

Protozoenstudien.

Von

Robert Lauterborn.

(Aus dem Zoologischen Institut zu Heidelberg.)

I. Kern- und Zelltheilung von *Ceratium hirundinella* O. F. M.

Mit Tafel XII und XIII.

Die vorliegende Arbeit, welche die Kern- und Zelltheilung einer Dinoflagellate, des *Ceratium hirundinella* behandelt, ist ein Versuch, die im Herbst 1893 von der mathematisch-naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Heidelberg gestellte Preisfrage: »Es wird eine genaue Darstellung der Theilungsvorgänge, besonders derjenigen des Kerns, bei einem Vertreter aus der Gruppe der Mastigophoren gewünscht« zu lösen. Ich habe als Untersuchungsobjekt *Ceratium* in erster Linie darum gewählt, weil die eigenartigen Strukturverhältnisse, die der Dinoflagellatenkern im ruhenden Zustande darbietet, die genauere Erforschung der Theilungsvorgänge besonders wünschenswerth erscheinen ließen und weil die spärlichen über diesen Gegenstand bis jetzt vorliegenden Beobachtungen mir keineswegs genügend zu sein schienen; außerdem kam noch in Betracht, dass *Ceratium* mir während der ganzen wärmeren Jahreszeit in jeder beliebigen Menge zu Gebote stand.

Es drängt mich, meinem hochverehrten Lehrer Herrn Professor BÜRSCHLI auch an dieser Stelle meinen herzlichsten Dank auszusprechen für das lebhafteste Interesse, welches er dieser Arbeit stets entgegenbrachte.

Frühere Beobachtungen über Kern- und Zelltheilung der Gattung *Ceratium*.

Obwohl *Ceratium hirundinella* mit zu jener nicht unbedeutenden Zahl mikroskopischer Organismen gehört, deren Entdeckung

wir bereits der eifrigen Forscherthätigkeit des großen Dänen ORTO FRIEDRICH MÜLLER verdanken, so hat es doch länger als ein Jahrhundert gewährt, bis auch die Art und Weise der Fortpflanzung bei der Gattung *Ceratium* zum Gegenstand wissenschaftlicher Untersuchungen gemacht wurde¹. BERGH (2) war wohl der Erste, welcher in seiner 1881 erschienenen Arbeit über den Organismus der Cilioflagellaten die Zweitheilung bei Angehörigen der Gattung *Ceratium* erwähnt. Er fand nämlich bei nicht weniger als fünf Arten zuweilen einzelne Individuen, bei welchen eine Hälfte der Membran fehlte und bildete dieses eigenthümliche Verhalten bei *C. cornutum*, *C. hirundinella* und *C. fusus* auch ab. Allerdings bleibt für BERGH hierbei die Frage noch offen, ob derartige Fälle wirklich als Theilung, oder nicht vielmehr als Konjugation aufzufassen seien, wofür letztere Deutung ihm sogar noch wahrscheinlicher dünkt; aus seinen Figuren geht indessen mit Sicherheit hervor, dass er Individuen vor sich gehabt hat, welche in Rekonstruktion ihrer bei der Theilung abgegebenen Körperhälften begriffen waren. Ganz ähnliche Beobachtungen, wie die eben genannten, hatte bald darauf auch der verdienstvolle Erforscher der Protozoen STEIN (17) zu machen Gelegenheit. Er traf im Plankton bei Helgoland überaus häufig Exemplare von *Ceratium tripos* und *C. furca*, denen ebenfalls die eine Hälfte des Panzers fehlte, glaubte aber, dass es sich hier lediglich um Verstümmelungen handele, hervorgerufen durch den gewaltigen Wogenschlag am Strande. Das Verdienst, zuerst mit aller Schärfe die Theilung von *Ceratium* festgestellt zu haben, gebührt H. BLANC (4), welcher auf Grund seiner Untersuchungen an *C. hirundinella* 1884 aussprechen konnte, dass sich diese Form durch Theilung vermehrt und dass hierbei der Theilung der Zelle eine solche des Kerns vorausgeht. Die letztere verläuft nach seinen Angaben in folgender Weise: » La reproduction débute par la division en deux parties égales du nucléole primitif unique, contenu dans chaque noyau. . . Les deux moitiés du nucléole s'éloignent l'une de l'autre et le noyau prend une forme ovulaire régulière, sans que son contenu diffère de ce qu'il était auparavant. Puis le noyau s'étrangle en son milieu; cet étranglement s'accroît de plus en plus, si bien que le noyau apparaît comme formé de deux moitiés réunies entr'elles par une sorte de pont de substance nucléaire. En même temps que cet étranglement s'accroît, le noyau change de place, une de ses moitiés se trouve au-dessus de la ceinture, l'autre au-dessous. La membrane squelettogène présente à ce moment-là un sillon qui la divise et qui fait apparaître le *Ceratium* comme incom-

¹ Die früheren Angaben EHRENBERG'S und PERTY'S lasse ich hierbei als sehr unsicher außer Betracht.

plètement divisé en deux. La scissiparité n'est donc pas franchement longitudinale, encore moins transversale.«

Die eben angeführten Beobachtungen wurden, was Zelltheilung anbelangt, bald von BERGH und später von SCHÜTT (16) bestätigt; der Erstere schilderte (3) den Vorgang eingehend bei *Ceratium tripos* und gab für diese Form auch genau den Verlauf der Theilungslinie an, den übrigens BÜTSCHLI (6) schon früher aus BERGH's und BLANC's Angaben vollkommen richtig erschlossen hatte.

In neuester Zeit haben sich zwei Forscher gleichzeitig mit der Fortpflanzung der Dinoflagellaten beschäftigt, nämlich SCHILLING (15) und PÉNARD (14) (1894). Des Ersteren ausführliche Darstellung umfasst so ziemlich Alles, was bis zum Jahr 1894 über die Süßwasserperidineen bekannt geworden ist; sie enthält dabei zahlreiche eigene Beobachtungen, so auch eine eingehende Schilderung der Zelltheilung von *Ceratium cornutum*, die intra vitam verfolgt wurde. PÉNARD macht in seiner Arbeit einige Angaben über die Theilung von *C. hirundinella*, gleichfalls nach lebenden Exemplaren. Die Kerntheilung ist von keinem dieser beiden Autoren näher verfolgt worden; hier wie dort setzen die Beobachtungen in dem Punkte ein, wo bereits zwei vollständig getrennte Kerne im Inneren des *Ceratium* sichtbar sind.

