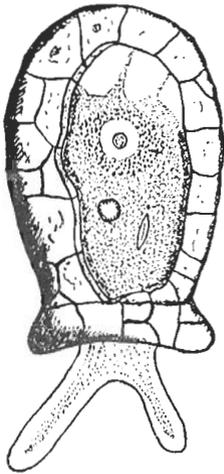


Abb. 1. *Diffugia limnetica* mit geöffneter Schalenwand. Das Zytoplasma ist mit den Epipodien an der Schale befestigt. Der Kern mit dem zentral gelegenen Nukleolus ist vom Chromidium umgeben. An den Pseudopodien sieht man deutlich das innere Endoplasma und das äußere Ektoplasma. (Nach dem Leben; Original)

durch Fortsätze des Plasmas, welche meist von kurzer Dauer und schnell veränderlich sind und Pseudopodien genannt werden (Abb. 1). Alle Protozoen, welche diese letztgenannte Eigenschaft aufweisen, werden als Rhizopoden (Wurzelfüßer, Wechseltiere) zusammengefaßt. Die Maße der Testazeen schwanken um ca. 600μ . Die kleinsten Arten erreichen nur eine Größe von etwa 10μ , die größten eine von 600μ .

II. Morphologie

1. Der Zelleib oder das Zytoplasma

Das Zytoplasma besteht aus dem Grundplasma und verschiedenen Einschlüssen. Die wichtigsten chemischen Bestandteile des Grundplasmas sind die Eiweiße. Sie liegen als Proteine und Proteide vor. Die Proteine setzen sich aus Aminosäuren zusammen, die Proteide aus Proteinen, verbunden mit einem anderen chemischen Körper. Neben den Eiweißen besteht das Plasma aus Kohlehydraten, Fetten, Lipoiden, Wasser und verschiedenen Salzen. Die Kohlehydrate und Fette dienen oft als Reservestoffe. Die Eiweiße sind hochmolekulare Stoffe; sie sind größer als die Teilchen der echten molekularen Lösungen. Man bezeichnet sie als Kolloide. Je nach dem Wassergehalt ist das Kolloidgemisch dünnflüssig (Sol) oder gallertartig (Gel). Die äußere Plasmenschicht der Rhizopoden ist dickflüssig und völlig durchsichtig. Sie wird als Ektoplasma bezeichnet und befindet sich im Gelzustand. Bei den Testazeen ist das Ektoplasma nur deutlich an den Pseudopodien zu beobachten. Innerhalb der Schale ist es hauchdünn und schwer zu sehen. Das innere Plasma ist dünnflüssig (Sol) und enthält die Einschlüsse; es wird Endoplasma genannt (Abb. 1). Auffallend an dem Zytoplasma, besonders der Rhizopoden, ist seine

hohe Elastizität. Sie beruht auf der fadenförmigen Gestalt der Eiweißmoleküle (Polypeptidketten). An bestimmten Stellen sind diese Fadenmoleküle locker und verschiebbar verbunden. Es entsteht daher ein labiles räumliches Molekulargerüst. Man spricht von der submikroskopischen Struktur des Plasmas, die uns bei der Behandlung der Bewegungserscheinungen der Testazeeen wieder beschäftigen wird. In dieses Molekulargerüst sind Wasser, Salze und Lipide eingelagert.

Dem Ektoplasma liegt noch eine dünne Haut auf, das Plasmalemma. Dieses ist eine elastische Membran, deren Durchlässigkeit für verschiedene Stoffe von der Zelle regulierbar ist.

Wenn wir die Abb.2 betrachten, so bemerken wir sowohl bei dem urnenförmigen Bautyp (*Euglypha*) als auch bei dem kalottenförmigen (*Arcella*) eine Anzahl von Einschlüssen im Zytoplasma. Diese Einschlüsse bilden deutliche Zonen im Plasma aus. In einer lebenden *Euglypha* sehen wir den Kern als helle Kugel im oberen Teil des Zytoplasmas. Rings um den Kern befindet sich

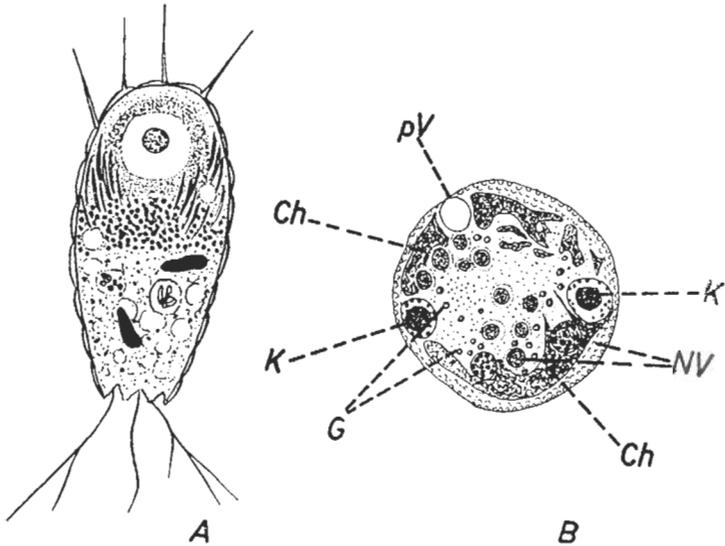


Abb.2. Testazeeen mit zonarer Gliederung des Protoplasten. A = *Euglypha acanthophora*. Der Kern mit dem Chromidium liegt terminal. In der Mitte sieht man die Stoffwechselzone mit Exkreten oder Reservekörnern, ferner mit Reserveplättchen und 2 pulsierenden Vakuolen. Die vordere Partie des Zytoplasmas ist grob vakuolisiert mit Einschlüssen aufgenommener Nahrungsbrocken. B = Schnitt durch eine *Arcella* mit ringförmigem Chromidium Ch, pV = pulsierende Vakuole, K = Kerne, NV = Nahrungsvakuolen, G = Granula. (A nach dem Leben; Original. B nach Khainsky, 1914)

