

Zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte von *Volvox*.

Von

Prof. Dr. Sergius Kuschakewitsch †.

(Hierzu 14 Textfiguren und Tafel 20.)

Vorwort.

Von

Prof. Dr. N. Cholodny.

Im Sommer 1919 arbeitete ich an der nicht weit von Kiew liegenden Biologischen Station am Dnjepr, deren Direktor damals Prof. Dr. S. KUSCHAKEWITSCH war. Eine Zeitlang vordem machte Prof. Dr. S. KUSCHAKEWITSCH die bemerkenswerte Entdeckung, daß in der Entwicklungsgeschichte der drei europäischen *Volvox*-Arten ein neues Stadium (die sog. „Umstülpung“) stattfindet. Da ich in einem Zimmer mit Prof. Dr. S. KUSCHAKEWITSCH arbeitete, hatte ich mehrmals Gelegenheit diese interessanteste Erscheinung in vivo zu beobachten. Ich erinnere mich auch lebhaft an unsere Unterhaltungen, in welchen wir vorwiegend die Frage nach dem Mechanismus der „Umstülpung“ und nach deren Zusammenhang mit dem Problem der Zellenpolarität besprachen.

Prof. Dr. S. KUSCHAKEWITSCH hatte bis dahin hauptsächlich auf dem Gebiet der Spermatogenese der Metazoa gearbeitet. Da die Ukraine damals in den Flammen des Bürgerkrieges stand, glaubte er im Auslande günstigere Verhältnisse für seine neuen Forschungen finden zu können und hat Ende 1919 eine Reise über Odessa und Konstantinopel nach Prag vorgenommen.

Dabei nahm er den größten Teil seiner Notizen, die die *Volvox*-Arbeiten betreffen, mit. Unterwegs erkrankte er aber an Flecktyphus und starb im Februar 1920 in Konstantinopel. Alle von ihm mitgenommenen wissenschaftlichen Materialien sind verlorengegangen.

Als die Nachricht vom Tode Prof. Dr. S. KUSCHAKEWITSCH's nach Kiew gelangte, sorgten seine Freunde für die Veröffentlichung der von ihm hinterlassenen vorläufigen

Mitteilung über *Volvox*. Sie erschien 1923 in den Schriften der Ukrainischen Akademie der Wissenschaften (Phys.-Math. Klasse Bd. 1 S. 31).

Kurz darauf wurden die Ergebnisse, zu welchen Prof. Dr. S. KUSCHAKEWITSCH gekommen war, auch von anderen Forschern bestätigt (W. ZIMMERMANN, JANET).

Leider war damals die genannte Zeitschrift recht wenig verbreitet, weshalb die Originalarbeit von Prof. Dr. S. KUSCHAKEWITSCH sogar unter den Spezialisten, den Protistologen und Algologen wenig bekannt ist. Wegen technischer Schwierigkeiten konnte auch die in den nachgelassenen Papieren von Prof. Dr. S. KUSCHAKEWITSCH gefundene, in Farben ausgeführte Tafel, welche die wichtigsten Momente aus der Entwicklungsgeschichte von *Volvox tertius* darstellt, seinerzeit nicht veröffentlicht werden. Man war gezwungen sie durch schematische Textfiguren zu ersetzen.

Aus diesen Gründen hielt ich es für zweckmäßig, die einzige originale Mitteilung über die Feststellung Prof. Dr. S. KUSCHAKEWITSCH'S durch die erwähnte farbige Tafel ergänzt nochmals zu veröffentlichen. Es sollte mich freuen, wenn diese kleine, aber inhaltreiche und anregende Arbeit weitere Untersuchungen nach der vom Verf. angegebenen Richtung hervorrufen würde.

Möge nun die wiederholte Veröffentlichung dieser Mitteilung zugleich ein Kranz auf die verschollene Grabstätte des hervorragenden ukrainischen Gelehrten sein, der in voller Entfaltung seiner Lebenskräfte der schweren Not der Jahre 1914—1919 samt unzähligen Leidensgenossen zum Opfer fiel.

Biologische Station am Dnjepr, im Mai 1930.

I.