Schließlich wäre der Vollständigkeit halber noch einer Angabe von O. ZACHARIAS (18) zu gedenken, nach welcher es ihm geglückt ist, »die unwidersprechlich klare Ansicht von indirekter Kerntheilung bei *Ceratium hirundinella*« zu finden. Ich werde bei der Schilderung meiner eigenen Beobachtungsergebnisse speciell auf diesen sowie auf den eben mitgetheilten Befund H. BLANC's zurückkommen.

Methode der Untersuchung.

Da *Ceratium* während der wärmeren Jahreszeit zu den gemeinsten Bewohnern der Altwasser und Teiche der Rheinebene gehört, so war die Beschaffung des Untersuchungsmaterials mit keinerlei Schwierigkeiten verknüpft: das feine Netz, einige Zeit durch die freien Wasserflächen gezogen, lieferte die Flagellate in jeder beliebigen Menge. Um *Ceratium* möglichst rein, d. h. ohne die zahlreichen in seiner Gesellschaft vorkommenden pelagischen Rotatorien und Crustaceen zu gewinnen, brachte ich im Inneren meines feinen Netzes ein zweites kürzeres Netz mit etwas größerer Maschenweite an, welches dann als Filter wirkte und alle Organismen von etwas bedeutenderen Dimensionen zurückhielt, während *Ceratium* ungehinderten Durchgang in das dahinter befindliche sehr engmaschige Netz fand. Ein derartiger kleiner Kunstgriff erwies sich als besonders vortheilhaft beim Fischen

während der Nacht, wo zahlreiche größere Crustaceen wie *Leptodora*, *Hyalodaphnia*, *Diaptomus* etc., welche am Tage im Allgemeinen mehr die Tiefe lieben, die obersten Wasserschichten bevölkern.

Beim Konservieren größerer Mengen von Untersuchungsmaterial hat sich folgendes Verfahren¹ am besten bewährt. Nachdem das Netz etwa fünf Minuten lang hinter dem Kahn dahingezogen worden ist, wird sein Inhalt möglichst rasch in ein weithalsiges Glas übergeführt, welches die Konservierungsflüssigkeit enthält. Als solche verwendete ich mit bestem Erfolge die FLEMMING'sche Chrom-Osmium-Essigsäure; neben dieser habe ich auch noch Pikrin-Schwefelsäure mit oder ohne Osmium, Sublimat in wässriger und alkoholischer Lösung, sowie 45%igen Jodalkohol versucht, doch gebe ich dem FLEMMING'schen Gemisch den Vorzug. In ihm verbleibt das Material etwa zehn Minuten; dann wird ausgewaschen, was am einfachsten und gründlichsten dadurch erreicht wird, dass man den Inhalt des Glases in das feinere Netz zurückgießt und dieses einige Zeit im Wasser nachzieht. Hierauf wird das Material in 35%igen Alkohol gebracht, der nach und nach durch 50%, 75%, 96%igen und schließlich durch absoluten Alkohol ersetzt wird; letzterem füge ich zum Extrahieren der Chromatophorenfarbstoffe sowie zur Entfernung des Fettes innerhalb der Zellen gewöhnlich noch einige Tropfen Schwefeläther hinzu und lasse das Ganze 24 Stunden (eventuell auf dem Wärmeschrank) stehen. Nach Verlauf dieser Zeit wird das Material durch 70% und 35%igen Alkohol in destillirtes Wasser übergeführt, worauf zur Färbung geschritten werden kann².

Zur Tinktion der chromatischen Elemente des Kerns diente mir fast ausschließlich das DELAFIELD'sche Hämatoxylin, welches weit aus die klarsten Bilder gab; man darf es indessen (besonders bei Material das durch H_2O_2 gebleicht wurde) nur kurze Zeit und nur in verdünnter Lösung einwirken lassen, da gerade der Kern von *Ceratium* sich sehr leicht überfärbt. Pikrokarmine, welches ich neben Hämatoxylin noch anwendete, färbt außer dem Kern auch das Protoplasma stets noch etwas mit und erweist sich dadurch als vortheilhaft beim

¹ Das hier angegebene Verfahren eignet sich auch sehr gut zur Massenkonservierung anderer Planktonorganismen und gestattet ein späteres histologisches Studium derselben; dies ist auch der Grund, wesshalb ich es etwas ausführlicher mitgetheilt habe.

² Sollten die Objekte durch zu langes Verweilen in der Chrom-Osmium-Essigsäure zu stark gedunkelt sein, so empfiehlt es sich sie vor der Färbung kurze Zeit in einer etwa 3%igen Lösung von Wasserstoffsuperoxyd (H_2O_2) zu bleichen. Dieses Verfahren erhöht auch in bedeutendem Maße die Tinktionsfähigkeit, welche gerade an mit Osmiumsäure behandelten Objekten oft viel zu wünschen übrig lässt.

Verfolgen der eigentlichen Zelltheilung. Die Aufbewahrung der Präparate erfolgte entweder in Glyceringelatine oder in Dammarlack; in letzterem wird der Panzer des *Ceratium* sehr stark aufgehell.

Bei der Suche nach Centrosomen erwies es sich als nöthig auch Schnitte durch Ceratien anzufertigen. Das hierzu bestimmte Material wurde aus dem absoluten Alkohol in sehr kleine Reagensgläschen gebracht und hier mit Chloroform übergossen, welches bald durch ein Gemisch von Paraffin und Chloroform ersetzt wurde. Nach vollständiger Verdunstung des Chloroforms im Wärmekasten wurde das Reagensgläschen vorsichtig zerschlagen und ergab auf seinem Boden Massen von *Ceratium* auf kleinstem Raume zusammengedrängt. Die mit dem Mikrotom hergestellten Schnitte waren meist etwa 0,003 mm dick und wurden entweder mit Kollodium-Nelkenöl oder einfach mit destillirtem Wasser auf den Objektträger aufgeklebt. Ihre Färbung erfolgte nach einem von HEIDENHAIN¹ angegebenen Verfahren: Zuerst Beizung mit einer 1 $\frac{1}{2}$ %igen Lösung von schwefelsaurem Eisenoxydammon, Auswaschen, 12—18 stündige Färbung in einer 0,5 %igen Lösung von Haematoxylinum purissimum, Ausziehen des überschüssigen Farbstoffes aus den überfärbten Schnitten durch die vorher gebrauchte Eisenlösung, Auswaschen in Wasser und Überführung in Balsam. Bei Anwendung dieser Methode färben sich im *Ceratium*-Kern besonders die Nucleolen sehr intensiv, während sie bei gewöhnlicher Hämatoxylinfärbung ohne vorherige Beize nur sehr blass hervortreten. Beiläufig mag noch bemerkt werden, dass die HEIDENHAIN'sche Methode sich auch noch bei anderen Objekten mit Vortheil anwenden lässt; in meinen Präparaten finden sich neben *Ceratium* ganz schöne Schnitte durch Rotatorien und Crustaceen; auch der Kern mehrerer Cyanophyceen (*Clathrocystis*, *Coelosphaerium*, *Anabaena*) tritt auf den Schnitten sehr deutlich hervor.