ein unregelmäßig gestalteter, feinwabiger und fast hyaliner Körper, der sich mit basischen Farbstoffen genauso anfärbt wie der Kern. Dieser Körper heißt Chromidium und die Zone Chromidialzone. Unterhalb dieser Chromidialzone kommt es zu einer starken Konzentration der Einschlüsse. Hier häufen sich Reservestoffe oder Exkretkörner. Daneben sieht man Nahrungspartikel in Nahrungsvakuolen eingeschlossen. Ferner findet man in dieser Zone längliche gebogene Teilehen, die oftmals noch bis in die Chromidialzone reichen. Das sind Schalenplättchen, die hier als „Reserveplättchen“ für das Tochtertier aufgespeichert werden. Auch die pulsierenden Vakuolen beobachtet man in dieser mittleren Zone. Es ist also ein Gebiet intensiver Stoffwechselfvorgänge, welches Stoffwechselzone oder nutritorische Zone genannt wird. Unterhalb dieser Schicht ist das Zytoplasma hyalin oder vakuolisiert. Von hier geht die Bildung der Pseudopodien aus.

Diese drei Zonen des Zytoplasmas findet man bei vielen Testazeen. Sie sind nicht immer scharf ausgeprägt, was oftmals auch von dem physiologischen Zustand des Tieres abhängig ist. Das Plasma der Difflugien ist in der Regel nicht zoniert. Bei *Cyphoderia* hingegen beobachtet man sogar vier Zonen, da oberhalb des Kernes noch eine Körnchenzone liegt. *Arcella* als kalottenförmiger Typ weist eine ringförmig angeordnete Chromidialmasse auf.

2. Die Pseudopodien

Bei den Testazeen lassen sich drei Typen von Pseudopodien unterscheiden, die sehr wichtig für die Großeinteilung dieser Tiergruppe sind (Abb.3).

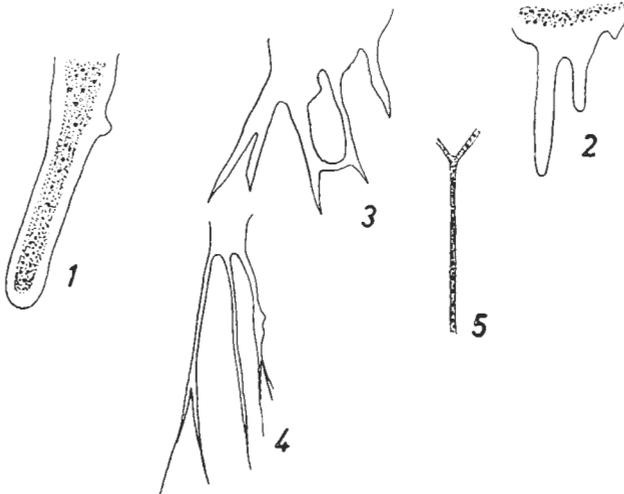


Abb.3. Typen der Pseudopodien. 1 = Endolobopodium, 2 = Exolobopodium, 3 = Retikuloloboses Pseudopodium, 4 = Filopodium, 5 = Rhizopodium. (1—4 Original, 5 nach de Saedeleer aus Defflandre, 1953)

- a) Lobopodien (lobose Pseudopodien). Sie sind lappenförmig und vorn abgerundet. In den meisten Fällen bestehen sie aus dem körnchenreichen Endoplasma, welches von einer Schicht Ektoplasma umgeben ist (Endolobopodien). Nur in wenigen Fällen (z. B. bei *Cochliopodium* und *Amphizonella*) sind sie rein ektoplastisch (Exolobopodien). Bei den Endolobopodien ist der Anteil von Endo- und Ektoplasma unterschiedlich. Eine besondere Form der Lobopodien sind die retikulolobosen Pseudopodien. Sie sind fingerförmig, vorn zugespitzt, rein ektoplastisch und oft verzweigt (Anastomosenbildung).
- b) Filopodien (filose Pseudopodien). Sie sind fadenförmig, hyalin und ausschließlich ektoplastisch. Unter dem Hellfeld-Mikroskop sind die Filopodien oft schwer zu erkennen; daher ist es günstig, sie im Dunkelfeld zu untersuchen. Bei *Chlamydomorphys* und *Lecythium* entspringen die Filopodien von einem Plasmakegel aus.
- c) Rhizopodien (retikulose Pseudopodien). Sie bilden ein netzartiges Geflecht fadendünnere Pseudopodien. Auch bei ihnen lassen sich zwei unterschiedliche Plasmaanteile erkennen, ein dünnflüssiges äußeres Rheoplasma und ein dickflüssiges inneres Stereoplasma. Die flüssige Außenschicht ist körnchenreich und bewegt sich sowohl schalenwärts als auch in entgegengesetzter Richtung. Diese „Körnchenströmung“ läßt sich sehr gut im Dunkelfeld beobachten. Die Strömung dient dem Antransport von Nahrung und dem Abtransport von unverdaulichen Abfällen. Die Rhizopodien nehmen ihren Ausgang oft von einem Pseudopodienstiel aus. Typisch sind diese Rhizopodien auch für die marinen Gruppen der Foraminiferen und Radiolarien.

Plasmafortsätze dienen nicht nur der Bewegung und Nahrungsaufnahme, sondern auch der Anheftung an die Schalenwand. Man nennt solche Fortsätze Epipodien (Abb. 1). Sie sind meist ektoplastisch und kommen nur bei einigen Formen vor. Arten mit Epipodien füllen mit ihrem Plasma nicht den ganzen Schalenraum aus. Dieser plasmafreie Schalenraum ist mit Luft gefüllt (Luftkammer). Allerdings gibt es auch Arten ohne Epipodien, die eine solche Luftkammer bilden können.