Bekannt ist das Interesse, welches die Volvocineen überhaupt beanspruchen, insbesondere aber die Gattung *Volvox*, die von Vielen an die Grenze zwischen den Protisten einerseits, und den Metazoa resp. Metaphyta andererseits, gestellt wird. Ich erinnere z. B. an die Rolle, welche die Entwicklungsweise von *Volvox* für die Vorstellungen über die Urform der Metazoa seinerzeit gespielt hat (s. besonders die „Plakulatheorie“ von BÜTSCHLI, 1884 und die „Genitogastrulatheorie“ von SALENSKY, 1886). Es wäre zu erwarten, daß die Entwicklungsgeschichte dieser wahrhaftig höchst interessanten Wesen gründlich untersucht sei. Um so mehr war ich überrascht, als ich schon bei der ersten flüchtigen Durchmusterung des lebenden Materials unter dem Mikroskop bei schwachen Vergrößerungen auf ein merkwürdiges Entwicklungsstadium der Parthenogonidien stieß, welches auffallender Weise meinen Vorgängern, unter denen Beobachter ersten Ranges zu nennen sind, entgangen war. Sie alle (s. besonders GOROSHANKIN, 1875, COHN, 1876, BÜTSCHLI, 1883, OVERTON, 1889) sind einig in der Beschreibung des Übergangs von dem sog. „Goniumstadium“ zum „Blastulastadium“. Nach allen diesen Verfassern tritt schon auf dem 8-Zellenstadium die Zusammenkrümmung der Zellplatte zur Kugelgestalt auf. Im Laufe der weiteren

Teilungsschritte soll dieser Zellverband als Teil einer sphärischen Oberfläche auftreten, wobei die von ihm umfaßte Höhle sich vertieft. Die Randzellen der ehemaligen Platte kommen einander immer näher, und bilden die Umgebung der Öffnung, welche in diese Höhle führt. Die Öffnung schließt sich kurz vor der Bildung der Cilien. Meine Beobachtungen zeigten, daß die Sache gar nicht so einfach ist. Bei allen drei von mir untersuchten Arten (*Volvox tertius*, *V. aureus* u. *V. globator*) war im Grunde ein analoger Vorgang zu beobachten, der aber etwas verschieden bei den zwei erstgenannten Vertretern einerseits und bei *V. globator* andererseits, verläuft. Da die Verhältnisse im ersten Fall einfacher sind, werde ich mit deren Beschreibung beginnen.

Betrachten wir den Embryo gegen das Ende der Furchung, so sehen wir die Öffnung der Hohlkugel (die ich im folgenden „Ostium“ nennen werde) vielfach kreuzförmig. Zwischen je zwei Arme des Kreuzes sind annähernd dreieckige Lappen des epithelialen Gewebes eingeschoben (Textfig. 1, Schema). An jedem Lappen können wir die Spitze und die Ansatzlinie unterscheiden. Die Lappenspitzen werden allmählich gegen das Zentrum der Hohlkugel gerichtet, indem die Lappen sich um die Ansatzlinie einwärts drehen. Das auf diese Weise erreichte Stadium ist auf der Taf. 20 Fig. A dargestellt, wobei zwei von den vier Randlappen durch die halb durchsichtige Hohlkugelwand hervortreten. Dann aber erfolgt die entgegengesetzte Bewegung der Randlappen, so daß ihre Spitzen auswärts gerichtet werden. Das Ostium erweitert sich dabei beträchtlich.

Nun findet eine Umstülpung der Hohlkugel statt. Dieser Vorgang beginnt am Ostiumrande und breitet sich von da immer weiter aus (Taf. 20 Fig. B u. D Profilbilder; Fig. C Ansicht vom ostialen Pole). Der Embryo wird bald einem Hut ähnlich. Indem der Prozeß vorwärts schreitet, wird die „Hutkrümpe“ immer breiter, der „Hutkopf“ aber niedriger (vgl. die Taf. 20 Fig. B u. D). Dann nähert sich die „Hutkrümpe“ dem letzteren, denselben allseitig umfassend. Der freie Krämperand zieht sich über dem Hutkopfscheitel zusammen, wobei die vier Randlappen im Profilansicht wieder deutlich auftreten (Taf. 20 Fig. E). Diese nähern sich gegenseitig und wachsen ihren freien Rändern entlang zusammen. Das Ostium schließt sich diesmal endgültig. Derzeit, wie die optischen Schnitte lehren, gleicht der Embryo auffallend der Invaginationsgastrula eines Metazoon. Deshalb nenne ich das betreffende Stadium „Pseudogastrula“ (Textfig. 2).