Schließlich brauche ich wohl kaum noch besonders hervorzuheben, dass auch die Untersuchung lebender Ceratien nicht versäumt wurde; das Anbringen von Wachsfüßchen an den vier Ecken des Deckglases ist hierbei absolut nothwendig, da beim geringsten Druck auf den zarten Organismus das Plasma blasenförmig aus der Geißelspalte hervorquillt

Bau, Kern- und Zelltheilung von *Ceratium hirundinella*.

Bevor ich zur Schilderung der Kern- und Zelltheilung übergehe, dürfte es angebracht sein, vorher in Kürze den Bau sowie die innere Organisation von *Ceratium hirundinella* zu schildern.

¹ M. HEIDENHAIN, Neue Untersuchungen über die Centrankörper etc. Archiv f. mikr. Anatomie. Bd. XLIII. (1894.) p. 423—758.

Gestalt und Variationen des Panzers. Der im Umriss ungefähr rhombische Körper der Flagellate ist dorsoventral abgeplattet und läuft in mehrere hornartige Fortsätze aus, welche der Gattung *Ceratium* ihr so charakteristisches Aussehen verleihen (Taf. XIII, Fig. 11—22). Vorn entspringt das ansehnliche, beim Schwimmen vorangehende Apicalhorn, welches am freien Ende abgestumpft ist und hier eine Öffnung, die Apicalöffnung, aufweist. Ihm gegenüber befindet sich das Antapicalhorn, welches gleich den links und rechts von ihm entspringenden, ungleich großen Seitenhörnern hinten zugespitzt ist. Die Mitte des Körpers umzieht eine Furche, die auf der ventralen Seite unterbrochen ist und eine im Leben sehr schwer sichtbare, undulirende Geißel in sich birgt. Eine zweite Geißel entspringt links auf der ventralen Seite in einer ziemlich tiefen, hinten etwas verbreiterten Spalte (»Geißelspalte«), welche sich vorn bis zur Querfurche erstreckt.

Wie bei der Mehrzahl der Dinoflagellaten setzt sich auch bei *Ceratium hirundinella* der Cellulosepanzer aus einer Anzahl polygonal gefeldeter Platten zusammen, welche eine für die Gattung charakteristische Anordnung zeigen. An der Bildung des vorderen Apicalhorns betheligen sich hier drei Platten, die drei Apicalia (Taf. XIII Fig. 21—22 ap_{1-3}), von STEIN Frontalia genannt, von denen die mit ap_1 bezeichnete ventrale der »Rautenplatte« der Peridininien entsprechen dürfte. Den vorderen Rand der Querfurche umsäumen ebenfalls drei Platten, welche BÜRSCHLI als Praeaequatorialia (pra_{1-3}), STEIN als vordere Basalia bezeichnet; ihnen gegenüber am Hinterende der Querfurche liegen drei Postaequatorialia ($psta_{1-3}$), die STEIN hintere Basalia nennt, von denen die erste und dritte gewöhnlich hornartige Fortsätze aufweisen.

Das hintere Horn besteht nur aus einer einzigen Platte, der Antapicalplatte (aap). Außerdem findet sich auf der Mitte der Ventralseite noch eine große, im Umriss ungefähr rhombische dünne Platte, die sog. »Mundplatte« (mp) STEIN's, welche auf ihrer Oberfläche mit sehr zarten Areolen versehen ist.

Die eben geschilderte Anordnung der Platten erweist sich als recht konstant, dagegen ist Länge und Richtung der postäquatorialen Hörner einem außerordentlichen Wechsel unterworfen, ein Umstand, der in erster Linie den so verschiedenen Habitus der zahlreichen Varietäten von *Ceratium hirundinella* bedingt. Jene Formen, welche in der Richtung der Querfurche sehr verbreitert sind, und bei denen die beiden mächtig entwickelten Seitenhörner unter beträchtlichen Winkeln vom Körper divergieren, sind durch alle nur denkbaren Übergänge wieder

mit ganz schmalen, dem marinen *Ceratium furca* im Umriss sehr ähnlichen Formen verbunden, bei welchen das linke Hinterhorn vollständig verschwunden ist und das rechte parallel mit dem mittleren großen verläuft. Ja in ganz vereinzelt Fällen sah ich die Reduktion der hinteren Hörner noch weiter fortgeschritten, indem daneben auch noch das rechte Seitenhorn verschwunden war, wodurch die betreffenden Exemplare in ihrer äußeren Gestalt etwas an das marine *Ceratium fusus* erinnerten¹.

Trotz der eben geschilderten sehr bedeutenden Variationsfähigkeit des *Ceratium hirundinella* lässt sich doch beobachten, dass die Individuen ein und desselben Wasserbeckens im Allgemeinen nicht sehr bedeutend in ihrer Körpergestalt differieren. Dagegen habe ich schon früher (43) durch regelmäßige Beobachtungen im Jahre 1891 und 92 eine ganz gesetzmäßige, zeitliche Aufeinanderfolge der verschiedenen Varietäten feststellen können: im Altrhein bei Neuhofen geht im Laufe eines Sommers die breite, hinten dreihörnige Form durch eine allmähliche Reduktion des linken Hinterhornes in die schmale zweihörnige über, welche im August und September fast ausschließlich gefunden wird. Auch in den Jahren 1893 und 94 sah ich diesen Vorgang in gleicher Weise wie früher sich abspielen.