3. Der Zellkern

a) *Der Ruhekerne*. Der Kern der Testazeen ist kugelförmig, seltener oval, wie z. B. bei *Microchlamys*. Da er eine andere Lichtbrechung als das ihn umgebende Plasma hat, ist er im lebenden Tier als heller Fleck sichtbar. In seinem Inneren befinden sich kleine Körperchen, die Kernkörperchen oder Nukleolen. Ist nur ein großer Nukleolus vorhanden, so spricht man auch von einem Karyosom. Der Kern ist von einer Membran umgeben, die gerade bei vielen Testazeenarten im Leben sichtbar ist. In der Abb. 4 sind die verschiedenen Kernformen der Testazeen dargestellt. Fixiert und färbt man einen Kern, so erkennt man in seinem Inneren eine Netzstruktur. Bei *Arcella vulgaris* und *Diffugia lobostoma* kann man diese Netzstruktur sogar schon am lebenden Tier beobachten (Abb. 4). Die Knoten dieses Netzes färben sich kräftig an; man bezeichnet sie

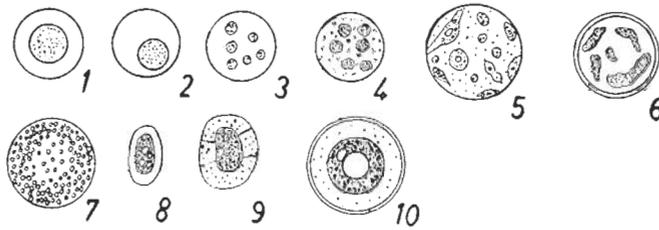


Abb. 4. Kernformen bei Testaceen (nach dem Leben gezeichnet). 1. Kern mit zentral gelegenem Nukleolus (*Tracheleuglypha dentata*); 2. Kern mit exzentrisch gelegenem Nukleolus (*Corythion pulchellum*); 3. Kern mit mehreren Nukleolen (*Tracheleuglypha acolla*); 4. Kern mit deutlich zu sehenden Chromatinknoten (*Diffflugia lobostoma*); 5. Kern mit unregelmäßigen und vakuolisierten Nukleolen (*Pontigulasia spectabilis*); 6. Kern mit wurstförmigen unregelmäßigen Nukleolen und mit deutlich zu sehender Kernmembran (*Trigonopyxis arcata*); 7. Kern mit zahlreichen und sehr kleinen Nukleolen (*Diffflugia littoralis*); 8. Ovaler Kern mit ovalem Nukleolus (*Diffflugia dujardini*); 9. Kern mit an Filamenten aufgehängtem Nukleolus (*Diffflugia binucleata*); 10. Kern mit ringförmigem Nukleolus infolge zentraler Vakuole (*Cucurbitella mespiliformis*). (Nach Darstellungen von Penard, 1902; Chardez und nach eigenen Beobachtungen)

als Chromatin. Die Verbindungen zwischen den Knoten heißen Linin oder Achromatin. Die Substanz, welche die Lücken dieses Netzes ausfüllt, ist der Kernsaft. Chromatin färbt sich mit basischen, Achromatin mit sauren Farbstoffen an. Die Nukleolen lassen sich oft mit basischen und sauren Farbstoffen anfärben.

Schneidet man ein kernloses Stück von einer Diffflugie ab, so bewegt es sich normal und nimmt auch Nahrung auf; doch wird diese schließlich unverdaut wieder ausgestoßen. Auch können sich kernlose Stücke niemals vermehren. Der Kern ist also für die Vermehrung und für verschiedene physiologische Funktionen unentbehrlich. Die Mehrzahl der Testaceen ist einkernig; doch gibt es auch Arten, die mehrere Kerne haben. So hat man bei *Arcella megastoma* bis zu 200 Kernen festgestellt. Neben den Arten mit einer unbestimmten Anzahl von Kernen gibt es Formen, die konstant zwei Kerne aufweisen, z. B. *Arcella discoides*, *Diffflugia binucleata* usw. In einigen Fällen wird die Anzahl der Kerne für die Abgrenzung der Arten benutzt. Auch Zahl und Lage der Nukleolen können systematisch von Bedeutung sein. So besitzt *Diffflugia lobostoma* zahlreiche periphere Nukleolen, während die sehr ähnliche *Diffflugia limnetica* nur einen zentral gelegenen Nukleolus aufweist.

b) Die Kernteilung. Die Vermehrung der Kerne geschieht durch die Kernteilung. Der verbreitetste Typ der Kernteilung ist die Mitose. Sie ist an die Bildung von Kernfäden oder Chromosomen gebunden, die durch Verschmelzung der Chromatinkörner entstehen. Die Chromosomen sind die eigentlichen Erbtäger des Kernes. Jede Art hat eine konstante Zahl von Chromosomen. Bei

den Testazeen ist es nur in wenigen Fällen geglückt, die Zahl der Chromosomen zu ermitteln. So besitzt nach Bělař (1921) *Rhogostoma schüssleri* (heute zur Gattung *Capsellina* gerechnet) 14 Chromosomen. *Chlamydomphrys major* hat nach dem gleichen Autor etwa 30 und *Ch. minor* etwa 15 Chromosomen. Die Konstanz der Chromosomen wird dadurch erhalten, daß die durch Verdoppelung der Chromosomen entstandenen Tochterfäden auf die beiden Tochterkerne exakt verteilt werden. Wir wollen uns den Ablauf einer typischen Mitose an dem Beispiel von *Euglypha* veranschaulichen (Abb. 5).