Nun geht ein Prozeß vor, den man mit dem Terminus „Evagination“ bezeichnen könnte. Das spaltförmige „Pseudoblastocoel“ erweitert sich, das „Pseudoentoblast“ wird ausgestülpt. Die „Pseudogastrula“ ist nun zu einer „Pseudoblastula“, d. h. zu einer geschlossenen Hohlkugel geworden, deren Wand aus einschichtigem Cylinderepithel besteht. Bald darauf fängt die Geißelbildung an.

Die soeben beschriebenen Metamorphosen des Embryos werden von Veränderungen der Struktur der Hohlkugelwand begleitet, wie

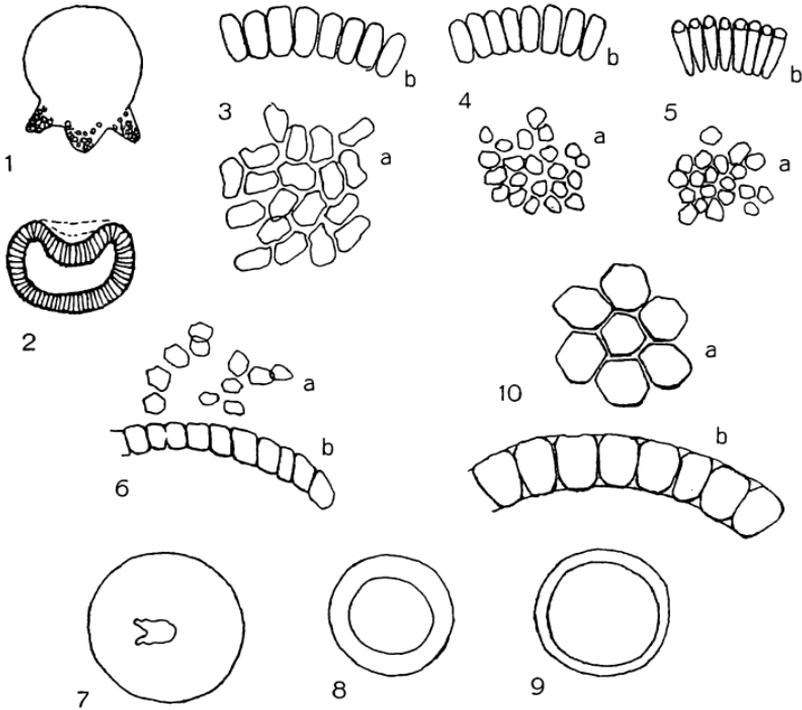


Fig. 1—10.

aus den Textfig. 3—6 (a und b) zu ersehen ist. Die a-Zeichnungen stellen optische Querschnitte einer Zellgruppe dicht unter der äußeren Kugeloberfläche dar, die b-Zeichnungen optische Längsschnitte einer Zellenreihe im Bereiche der Äquatorialebene. Alles mit der Hilfe des ABBÉ'schen Zeichenapparates bei derselben Vergrößerung am Lebenden gezeichnet. Die Textfig. 3 bezieht sich auf die primäre¹⁾ Hohlkugel vor dem Beginn des Umstülpungsvorganges, Textfig. 4 auf das Anfangsstadium desselben, Textfig. 5 auf die soeben entstandene sekundäre Hohlkugel, Textfig. 6 auf die

¹⁾ Im folgenden nenne ich die Hohlkugel vor der Umstülpung „primär“, die umgestülpte Hohlkugel „sekundär“.

selbe im Moment der Geißelbildung. Ein Vergleich der Textfig. 3 a u. 4 a einerseits, Textfig. 3 b u. 4 b andererseits, zeigt, daß die Querschnitte durch die Epithelzellen aus länglichen mehr isodiametral geworden sind, dabei aber wenigstens zweimal kleiner, während die Höhe derselben sich wenig verändert hat. Es ist wahrscheinlich, daß diese Zellen inzwischen eine Teilung durchgemacht haben, deren Teilungsfläche zur Kugeloberfläche normal gerichtet ist. Beim Übergang zum Stadium der soeben gebildeten sekundären Hohlkugel werden die Zellen bedeutend schmaler und höher (vgl. Textfig. 4 u. 5), dann aber viel niedriger und breiter gegen die Zeit der Cilienbildung (Textfig. 6).