Innere Organisation: Das Innere des Panzers ist bis zur Spitze der Hörner erfüllt mit Protoplasma, an welchem ich eine Differenzirung in Ekto- und Entoplasma nicht zu erkennen vermochte. In ihm, besonders in seinen peripheren Theilen, liegen zahlreiche Chromatophoren in Gestalt kleiner, rundlich-ovaler Scheibchen von gelblich-olivengrauer bis rein brauner Färbung. Sie sind besonders im eigentlichen Körper angehäuft, erstrecken sich aber auch noch bis etwa zur Mitte der Hörner, wo ihre Gestalt gewöhnlich mehr stäbchenförmig erscheint. Neben den Chromatophoren fallen durch ihren Glanz zahlreiche, verschieden große, farblose Kugeln auf, die durch ihre intensive Schwärzung in Osmium sich als Fett zu erkennen geben. Ihre Menge ist bei den verschiedenen Individuen großen Schwankungen unterworfen, indem die einen nur wenige kleine Kügelchen enthalten, während andere oft so vollständig damit erfüllt sind, dass ein Einblick

¹ Im Gegensatz zu diesen Reduktionen fand ich etwa drei- oder viermal Individuen, bei denen aus dem mittleren oder aus dem rechten Hinterhorn ziemlich ansehnliche sekundäre Hörner hervorgesprosst waren, wodurch jene also gabelförmig wurden. Außerdem kamen mir, wenn auch nur sehr selten, abnorme (aber lebende!) Exemplare zu Gesicht, bei denen das vordere Horn nicht wie gewöhnlich senkrecht zur Querfurche, sondern in Folge einer Knickung fast parallel mit dieser verlief.

in das Zellinnere sehr erschwert oder fast unmöglich gemacht wird. In sehr bedeutenden Mengen findet sich Fett in den charakteristischen gehörnten Cysten von *Ceratium*, welche ich von Ende August bis Ende Oktober — Anfangs sehr spärlich, später reichlicher — sich bilden sah. Von weiteren Inhaltsbestandtheilen wäre dann noch Stärke zu erwähnen, welche in Gestalt kleiner Körnchen auftritt; außerdem noch ein (selten mehrere) ziegelrother Öltropfen, gewöhnlich nahe der Basis des rechten Hinterhornes und schließlich als wichtigster Einschluss der das ganze Leben der Zelle beherrschende Kern¹.

Der Kern, welcher bei *Ceratium hirundinella* stets in der Einzahl vorhanden ist, besitzt einen mittleren Längsdurchmesser von etwa 0,030 mm und liegt gewöhnlich in der Höhe der Quersfurche, meist noch etwas vor derselben. Von Gestalt ist er im Allgemeinen ellipsoidisch, öfters auch etwas unregelmäßig, und dann gewöhnlich seicht eingebuchtet. In ruhendem Zustande erscheint bei lebenden Individuen sein Inneres zart gekörnt; nach passender Fixirung und Färbung lassen sich jedoch an ihm jene eigenartigen Strukturverhältnisse nachweisen, welche BÜTSCHLI (7) als charakteristisch für den Kern der Dinoflagellaten ermittelt hat.

Durch Beobachtungen früherer Forscher, z. B. ALLMAN (1), BERGH (2) und besonders KLEBS (12) war bereits erkannt worden, dass der Dinoflagellatenkern einen fädigen Aufbau besitzt, welcher bei einer ganzen Reihe von Formen im Leben ohne Weiteres deutlich hervortritt. BÜTSCHLI sah nun am Kern von *Ceratium tripos* ausnahmslos diese Fäden durch zarte Linien mit einander verbunden, wodurch der Kern ein sehr deutlich netzförmiges Aussehen bekam. Diese netzförmige Anordnung der Gerüstsubstanz zeigt sich aber nur bei einer bestimmten Lage des Kernes; wird er aus dieser durch eine Drehung um 90° gebracht, so erscheint sein Inneres nur durchzogen von annähernd parallelen, schwach varikösen Fäden. Daraus schließt BÜTSCHLI, dass die zarteren Verbindungsfäden zwischen den Querschnitten der Kernfäden nicht eigentlich fädige Bildungen sind, »sondern die optischen Durchschnitte von zarteren Lamellen, welche sich zwischen den Kernfäden in ihrer ganzen Länge ausspannen. . . . Aus diesen Betrachtungen würde sich also ergeben, dass der Bau dieser Kerne nicht ein fädiger, sondern ein wabiger ist. Der Kern erwies sich zusammengesetzt aus von dünnen Scheidewänden gebildeten, drei- bis mehrseitigen Waben, deren Kanten

¹ Neben dem ebengenannten Inhaltskörper finden sich im Plasma der Ceratien häufig jene parasitären Einschlüsse, deren wahre Natur immer noch nicht befriedigend aufgeklärt ist, trotzdem sie schon von vielen Beobachtern wahrgenommen worden sind.

fadenartig verdickt und deren Hohlräume von einer helleren schwächer brechenden und wenig färbbaren Masse, dem sog. Kernsaft erfüllt sind«. Die Größe der Waben fand BÜTSCHLI sogar bei ein und derselben Art sehr verschieden: von Kernen mit weitem und überaus deutlichem Netzwerk kamen alle Übergänge bis zu Kernen mit äußerst feinnetziger Struktur zur Beobachtung. Die letztere weist nun auch der Kern von *Ceratium hirundinella* auf.

Betrachtet man nämlich einen mit Hämatoxylin gefärbten vollständig ruhenden Kern bei sehr starker Vergrößerung, so erscheint sein Inneres gleichmäßig erfüllt von einem zarten, sehr regelmäßigen und sehr engmaschigen Netzwerk, welches wir in Übereinstimmung mit BÜTSCHLI's oben dargelegter Auffassung als den optischen Durchschnitt eines sehr feinen Wabenwerkes zu betrachten hätten. Die Knoten dieses Netzwerkes, also die Stellen, wo die Waben zusammenstoßen, erscheinen verdickt und stärker gefärbt; es machte mir oft den Eindruck, als wenn hier noch kleine Körnchen eingelagert wären. An der Peripherie des Kernes ordnen sich die Waben in Form einer Alveolarschicht öfters radiär an und Ähnliches lässt sich mitunter auch deutlich um die Nucleolen herum beobachten. Die Wandungen dieser randlichen Waben müssen auch das Kerninnere gegen das umgebende Cytoplasma abgrenzen, da eine distinkte Kernmembran sich nicht nachweisen ließ, trotzdem BLANC (4, p. 4) gerade für *Ceratium hirundinella* das Vorkommen einer solchen mit Bestimmtheit behauptet.