Der Ruhekern I hat in diesem Fall wurstförmige Nukleolen. In 2, 3 und 4 sehen wir, wie sich die Chromosomen herausbilden, gleichzeitig aber die Nukleolen aufgelöst werden. Diese Phase der Teilung heißt Prophase. Schon in der Pro-

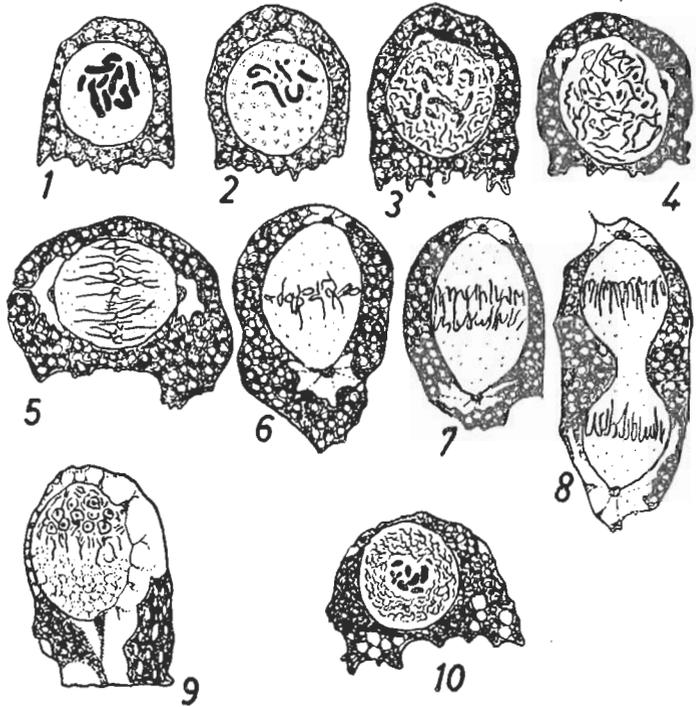


Abb. 5. Kernteilung von *Euglypha* spec. 1. Ruhekern; 2., 3., 4. Prophase. Die Chromosomen bilden sich heraus, die Nukleolen werden aufgelöst. Die Zentrosphären ordnen sich polar an; 5., 6. Metaphase. Die Chromosomen ordnen sich äquatorial an; 7., 8. Anaphase. Die Chromosomen haben sich verdoppelt und rücken nun zu entgegengesetzten Polen auseinander; 9., 10. Telophase. Es ist die Neubildung eines Kernes dargestellt. Die Nukleolen treten wieder auf. (Sublimatalkohol, Hämalaun. Nach Bělař, 1926)

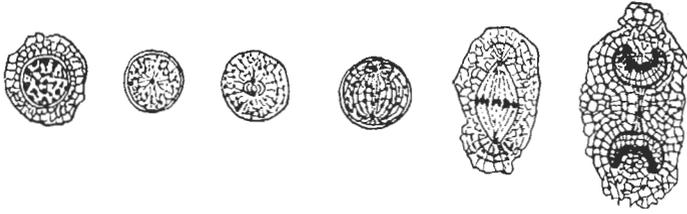


Abb. 6. Kernteilung von *Centropyxis aculeata*. Das Zentrosom liegt im Kern, so daß sich auch innerhalb des Kernes die Teilungsspindel ausbildet. (Nach Schaudinn, 1911. Aus Bělař, 1926)

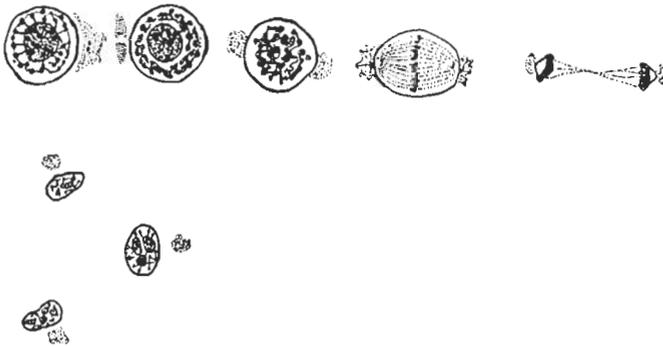


Abb. 7. Kernteilung von *Cochliopodiunklitzei*. Schon am Ruhekern ist das Zentrosom zu beobachten. (Mit Fuchsin gefärbt. Nach Arndt, 1924)

phase bemerkt man außerhalb des Kernes ein Körperchen, das Zentrosom. Dieses teilt sich. Die beiden Zentrosome wandern nun so lange, bis sie eine antipodiale Stellung einnehmen. In 5 und 6 haben sich die Chromosomen äquatorial angeordnet (Äquatorialplatte). Diese Phase heißt Metaphase. Inzwischen erscheint an den Zentrosomen die sogenannte Polstrahlung. Die Zentrosomen senden feine Fasern aus, die einmal von Pol zu Pol gehen und zum anderen an die Chromosomen anfassen (Zugfasern). Diesen Apparat nennt man die Spindel. Die durch Verdoppelung entstandenen Tochterfäden (Chromatiden) rücken nun auseinander (7, 8: Anaphase), so daß am Ende zwei Kerne mit der gleichen Chromosomenzahl entstehen (9, 10: Telophase). Während der letzten Phase entstehen wieder die Nukleolen, und die Chromosomen verschwinden.

Dieser Mitoseverlauf ist grundsätzlich bei allen Testazoen, die bisher darauf untersucht wurden, vorhanden. Es gibt eine Anzahl von Abweichungen, die aber, wie heute feststeht, das Prinzipielle des Verlaufes nicht betreffen. Diese Abweichungen sollen im folgenden kurz besprochen werden.