Die entsprechenden Schwankungen der Größe des Embryos sind aus den Textfig. 7—9 zu sehen, die wieder mit Hilfe des Zeichenapparates bei derselben Vergrößerung gezeichnet wurden. Textfig. 7 bezieht sich auf das Stadium dicht vor dem Beginn der Umstülpung, Textfig. 8 gleich nach derselben, Textfig. 9 am Anfang der Cilienbildung. Man überzeugt sich, daß während des Umstülpungsvorganges eine bedeutende Verkleinerung des Embryos, dann wieder ein Zuwachs desselben stattfindet. Der soeben umgestülpte Embryo fällt auch durch seine viel dunklere Färbung auf.

An mit Borax-Karmin gefärbten und in Nelkenöl eingeschlossenen Totalpräparaten sind die Stadien vor der Umstülpung von denjenigen nach dieser leicht zu unterscheiden. Unmittelbar vor dem Beginn der Umstülpung haben nämlich die Zellen des Cylinder-epithels insofern eine polare Struktur, als ihre Kerne an dem einwärts gerichteten Zellende liegen, bilden also die tiefste Schicht der Hohlkugelwand. Nach der Beendigung des Prozesses sind die Kerne dicht an der Kugeloberfläche zu sehen.

II.

Wie schon ARTH. MEYER (1896) zeigte, werden bei *Volvox tertius* die Microgametenbündel in besonderen „Tochterkugeln“, oder besser zu sagen „Sohnkugeln“, gebildet. Nun fand ich, daß solche männliche Embryonen, noch vor dem ersten Anzeichen der Spermatogenese, durch die bedeutende Größe ihrer Zellen auffallen (Textfig. 10, Stadium gleich nach der Cilienbildung; Vergrößerung und Bedeutung der Bezeichnungen a und b dieselben, wie auf den Textfig. 3—6). Leider habe ich mir die Frage, ob diese „Sohnkugeln“ vor der Cilienbildung auch umgestülpt werden, erst im Spätsommer gestellt, wo sie nur selten auftreten. So konnte ich nicht den fraglichen Vorgang direkt beobachten. Da aber die Zell-

kerne auch hier an der konvexen Oberfläche der Kugelwand liegen, halte ich die Umstülpung auch in diesem Fall für wahrscheinlich.

Noch auf einen Punkt möchte ich hinweisen. Indem die Hutform des sich umstülpenden Embryos hervortritt, sieht die „untere“ Oberfläche der Krämpe (die also der inneren Oberfläche der primären Hohlkugelwand entspricht) wie zottig aus. Die Erscheinung kommt deshalb zustande, weil bei der allmählichen Umstülpung der Hohlkugel die Zellen der entsprechenden Zonen vorübergehend voneinander getrennt werden. In einer gewissen Entfernung von dem Umstülpungsrande nimmt die nunmehr äußere Oberfläche des Embryos wieder ein glattes Aussehen an.

Die Entwicklungsstadien von *V. aureus* von der Beendigung der Furchung bis zur Cilienbildung sind denjenigen von *V. tertius* so ähnlich, daß ich auf eine besondere Beschreibung derselben in dieser kurzen Mitteilung verzichten werde. Dafür ist es für *V.*

globator unerlässlich die entsprechenden Vorgänge zu schildern, da sie viele Eigentümlichkeiten aufweisen.