Zu den nie fehlenden Einschlüssen der Kerne der von mir beobachteten Ceratien gehören rundliche oder mehr ovale Nucleolen, deren Zahl jedoch bei den verschiedenen Individuen Schwankungen unterworfen ist: bald ist nur ein einziger Nucleolus vorhanden, bald sind es deren zwei, ja mehrere Male sah ich sogar drei und vier. Letztere Anzahl fand sich an Kernen, deren Struktur noch ganz das Bild des ruhenden Zustandes darbot; ich betone dies besonders darum, weil nach BLANC's im Eingang dieser Arbeit mitgetheilten Angaben nur ein einziger Nucleolus vorhanden sein soll, mit dessen Theilung auch die Theilung des Kernes ihren Anfang nähme. Die Lage der Nucleolen ist entweder inmitten des netzigen Gerüstwerkes oder — und dies sogar sehr häufig — hart am Rande des Kernes, manchmal sogar über dessen Begrenzung nach außen etwas vorspringend. Diese randlich gelegenen Nucleolen, welche meist die in meiner Figur (Taf. XII, Fig. 4) wiedergegebene Form besitzen, sind öfters symmetrisch angeordnet, indem beide entweder an den schmalen Seiten oder an den breiten Seiten des Kernes einander gegenüber liegen.

Neben sehr zahlreichen Kernen mit der eben geschilderten sehr

feinnetzigen Struktur fand ich aber auch andere, welche eine anscheinend mehr fädige Struktur besaßen; sie machten ganz den Eindruck als wenn sie im Übergang zu einem »Knäuelstadium« begriffen wären, obwohl ihre Größe noch genau diejenige des ruhenden Kernes war. Eine Abbildung von ihnen findet sich auf Taf. XII, Fig. 9 und 10 und zeigt ein und denselben Kern bei höherer und tieferer Einstellung. Hier ist das Kerninnere durchzogen von deutlichen intensiv sich färbenden Fäden, welche an verschiedenen Stellen im einander parallelen Verlaufe auch die Begrenzung des Kernes gegen das umgebende Plasma bilden. Wie ein Blick auf die beiden Abbildungen lehrt, ist hierbei die Richtung der leicht geschlängelten Fäden in verschiedenen Ebenen theilweise recht verschieden, wenschon sich nicht verkennen lässt, dass die Mehrzahl derselben annähernd parallel der kürzeren Kernachse sich hinzieht. Was den feineren Bau dieser Fäden anbelangt, so ließ sich ermitteln, dass sie keineswegs homogen sind; sie lassen nämlich in regelmäßigen Abständen dunkler gefärbte Punkte und öfters auch ganz leichte Varikositäten erkennen, von welchen man an günstigen Stellen sehr zarte Verbindungslinien zu den benachbarten Fäden verlaufen sieht. Es scheint demnach auch hier der netzig-wabige Bau gewahrt zu sein.

Im Anschluss an den Kern ist vielleicht hier der beste Platz, um der Ergebnisse meiner Suche nach Centrosomen¹ zu gedenken. Ich hatte hierbei bis jetzt einen negativen Erfolg; weder am ruhenden, noch am sich theilenden Kern wollte es mir gelingen, einen Körper nachzuweisen, welcher sich mit einiger Sicherheit als Centrosom ansprechen ließe, trotzdem ich hierbei Methoden zur Anwendung brachte, die sonst ausgezeichnete Resultate zu ergeben pflegen. Ich habe gerade auf den Nachweis eines Centrosoms bei *Ceratium* viel Zeit und viele Mühe verwendet, weil kürzlich O. ZACHARIAS (18) dasselbe bei einer anderen Dinoflagellate beobachtet haben will. Er behauptet nämlich bei *Peridinium tabulatum* ober- und unterhalb des Kernes je ein rundes, scharf umschriebenes Körperchen wahrgenommen zu haben, welches den Farbstoff in bedeutend schwächerem Grade aufzunehmen scheint als der Kern und glaubt, dass die Deutung dieser Körper als Centrosome »nach ihrem Aussehen und ihrer Lage im Zellkörper« gerechtfertigt sei. Die seiner Arbeit beigegebene, recht skizzenhafte Abbildung zeigt nun auch wirklich vor und hinter dem (anscheinend noch ruhenden) Kern einander gerade gegenüber diese beiden Körper, deren

¹ Bei der Sichtbarmachung von Centrosomen hat sich bei meinen Untersuchungen an Diatomeen besonders die von HENNEGUY angegebene Methode bewährt; an Schnitten von *Ceratium* gelangte daneben auch noch das HEIDENHAINsche Verfahren (s. Untersuchungsmethoden!) zur Anwendung — beide ohne Erfolg.

Durchmesser fast eben so viel beträgt, als der Durchmesser des Kernes von vorn nach hinten; sie, wie auch der Kern, sind von einem gemeinschaftlichen hellen Hofe umgeben gezeichnet, über dessen Bedeutung ich vollständig im Unklaren bin. Da ich nun zufällig im Besitze zahlreicher gut konservirter und gefärbter Präparate¹ von *Peridinium bipes* Stein (welches dem *Peridinium tabulatum* Ehrb. nahe verwandt ist) bin, so habe ich dieselben natürlich einer eingehenden Durchmusterung unterzogen — ich kann aber versichern, dass ich nichts habe finden können, was sich mit den ZACHARIAS'schen angeblichen »Centrosomen« vergleichen ließe. Man sieht zwar in vielen Peridinien schwach gefärbte, von einem vacuolenartigen Raum umschlossene kugelige Körper, deren Zahl, Größe sowie Lage im Inneren der Zelle aber keineswegs konstant, sondern im Gegentheil sehr wechselnd ist. Es sind dies jene merkwürdigen parasitischen Einschlüsse, welche bereits von verschiedenen Beobachtern wahrgenommen worden sind; indessen glaube ich kaum, dass sie bei einer auch nur einigermaßen gründlichen Untersuchung zu einer Verwechslung mit Centrosomen Veranlassung geben. Ich muss somit die Richtigkeit der auch an und für sich nicht sehr wahrscheinlichen Beobachtung von O. ZACHARIAS zum mindesten so lange bezweifeln, bis von kompetenter Seite eine Bestätigung derselben erfolgt.

Kerntheilung. Die Theilung des Kernes erfolgt während der Nacht, ungefähr von Mitternacht ab bis gegen Morgens 8 Uhr (nach Beobachtungen im Juli); später am Tage finden sich Kerntheilungen jedenfalls nur noch sehr sporadisch. Dagegen geht im Laufe der Vormittagsstunden die Theilung der Zelle vor sich; um diese Zeit findet man oft ziemlich häufig jene scheinbar verstümmelten Individuen, welche in Rekonstruktion ihrer bei der Theilung abgegebenen Zellhälften begriffen sind (Taf. XIII, Fig. 16—20). In meinen Kulturen habe ich übrigens bei kühlem Wetter noch um 4 Uhr Nachmittags vereinzelt Zelltheilungen beobachtet. Es findet sich somit bei *Ceratium hirundinella* ein ähnliches Verhalten wie bei dem marinen *Ceratium tripos*, bei dem nach BERGH (3) die Kerntheilung ebenfalls zur Nachtzeit stattfinden muss, da die von ihm bei Sonnenaufgang (4 $\frac{1}{2}$ —5 Uhr) gefischten Individuen bereits zwei von einander entfernte und vollkommen getrennte Kerne besaßen.