Centropyxis hat ein Zentrosom, welches nicht außerhalb, sondern im Inneren des Kernes liegt (Abb.6). In diesem Falle bildet sich also auch die Spindel im Kern aus (intranukleär). Bei *Cochliopodium klitzkei* ist das Zentrosom im Gegensatz zu *Euglypha* auch am Ruhekern sichtbar (Abb.7). Es gibt auch Arten, bei denen ein Zentrosom scheinbar fehlt. Scheinbar deshalb, weil man heute annimmt, daß für jede Teilung Polstrukturen vorhanden sein müssen, auch wenn sie sich durch Anfärben noch nicht sichtbar machen lassen. So hat man bisher bei einigen *Chlamydomorphys*-Arten, bei *Lecythium*, *Arcella*, *Diffugia mammilata* kein Zentrosom gefunden. In den Zentrosomen von *Cochliopodium klitzkei* beobachtet man noch ein sogenanntes Zentrosomkörperchen oder Zentriol. Doch sind heute viele Autoren der Ansicht, daß die unterschiedliche Differenzierung der Polstrukturen biologisch ohne Belang ist.

Eine nähere Erwähnung verdient die Gattung *Lecythium*. Sie stellt ein klassisches Objekt für die Untersuchung der Kernteilung bei Protozoen dar, weil man bei ihr die Teilung schon sehr gut am lebenden Tier beobachten kann.

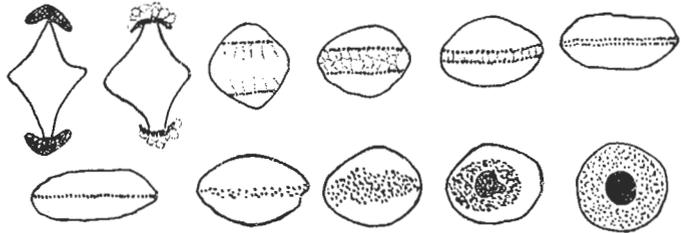


Abb.8. Kernteilung von *Lecythium hyalinum*. Zwischen den auseinanderweichenden Chromosomen in der Anaphase bilden sich Vakuolen. In der Telophase Auflösung der Kernmembran. (Nach dem Leben gezeichnet. Bělaf, 1921)

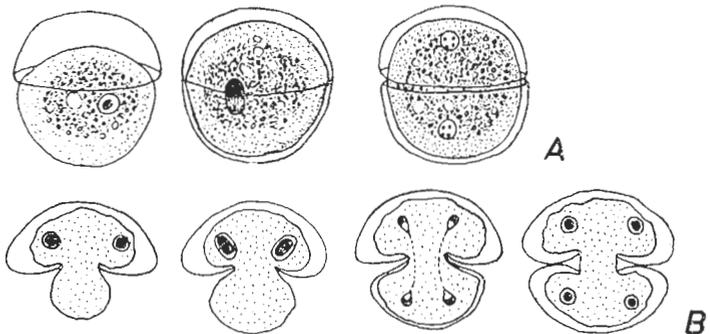


Abb.9. Kernteilungen ohne Auflösung des Nukleolus. A = *Pyxidicula operculata*; B = *Arcella vulgaris*. (A aus Doflein-Reichenow, 1953; B nach Deflandre, 1928)

Interessant ist bei *Lecythium* ferner, daß sich zwischen den auseinanderweichenden Chromosomen in der Anaphase Vakuolen bilden, welche sich vergrößern und die Chromosomen auseinanderzutreiben scheinen (Abb. 8).

Zu Beginn der Telophase löst sich bei *Lecythium* die Kernmembran auf. Bei *Cochliopodium aquarum* löst sich die Kernmembran sogar noch früher auf, während sie bei anderen Testazeen erhalten bleibt (z. B. *Euglypha*, *Chlamydomyces*, *Diffugia mammilata*, *Arcella vulgaris*, *Pyxidicula*). Die Nukleolen werden in den meisten Fällen während der Teilung aufgelöst. Bei *Arcella* und *Pyxidicula* bleiben sie aber erhalten und werden mitgeteilt (Abb. 9). In einigen Fällen ist die Persistenz des Nukleolus sogar ein taxonomisches Merkmal. So lassen sich *Chlamydomyces stercorea* und *Ch. schaudinni* dadurch systematisch trennen, daß sich bei der erstgenannten Art der Nukleolus im Laufe der Teilung nicht auflöst, während er bei der anderen Art verschwindet.

In der Testazeenliteratur findet man eine Fülle von Angaben, nach denen auch die Nukleolensubstanz Chromosomen ausbilden kann (Elpatiewsky 1907, Khainisky 1911, Dofflein 1916, Jollos 1917). Die genauen Untersuchungen von Bělař haben jedoch ergeben, daß diese Angaben auf Irrtümern beruhen. Auf die Funktionen der Nukleolen einzugehen, ist hier nicht der gegebene Ort, zumal die Testazeen für diese Untersuchungen keine Objekte abgegeben haben. Auch die Annahmen, daß bei einigen Testazeen das Karyosom an der Spindelbildung beteiligt ist oder zumindest aktiv in die Anaphase eingreift, haben sich nicht bestätigt.

Einige Autoren (Swarzewsky 1908, Breuer 1917, Ivanić 1936 u. a.) beschrieben eine multiple Teilung bei einer Reihe von Testazeenarten, nach der der Kern in mehrere Kerne zerfallen soll. Zum Teil beruhen diese Beobachtungen auf Verwechslungen mit Parasiten, irgendwelchen Partikeln oder auf pathologischen Erscheinungen. Breuer gibt an, daß eine multiple Teilung infolge einer krankhaften „Hypochromatizität“ der Kerne zustandekommen kann. Wirkliche gesicherte Nachweise multipler Teilung sind von Testazeen nicht bekannt.