Gegen das Ende der Zellvermehrung ist die Hohlkugelwand äußerst dünn und durchsichtig, von blaß grüner Farbe. Soweit die Beobachtung in vivo lehrt, haben ihre Zellen eine längliche Gestalt und sind mit ihren Längsachsen tangential gerichtet. Nun verändert sich ein Bezirk der Kugelwand um den abostialen Pol herum

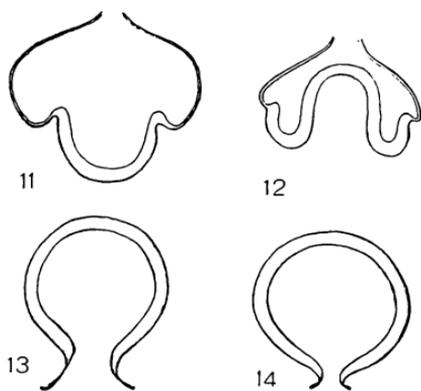


Fig. 11—14.

insofern, als seine Zellen sich normal zur Kugeloberfläche orientieren. Der betreffende Teil des Epithels wird dabei bedeutend dicker, dessen Krümmung größer. Entsprechend dem schmalen Gürtel der Übergangszellen verläuft zwischen dem unveränderten und metamorphosierten Kugelbereich eine tiefe Ringrinne (Textfig. 11). Im weiteren (Textfig. 12—14) kommen zwei Vorgänge gleichzeitig zum Vorschein. 1. Der verdickte, dunkelgrüne Bezirk breitet sich auf Kosten des dünnen, blaß grünen Teil der Sphäre aus, da immer neue Gürtel des letzteren die oben beschriebene Umordnung seiner Zellen erleiden. 2. Es findet eine allmähliche Invagination der abostialen Hälfte der Hohlkugel statt, wobei der eingestülpte Teil am Ende durch das Ostium durchgeht. Hiermit ist die Umstülpung

des Embryos vollzogen. Zu dieser Zeit ist der Prozeß der Umorientierung der Zellen noch nicht abgeschlossen. Der Embryo ist dabei einem Schnursack mit einem breiten freien Saum ähnlich. Nun würde der Bauch des Schnursackes dem verdickten, dunkelgrünen Teile des Gebildes, der freie Saum dem dünnen, blaßgrünen Teile, die Ansatzstelle des vermeintlichen Schnures dem Verlaufe der Ringrinne, welche die beiden Teile trennt, ähnlich. Der Zuwachs der verdickten Teile auf Kosten des dünn gebliebenen dauert fort, bald wird der freie Saum ganz unbedeutend, dann schwindet er endgültig, wobei auch das Ostium geschlossen wird. Wir haben eine sekundäre Kugel von gleichmäßiger Dicke vor uns.

Auch in diesem Fall finden sich jetzt die Kerne der normal zur Kugeloberfläche orientierten Zellen an deren äußeren Enden. Die Gesamtheit dieser Kerne erscheint auf optischen Äquatorialschnitten als ein schmaler farbloser Saum längs dem äußeren Rande der dunkelgrünen Hohlkugelwand.

III.

Also, bei den drei europäischen *Volvox*-Gattungen, die bis jetzt bekannt sind, findet die Umstülpung der Hohlkugel statt, die gegen das Ende des Furchungsprozesses entsteht, bevor deren Ostium geschlossen wird. Bei *V. tertius* und *V. aureus* beginnt dieser Vorgang am ostialen, bei *V. globator* am abostialen Pole.

Eine tiefere Analyse dieses Vorganges ist nur unter Anwendung von feineren cytologischen und experimentellen Methoden möglich. Vorläufig sind wir nur auf allgemeine Betrachtungen angewiesen, die in zwei Richtungen möglich sind: 1. der teleologischen und 2. der kausalen. Diese Betrachtungen können, selbstverständlich, nur eine provisorische, heuristische Bedeutung beanspruchen.

1. In der Literatur finden wir Angaben über eine dauernde plasmatische Verbindung zwischen jeder Parthenogonidie und den benachbarten somatischen Zellen, welche die Parthenogonidie umgaben, bevor sie noch zentralwärts gesunken war. Auch später verbleibt dieser Zusammenhang, da Plasmabrücken von denselben Somazellen der Mutterkolonie zu den Ostiumrandzellen des Embryos ziehen. Diese Verhältnisse in Erwägung ziehend, dürfen wir die Entstehung der Tochterkolonie als eine Art innerer Knospung unter Einstülpung eines Teiles der Wand der Mutterkolonie mit nachträglicher Trennung der ersteren von der letzteren deuten. Von diesem Standpunkte aus wäre anzunehmen, daß die innere Oberfläche der Tochterkugel zur Zeit der Beendigung des Furchungs-