Auch SCHILLING (45) giebt an, dass er am Vormittag fast eines jeden nur einigermaßen heiteren Tages in der Zeit von 8—12 Uhr Theilungsstadien (der Zellen) von *Ceratium cornutum* aus dem Wasser ziehen konnte. Man braucht somit keineswegs mit O. ZACHARIAS anzu-

¹ Dieselben lassen z. B. noch auf das deutlichste die bandförmige Quersfurchengeißel erkennen.

nehmen, dass der Kerntheilungsvorgang besonders rasch verläuft — man muss eben nur zur richtigen Zeit fischen, dann wird man auch ohne Schwierigkeit in den Besitz aller Phasen der Kerntheilung gelangen.

Es ist jedenfalls nicht ohne Interesse, dass auch bei anderen holophytisch sich ernährenden Organismen die Theilung des Kernes bei Nacht vor sich geht. Bei *Euglena* z. B. beobachteten BLOCHMANN und KEUTEN(6) in ihren Kulturen den Anfang der Theilungen gegen Abend, was ich für *Euglena* dieses bestätigen kann, bei der ich des öftern in Theilung begriffene Individuen fand und zwar in Material, welches während der Nacht oder gegen Morgen abgetödtet worden war. Weiterhin giebt STRASBURGER für *Spirogyra* an, dass bei ihr die Theilung meist zwischen 11—1 Uhr Nachts stattfindet; bei Diatomeen habe ich selbst die meisten Theilungen in den frühen Vormittagsstunden gefunden. Es scheint demnach, dass bei den genannten Organismen die Vorgänge im Inneren der Zelle, welche den eigentlichen Anstoß zur Theilung des Kernes geben, besonders wirksam sind zu der Zeit, wo beim Fehlen des Sonnenlichtes die eigentliche Assimilation ruht.

Das erste Anzeichen, dass der Kern von *Ceratium hirundinella* sich zur Theilung anschickt, besteht darin, dass er — wohl in Folge osmotischer Vorgänge — sein Volumen vergrößert. Hand in Hand hiermit geht eine allmähliche Veränderung der Struktur, welche Anfangs wenig ausgesprochen erscheint, später jedoch immer deutlicher hervortritt. Das im ruhenden Zustand sehr feinmaschige Gerüstwerk wird gröber und unregelmäßiger; die gleichmäßige Anordnung des Netzwerkes geht verloren und man sieht dafür den Kernraum durchzogen von zahlreichen, oft ziemlich stark geschlängelten Fädchen, welche sich in der mannigfachsten Weise kreuzen. Indessen lassen sich auch hier zwischen den Fäden noch sehr zarte Verbindungen erkennen, der Bau des Kernes wäre also noch netzig-wabig; ja ich glaube sogar annehmen zu dürfen, dass dieser Bau auch auf allen späteren Stadien gewahrt bleibt, da sich auch auf diesen zwischen den stärker gefärbten Fäden — wenigstens an günstigen Stellen — des öftern zarte Verbindungsfäden nachweisen lassen. Das Bild {von geschlängelten Fäden dürfte hierbei dadurch zu Stande kommen, dass die Wände der benachbarten hinter einander angeordneten Waben streckenweise stark verdickt und in ihrem Verlaufe hin und her gebogen sind. An verschiedenen Stellen beginnen nun weiterhin die Fäden einen mehr gestreckten Verlauf parallel der kürzeren Kernachse anzunehmen; dazwischen finden sich aber Bezirke, welche noch ein ganz verworren-knäueliges Aussehen besitzen. Der Nucleolus ist hierbei innerhalb des Gerüstwerkes oder

am Rande sichtbar; in ersterem Falle erschien er bei mit Pikrokarmin gefärbten Präparaten oft etwas in die Länge gezogen.

Schon auf diesem Stadium beginnt der Kern langsam seine Lage zu verändern, um eine ganz bestimmte Stellung einzunehmen, welche er während des ganzen Verlaufes der Theilung beibehält. Er orientirt sich nämlich innerhalb der Zelle so, dass seine kürzere Achse (die spätere Theilungsachse) unter einem Winkel von etwa 45° zur Quersfurche geneigt ist; ausnahmslos verläuft hierbei die Theilungsachse von links oben nach rechts unten¹. Durch die Richtung der Theilungsachse ist auch der Verlauf der späteren Theilungsebene genau vorgezeichnet und damit auch bestimmt, welche Theile des weichen Zellleibes sowie des Panzers jedes der bei der Theilung aus einander weichenden Tochterindividuen mit sich nimmt. Es lässt sich somit der eigenthümliche schiefe Verlauf der Theilungslinie bei *Ceratium* zurückführen auf die schiefe Stellung des Kernes, welche dieser bei seiner Theilung einnimmt. Dass es sich hier um ein ganz gesetzmäßiges Verhalten handelt, geht auch aus den Abbildungen BERGH's (3) von *Ceratium tripos* hervor, wo eine die beiden getrennten Tochterkerne verbindende Linie genau mit dem Verlauf der Theilungsachse bei *Ceratium hirundinella* zusammenfällt; außerdem hat BERGH noch ausdrücklich erwähnt, dass die von ihm gezeichnete Lage der Tochterkerne ganz konstant sei — es muss somit auch hier der Kern bei seiner Theilung stets eine ganz bestimmte Stellung im Zellinneren einnehmen.