Die Dauer der Phasen der Mitose sind für die einzelnen Arten unterschiedlich. Die Prophase dauert bei *Chlamydomyces* nur etwa 3 Minuten, bei *Euglypha* 40 Minuten. Die Metaphase dauert bei den gleichen Formen 21 bzw. 18 Minuten, die Anaphase 30 bzw. 6 Minuten und die Telophase 6 bzw. 100 Minuten. Bělař (1926) gibt noch einige Zeitangaben bei weiteren Testazeen an, die in ähnlichen Bereichen schwanken wie die hier aufgeführten.

Bei vielkernigen Arten teilen sich die Kerne alle gleichzeitig. Genauere Untersuchungen darüber liegen für *Diffugia binucleata* und *Arcella* vor.

4. Die Schale

Die Schale gehört zum wichtigsten Kennzeichen der Testazeen. Die Artenabgrenzungen werden in der Regel nach Schalenmerkmalen vorgenommen, obwohl, wie später noch erläutert wird, große Irrtümer damit verbunden sein können.

Die Vielzahl der Schalenformen läßt sich auf zwei Grundtypen zurückführen: die Urnenform (z. B. *Diffugia*) und die Kalottenform (z. B. *Arcella*). Der hypothetische Stammbaum (Abb. 71) veranschaulicht am besten die Abwandlungen dieser Grundtypen. Wir werden später die Formenfülle der Schalen als Anpassungen an die Lebensräume der Testazeen verstehen lernen und so ein gewisses Verständnis für die Mannigfaltigkeit der Schalen bekommen. Die urnen- und kalottenförmigen Arten lassen sich auf Formen mit veränderlicher Schale und Gestalt zurückführen, wie sie vornehmlich in der Gattung *Cochliopodium* angetroffen werden.

a) *Der Bau der Schalen.* Man unterscheidet zwischen Hüllen und Gehäusen. Die Hüllen liegen dem Plasmakörper eng an, während sich der Plasmakörper von der Gehäusewand zurückziehen kann. Hüllen finden wir noch bei *Cochliopodium*, *Amphizonella*, *Lecythium*, *Chlamydothryx* und einigen anderen Gattungen. Hüllen und Gehäuse werden von dem Plasmalemma abgeschieden. Es gibt *Cochliopodium*-Arten, die gewissen Nacktamoeben sehr ähnlich sehen. Aber auch diese Arten haben eine abgeschiedene Hülle und keine Verdickung des Ektoplasmas wie die erwähnten Nacktamoeben. Bei *Cochliopodium* kann die Hülle so dünn und deformierbar sein, daß sie von den Pseudopodien und den pulsierenden Vakuolen durchbrochen werden kann. Die Durchbruchstellen werden anschließend wieder geschlossen.

Die Schalen haben zum Durchtritt der Pseudopodien in der Regel eine Öffnung, das Pseudostom. Seltener sind mehrere Pseudostome ausgebildet (*Amphitrema*, *Diplophrys* und *Microcometes*).

Zwischen vorderem und hinterem Schalenteil kann ein perforiertes Diaphragma gespannt sein, so daß eine scheinbare Zweikanumerigkeit entsteht (*Pontigulasia*, *Centropyxis sylvatica*). Bietsame Hüllen können auch den ganzen Plasmakörper umschließen und kein definitives Pseudostom freilassen (*Microcorystia*). Auch bei *Lecythium* ist die Pseudostomgegend noch biegsam.

Die Schalen können Dornen (Ausstülpungen der Schale) ausbilden, wie bei *Diffugia*, *Arcella*, *Centropyxis*, und auch Stacheln, die nur von Schuppen ihren Ausgang nehmen, wie bei den Euglyphiden. Haarartige Gebilde kommen bei *Cochliopodium echinatum* und *Diaphoropodon* vor. Die Schale kann glatt oder gewellt sein (z. B. bei *Diffugiella crenulata*). Bei *Arcella* kann ein Kiel zwischen dorsalem und ventralem Schalenteil vorkommen (*A. artocrea*), bei *Nebela carinata* liegt der Kiel über dem dorsalen Schalenteil.

Vor dem Pseudostom ist bei einigen Arten ein Kragen ausgebildet, der taxonomischen Wert hat. Es lassen sich zwei Typen von Kragen unterscheiden; einmal entsteht er durch eine Ringfurche oberhalb des Pseudostoms (*Diffugia*, *Physochila*), zum anderen besteht er aus einem hyalinen Ring (*Nadinella*, *Campascus*).

Bei einigen Arten kann die Schale noch Porenöffnungen aufweisen. So kommt bei einigen Arzellen ein Porenkranz um das Pseudostom vor, ferner hat *Bullinularia* in der Nähe des Pseudostoms unregelmäßig verteilte Poren,

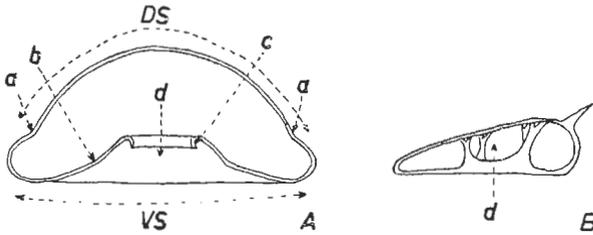


Abb. 10. Schalen mit eingezogenem Pseudostom. A = Arcella-Schale; DS = Dorsal-
seite; VS = Ventralseite; a = Ringfurche; b = präoraler Wall; c = Pseudostom-
röhre; d = Pseudostom. B = Schale von *Centropyxis delicatula*. Bei vielen Arten
der Gattung *Centropyxis* liegt das Pseudostom so weit exzentrisch, daß die vorderen
Pseudostomhalter nicht mehr ausgebildet werden können. (A nach Deflandre,
1928; B Original)

und einige *Nebela*-Arten haben an den Schmalseiten ihrer Schalen paarige
Öffnungen. Die Funktion dieser Poren ist unbekannt.