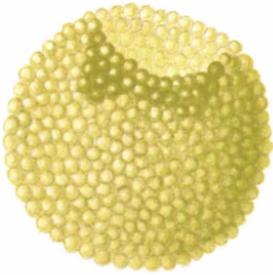
prozesses der äußeren Oberfläche der Mutterkugel entspricht. Damit die normalen Verhältnisse des Embryos zur Außenwelt sich wiederherstellen, ist eine Umstülpung desselben notwendig. Ist diese Überlegung richtig, so wäre es zu erwarten, daß während der Entwicklung der Zygote, die sonst, wie aus der Untersuchung von KIRCHNER bekannt ist, der Entwicklung der Parthenogonidie in den Hauptzügen gleicht, in der Tat keine Umstülpung der Hohlkugel stattfindet. Denn die Gameten sind jedenfalls als abgesonderte, selbständige primitive Organismen zu betrachten, und der Zygote steht es frei, während der Furchung ihre Baumaterialien auf beliebige Weise zu verteilen. Eine erneuerte gründliche Untersuchung der Zygotenentwicklung bei *Volvox* wird diesen Punkt erleuchten und auch auf die Frage, ob die ungeschlechtliche Fortpflanzung bei dieser Gattung eine regelrechte Parthenogenese oder ein eigentümlicher Knospungsprozeß sei, eine indirekte Antwort geben.

2. Bei der Zimmertemperatur 20—22° C wird die Umstülpung der Tochterkugel etwa binnen einer Stunde vollendet. Da die Zellteilungen bei *Volvox* verhältnismäßig langsam verlaufende Mitosen sind, ist es kaum denkbar, daß die oben beschriebenen Umgestaltungen des Embryos auf lokalisierte Zellvermehrung zurückzuführen sind. Nun soll nach OVERTON (1896) die Ausscheidung von intercellulärer Gallerte in die Frist zwischen der Beendigung der Furchung und dem Anfang der Cilienbildung fallen. Jetzt wissen wir, daß die Umstülpung des Embryos im selben Zeitraum geschieht. Unwillkürlich taucht der Gedanke auf, beide Erscheinungen seien in einem kausalen Zusammenhange. Nehmen wir an, daß bei *V. tertius* (oder *V. aureus*) auf dem Stadium der primären Hohlkugel die Ausscheidung einer im Wasser quellbaren Zwischensubstanz an den äußeren Enden der Cylinderepithelzellen beginnt, und zwar nicht auf der ganzen Kugeloberfläche, sondern sich zuerst im Bereiche einer engen adostialen Zone verbreitend, so ist es klar, daß gleichzeitig eine Umstülpung der entsprechenden Bezirke der Kugelwand zu erwarten wäre. Bei *V. globator* käme dagegen der abostiale Pol als Anfangsherd in Betracht. Die Richtigkeit dieser Vermutungen ist selbstverständlich nur durch Anwendung mikrochemischer Reaktionen zu prüfen.

Tafelerklärung.

Tafel 20.

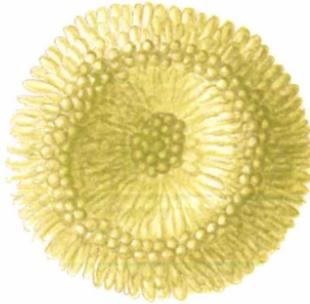
Fig. A—E. Verschiedene Stadien der Umstülpung bei *Volvox tertius*.



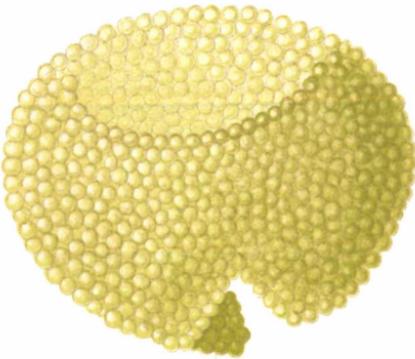
A



D



C



E



B

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Archiv für Protistenkunde](#)

Jahr/Year: 1931

Band/Volume: [73_1931](#)

Autor(en)/Author(s): Kuschakewitsch Sergius

Artikel/Article: [Zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte von Volvox. 323-330](#)