Mit der Veränderung der Lage des Kernes schreitet auch die Umbildung des Gerüstwerkes in seinem Inneren weiter fort. Das verworrenknäuelige Aussehen, welches der Kern auf dem vorhergehenden Stadium (Fig. 2) noch streckenweise darbot, verschwindet allmählich mehr und mehr und macht einer faserigen Anordnung der Fäden annähernd parallel der Theilungsachse Platz. Auf diese Weise kommt schließlich das Stadium des »Faser-Knäuels« zu Stande, welches ich auf Fig. 3 mit möglichster Sorgfalt darzustellen versucht habe. Das Volumen des Kernes erscheint gegen dasjenige des ruhenden Kernes stark vergrößert und die ursprünglich ovale Gestalt ist in diejenige eines Doppeltrapezes übergegangen. Im Inneren bietet der Kern ein deutlich faseriges Ansehen dar, welches dadurch hervorgerufen wird, dass die zahlreichen leicht geschlängelten Fäden in annähernd parallelem Verlaufe von einem »Pol« zum andern ziehen. Die »Polflächen« sind abgestutzt und sehr breit, in ihrer Ausdehnung jedoch nicht ge-

¹ Da meine Figuren der Kerntheilung alle von der Ventralseite gezeichnet sind, so ist hier rechts und links gerade umgekehrt.

radlinig, da an verschiedenen Stellen die Kernfäden mehr oder weniger stark vorspringen. Der feinere Bau der letzteren ist — abgesehen davon, dass sie etwas dicker und gröber erscheinen — noch so wie auf dem vorigen Stadium; auch hier erscheinen sie in ihrem Verlaufe in regelmäßigen Abständen dunkler und heller gefärbt und lassen an den dunklen Partien stellenweise zarte Verbindungsfäden zu den benachbarten Fäden erkennen. Ob sie an den »Polen« umbiegen und denselben Weg wieder zurücklaufen, also wirkliche Schleifenform besitzen, konnte ich nicht mit Sicherheit feststellen, es erscheint mir auch nicht sehr wahrscheinlich. Einen Nucleolus habe ich auch auf diesem Stadium noch deutlich wahrnehmen können: Fig. 3 zeigt einen solchen, welcher als dunkel gefärbte Kugel an einem der beiden Pole, oft aber in einer Einbuchtung gelegen ist.

An Präparaten, die mit Pikrokarmine gefärbt worden waren, ließ sich daneben aber noch in vielen Fällen innerhalb der Kernfäden — bald in der Mitte derselben, bald mehr seitlich — ein ungefähr stäbchenförmiges Gebilde wahrnehmen, welches genau so tingiert erschien, wie der Nucleolus. Ich muss gestehen, dass ich über die wahre Natur dieses Gebildes nicht ganz ins Klare kommen konnte. Am nächsten liegt es wohl, anzunehmen, dass es sich hier um einen Nucleolus handelt, der, sobald der Kern in seinem Inneren die faserige Struktur anzunehmen beginnt, sich ebenfalls in die Länge streckt und später beim Auseinanderweichen der Kernfäden im Äquator ebenfalls durchschnürt; zu Gunsten dieser Ansicht ließe sich noch anführen, dass häufig in jedem der beiden Tochterkerne ein ähnliches, jedoch kürzeres Stäbchen wahrnehmbar ist. Ich habe auch manchmal daran gedacht, ob dieses Stäbchen nicht vielleicht eine ähnliche Rolle spielen könnte, wie der »Nucleolus« des Kernes von *Euglena* nach BLOCHMANN'S Angaben — indessen spricht doch vor Allem dagegen, dass der Kern von *Ceratium* überhaupt nicht über das Knäuelstadium hinauskommt, wie aus meinen Abbildungen ohne Weiteres hervorgeht. Schließlich musste ich mich fragen, ob das Stäbchen nicht vielleicht nur ein durch Zusammenkleben von Kernfäden entstandenes pathologisches Gebilde sei; doch scheint mir eine solche Annahme auch nicht sehr wahrscheinlich, da das Material sonst gut konserviert war und die fragliche Erscheinung bei relativ zahlreichen *Ceratium* in ziemlich übereinstimmender Weise beobachtet werden konnte. Da nun am Ende meiner Untersuchung, wo ich gerade auf diesen Punkt specieller achtete, das gefischte Material nur noch sehr wenige Kernteilungen aufwies, so muss ich vorläufig wenigstens die Frage nach der wahren Natur des Stäbchens offen lassen, ich möchte aber nicht verfehlen, spätere Untersucher

der Kerntheilung der Dinoflagellaten gerade hierauf besonders aufmerksam zu machen.

Im weiteren Verlauf der Theilung beginnt sich der Kern in der Richtung der Theilungsachse zu strecken, womit eine Verringerung des queren Durchmessers verbunden ist; dadurch verändern sich auch die Umrisse des Kernes, wie am besten aus einem Vergleich der Fig. 3 und Fig. 4 hervorgeht. Die Kernfäden, welche bisher ohne Unterbrechung von Pol zu Pol zogen, beginnen sich jetzt im Äquator entlang einer der späteren Theilungsebene entsprechenden Linie zu trennen, wodurch also jeder Tochterkern die Hälfte eines Fadens erhält (Fig. 4). Nun rücken die Kernhälften etwas aus einander, wodurch die freien etwas geschlängelten äquatorialen Enden der Tochterfäden deutlich sichtbar werden (Fig. 5); in der Mitte lockert sich der Zusammenhang erst später (Fig. 6). Indem nun die Kerne sich weiter entfernen, rücken die äquatorialen Enden ihrer chromatischen Fäden nahe zusammen, wodurch jeder Kern eine abgerundete annähernd ovale Gestalt annimmt; im Inneren ist nun auch jederseits ein ovaler Nucleolus deutlich sichtbar.

Ungefähr auf diesem oder vielleicht auch etwas späterem Stadium dürfte auch der Kern jenes *Ceratium*-Exemplars gewesen sein, welches O. ZACHARIAS (48) in Theilung sah und welches ihm die »unwidersprechlich klare Ansicht« von indirekter Kerntheilung bei *Ceratium hirundinella* verschaffte; das betreffende einzige Exemplar ist auf der beigegebenen Tafel XII unter Fig. 8 »bestmöglichst wiedergegeben«. Hier sieht man »in einem vacuolenartigen Hohlraum, der auch die nicht in Mitose befindlichen Kerne zu umgeben pflegt, in kurzem Abstände von einander zwei Reihen dicht an einander gedrängter Schleifen liegen, deren Öffnungen sich gegenüber stehen, während die Winkel nach außen gerichtet sind«. ZACHARIAS zählte »in jeder dieser beiden Anordnungen 12 schleifenartige chromatische Elemente, von denen jedes 10 μ lang ist. Dieselben stehen auf einer Strecke von 20 μ eine dicht bei der andern. Die Richtung ihrer Anordnung läuft parallel zum linken Hinterhorn«.