Das Pseudostom erfährt eine mannigfaltige Ausbildung, welche für die
Systematik von großer Bedeutung ist. Es kann in den Schalenraum einge-
zogen (*Arcella*, *Centropyxis*, *Cyclopyxis*) und sogar durch Verstreben an
der Schalenwand befestigt sein (*Centropyxis*) (Abb. 10). Meist ist das Pseudo-
stom endständig (acrostom), seltener seitwärts verschoben (pleurostom), wie
bei *Centropyxis* und *Trinema*. Die Schalenöffnung kann umgebogen sein, so
daß die Schale einen retortenförmigen Habitus erhält (*Cyphoderia*). Die Rän-
der des Pseudostoms sind bei *Nebela* und *Heleopera* zu Lippen verdickt.

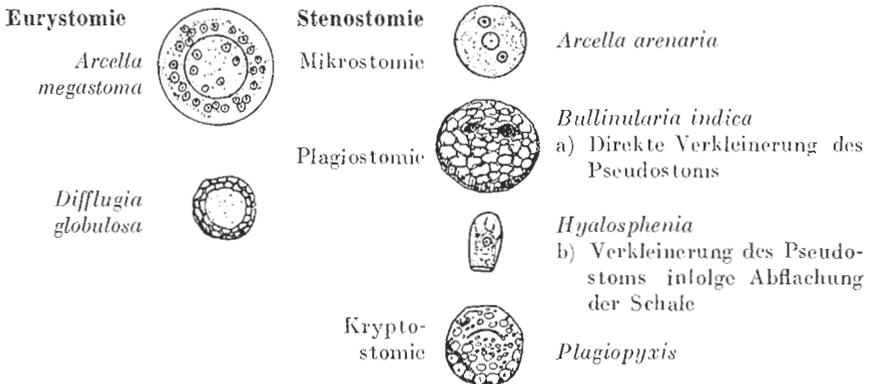


Abb. 11. Verkleinerungs- und Vergrößerungstendenzen der Pseudostome bei Testa-
zoen (Original)

Die Schalenöffnung selbst kann gezähnt, gelappt, polygonal, oval, spaltförmig oder kreisförmig sein. In der Öffnungsweite des Pseudostoms unterscheidet man zwischen Stenostomie und Eurystomie. Die Stenostomie ist die Tendenz zur Verkleinerung des Pseudostoms, die Eurystomie zur Vergrößerung desselben. Innerhalb der Stenostomie können wir wiederum unterscheiden:

- a) Mikrostomie. Darunter verstehen wir kleine radiärsymmetrische Pseudostome.
- b) Plagiostomie. Das Pseudostom wird verkleinert: Dies geschieht einmal durch Abflachung der Schalen und zum anderen durch die Spaltform der Öffnung nichtkomprimierter Schalen.
- c) Kryptostomie. Bei ihr liegt das Pseudostom unter einer Schalenlippe verborgen.

Die Mikrostomie kommt z. B. bei *Arcella arenaria* vor, die Plagiostomie bei *Nebela*, *Fuglypha* und *Bullinularia*, die Kryptostomie bei *Plagiopyxis callida*, *Centropyxis vandeli* usw. Die Ausbildung der Pseudostome hat, wie wir später erfahren werden, eine große ökologische Bedeutung (Abb. 11).

Die vom Tier abgeschiedene Schale besteht aus Pseudochitin. Dies ist ein einfacher Eiweißkörper (Albuminoid), welcher dem Keratin nahesteht. Einige Testazeenschalen bestehen nur aus Pseudochitin, sie sind einschichtig. Die meisten Arten haben jedoch zweischichtige Schalen, indem auf der Pseudochitinschicht noch vom Tier selbst erzeugte Bauelemente (Idiosomen) oder Fremdkörper (Xenosomen) aufgelagert werden. Unter den Xenosomen findet man Steinchen, leere Diatomeenschalen, Detritus, Pollen und andere Materialien. Die Idiosomen bestehen aus Kieselsäure. Nur *Paraquadrula* weist Kalkplättchen auf. Das Pseudochitin dient bei den Schalen mit Fremdkörpern zugleich als unterste Schicht und Kittmasse, die zwischen den Fremdkörpern wie in einer Kapillare aufsteigt (Abb. 12).

Die Idiosomen bestehen aus geformten Plättchen, können aber auch amorph sein. Solche amorphen Kieselemente sind von Quarz schwer zu unterscheiden, man nennt sie daher auch Pseudoquarze. Die Gattung *Diffugia*, von der man im allgemeinen annimmt, daß ihre Gehäuse weitgehend mit Quarzstückchen bedeckt sind, bildet häufig Pseudoquarze aus. So können die Schalen von *Diffugia fallax*, *D. lucida*, *D. lanceolata* und *D. globulosa* fast vollkommen mit

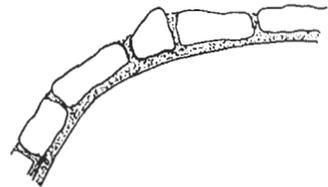


Abb. 12. Stück aus der Schalenwand einer *Diffugia*. Die Kittsubstanz ist punktiert, die Fremdkörper sind weiß gelassen (Original)

Pseudoquarzen bedeckt sein. In gekreuzten Nicols werden die Pseudoquarze unsichtbar, während die Quarze in allen Farben leuchten. Über die Bildung der Pseudoquarze ist man sehr wenig informiert. Man nimmt an, daß dem Pseudochitin Kieselsäure beigelegt ist, die beim Erstarren der Masse ausfällt. Penard (1902) vermutete, daß diese Kieselsäure aus den Panzern der aufgenommenen Kieselalgen stammt, und Awerintzew (1906) vertrat die Ansicht, daß die Testazeen in der Lage seien, aus dem Wasser Silikate aufzunehmen.

Zusammen mit Xenosomen kommen nicht nur amorphe Kieselclemente vor, sondern auch geformte, so bei *Heleopera*, *Nebela* und *Lesquereusia*. Es gibt aber auch reine Fremdkörperschalen und reine Idiosomenschalen (Euglyphiden). *Nebela* und *Heleopera* fressen häufig andere Testazeen und verwenden deren Idiosomen zum Schalenbau.

Das Pseudochitin ist völlig hyalin. Durch Eisensalze kann es braun (z. B. *Arcella*) und durch Mangansalze violett (z. B. *Heleopera*) gefärbt sein. Nur bei *Amphitrema* wird die Braunfärbung durch einen noch unbekannt organischen Stoff bewirkt. Seine Blaufärbung in Chlorzinkjodlösung weist auf eine zelluloseähnliche Verbindung hin.

b) *Die Haltbarkeit der Schalen.* Die Haltbarkeit der Schalen über längere Zeiträume hinweg ist für die einzelnen Gruppen, ja Arten, sehr unterschiedlich. Am besten erhalten sich die Schalen von *Amphitrema* und *Hyalosphenia*, fast gar nicht die von *Diffugia*. Die übrigen Schalen rangieren in ihrer Haltbarkeit zwischen diesen beiden Extremen. Subfossile Testazeenschalen findet man hauptsächlich in den Torfablagerungen. Der Chemismus der Hochmoore trägt sicherlich zur Erhaltung der Schalen bei. Hoogenraad (1936) gab eine Übersicht der bis zu der Zeit bekannten fossilen und subfossilen Testazeenfunde.

c) *Sekundäres Wachstum, Regeneration und Häutung.* Ein sekundäres Wachstum der Schale nach ihrer definitiven Entstehung ist bisher nicht beobachtet worden. Rhumbler (1891) hat auf Grund indirekter Beweise (Narbenbildung an den Schalen von *Arcella* und *Centropyxis*) auf sekundäres Wachstum geschlossen. Er hat sich später aber weitgehend revidiert. Kein Forscher hat bisher eine wachsende Schale beobachtet. Um eine starre Schale wachsen zu lassen, müßte sie vorher vom Tier erweicht werden, was offenbar die Fähigkeit der Testazeen übersteigt.

Auch eine Regeneration nach Beschädigung der Schale hat Rhumbler früher für möglich gehalten. Er stützte sich jedoch nur auf Indizien. Später hat er auch darüber seine Meinung geändert. Verworn (1888) schnitt Stücke aus der Schale von *Diffugia urceolata* und hat auch den Weichkörper vollkommen aus der Schale herauspräpariert. Die Tiere lebten in jedem Fall weiter, sammelten Baumaterial ein, regenerierten aber nie ihr Gehäuse. Auch in neuerer Zeit (Hegner, 1920) wurden Regenerationsexperimente an *Arcella* mit dem gleichen negativen Ergebnis durchgeführt.

Claparède und Lachmann (1858) beobachteten, wie eine *Arcella* ihr Gehäuse verließ und sich ein neues baute. Seitdem ist dieser Häutungsvorgang (Exuvation) oft in der Literatur erwähnt. Auch Penard beschrieb eine vermeintliche Exuvation. In neuerer Zeit ist es nie gelungen, exakt eine Exuvation nachzuweisen. Alle Tiere, die ihre Schale verließen, waren kurz vor dem Absterben oder krochen aus der Schale infolge ungünstiger Verhältnisse im Kulturwasser, bis auch sie schließlich starben (Rhumbler, 1891; Zuelzer, 1904). Verwoorn, der auf präparativem Weg erzeugte „nackte Difflugien“ lange Zeit beobachten konnte, bemerkte nie, daß sie wieder ein Gehäuse bauten. Wir müssen daher annehmen, daß eine normale Exuvation bei Testazeen nicht vorkommt. Die früheren Angaben beruhen offenbar auf einer Verwechslung mit der Teilung der Testazeen, die damals noch ungenügend bekannt war.

d) *Der Feinbau der Arzellenschale.* Die hexagonale Felderung der Arzellenschale hat schon früh das Interesse der Forscher auf sich gelenkt. Genauere Untersuchungen verdanken wir Awerintzew (1906b) und Khainisky (1911). Die junge Arzellenschale hat eine normale Pseudochitinschicht. Auf dieser Schicht sind unregelmäßige Kügelchen gelagert. Durch die Oberflächenspannung nehmen sie schließlich hexagonale Formen an. Dann dringt eine braune Substanz in die Wände ein, wodurch diese dicker werden. Da aber der Seitendruck automatisch stärker wird, werden die Kammern immer höher und regelmäßiger hexagonal. Die Kammern können schließlich auch aus der Schale herausfallen. Der flüssige Inhalt dieser Kammern ist bis heute chemisch unbekannt geblieben. Die braune Substanz, welche in die Kammerwände eindringt, soll nach Ansicht von Khainisky Eisensalze enthalten. Die Kammerwände sind von einem feinen Hohlraumsystem durchzogen (Abb. 13).

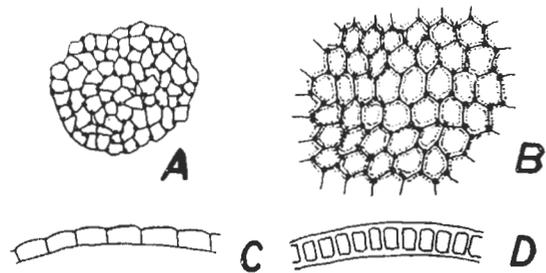


Abb. 13. Aufbau der Arzellenschale. A = Aufsicht auf eine frischgebildete Schale mit ihrer alveolaren Struktur; B = Aufsicht auf ein späteres Stadium mit hexagonaler Felderung; C = Querschnitt durch eine junge Schale; D = Querschnitt durch eine alte Schale. (Nach Khainisky, 1911)