Diesen Angaben gegenüber möchte ich zunächst bemerken, dass ich weder an lebenden noch an fixirten Exemplaren von *Ceratium hirundinella* jemals einen vacuolenartigen Hohlraum um den ruhenden oder sich theilenden Kern habe wahrnehmen können. Da nun auch frühere Beobachter, so viel mir bekannt, nichts Derartiges berichten, so muss die gewaltige Vacuole, die ZACHARIAS um den sich theilenden Kern zeichnet, wohl eine Folge ungenügender Konservirung sein. Weiterhin muss ich bekennen, dass es mir nie gelungen ist, so überaus deutliche Schleifen zu sehen, wie sie ZACHARIAS noch einmal separat (Fig. 8 m) abbildet; ich habe auf zahlreichen Präparaten mit Tochter-

kernen die Sache nie anders sehen können, als sie auf meinen Figuren wiedergegeben ist. Schließlich ist es mir völlig unverständlich, wie man aus einem einzigen Präparate den wichtigen Nachweis echt mitotischer Kerntheilung für erbracht halten kann, wenn man auch nicht die Spur einer Spindel, die doch *conditio sine qua non* der »echten« Mitose ist, gesehen hat.

Nach dieser Abschweifung kehre ich wieder zu jenem Stadium der vollständig getrennten Tochterkerne zurück (Fig. 7 und 13), auf welchem die eigentliche Zelltheilung ihren Anfang zu nehmen pflegt¹.

Zelltheilung. Die Einschnürung des Plasmas beginnt zunächst einseitig hinter dem linken Seitenhorn, ungefähr da, wo die erste Postäquatorialplatte an die Antapicalplatte grenzt (siehe Fig. 13), von wo sie dann allmählich schief nach rechts oben weiter schreitet; rechts oben wird sie erst viel später sichtbar. Auf Fig. 7, Taf. XII hat sie gerade die Mitte erreicht; von hier bis zum rechten oberen Rande lässt sich die Einschnürung zwar an der Oberfläche als dunkle Linie verfolgen, doch ist sie hier noch nicht in das Innere der Plasmamasse vorgedrungen. Erwähnenswerth dürfte vielleicht sein, dass ich in einem mit Pikrokarmine gefärbten Präparate bei einem gerade auf diesem Stadium befindlichen Exemplar genau in der Mitte zwischen beiden Tochterkernen ein stark gefärbtes Körperchen liegen sah, welches durch seine Gestalt sowie durch seine Lage etwas an ein sog. »Zwischenkörperchen« erinnerte, wie ein solches von FLEMMING u. A. bereits bei verschiedenen Objekten nachgewiesen worden ist. Schließlich schreitet die Einschnürung noch weiter fort und trennt so die beiden Tochterkerne mit den von ihnen beherrschten Plasmamassen vollständig von einander, wobei deren Begrenzungsflächen rechts oben noch längere Zeit fest an einander stoßen, während links unten der Zwischenraum zwischen beiden schon sehr beträchtlich ist.

Das einseitige Auftreten und Fortschreiten der Trennungslinie steht übrigens unter den Dinoflagellaten nicht isolirt, da SCHILLING (15) von *Peridinium tabulatum* Ähnliches berichtet; nur beginnt hier die Einschnürung zuerst links oben, um dann schief nach rechts unten zu ziehen — also gerade umgekehrt wie bei *Ceratium hirundinella*². Aus dem Verlauf der Theilungsebene dürfen wir, wie früher

¹ Manchmal scheint dieselbe auch erst etwas später einzutreten, wenn die Kerne noch weiter aus einander gerückt sind.

² Auch für *Glenodinium cinctum* erwähnt SCHILLING (15) ausdrücklich, dass bei der Zelltheilung die Einschnürung auf der einen Seite viel eher bemerkbar wird als auf der anderen; die Theilungsebene verläuft hier parallel der Querfurchen.

aus einander gesetzt wurde, schließen, dass auch hier die Theilungsachse des Kernes einen Winkel von ungefähr 45° mit der Quersfurche bildet — womit auch dasjenige, was ich gelegentlich von der Theilung bei *Peridinium bipes* sah, sich im Einklang befindet.

Nun beginnt auch das feste Gefüge des Panzers sich allmählich zu lockern. In Folge der Volumzunahme der beiden auswachsenden Tochterindividuen wird der sie umschließende starre Cellulosepanzer gesprengt und zwar entlang einer ganz bestimmten, winkelig gebrochenen Linie, welche annähernd denselben Verlauf besitzt wie die Einschnürung, die das Plasma spaltete¹. Die Spaltung der Panzerplatten beginnt dorsal rechts vorn zwischen der Apicalplatte 3 und der Prääquatorialplatte 3 und zieht zwischen dieser und der Prääquatorialplatte 2 zur Quersfurche; hinter dieser setzt sie sich zwischen der Postäquatorialplatte 2 und der Postäquatorialplatte 3, der Postäquatorialplatte 2 und der Antapicalplatte sowie zwischen letzterer und der Postäquatorialplatte 4 zum linken hinteren Seitenrande fort. Auf der Ventralseite verläuft die Trennungslinie zwischen der Apicalplatte 3 und der Prääquatorialplatte 3, sowie zwischen Apicalplatte 4 und Prääquatorialplatte 4 einerseits und der Mundplatte andererseits zur Quersfurche; hinter dieser zieht sie sich parallel dem rechten Seitenrande der Postäquatorialplatte 4 zum linken hinteren Seitenrand, wo sie ihr Ende erreicht.

Wenn wir den Verlauf der Trennungslinien durch eine vertikale Linie bezeichnen, so lässt sich deren Verlauf zwischen den einzelnen Platten wie folgt darstellen:

Dorsal zwischen		Ventral zwischen	
links	rechts	links	rechts
<i>ap</i> ₃	<i>pra</i> ₃	<i>ap</i> ₃	<i>pra</i> ₃
<i>pra</i> ₂	<i>pra</i> ₃	<i>ap</i> ₃	<i>mp</i>
<i>psta</i> ₂	<i>psta</i> ₃	<i>ap</i> ₁	<i>mp</i>
<i>psta</i> ₂	<i>aap</i>	<i>pra</i> ₁	(<i>gsp—mp</i>)
<i>psta</i> ₁	<i>aap</i>	<i>psta</i> ₁	(<i>gsp—mp</i>)
		<i>psta</i> ₁	<i>aap</i>

Alles was links der vertikalen Linie steht, nimmt bei der Theilung das vordere Tochterindividuum mit sich fort, alles was rechts davon steht, das hintere Individuum, und jedes derselben ergänzt die ihm fehlenden Platten durch Neubildung.

Es stimmt somit der Verlauf der Theilungslinie bei *Ceratium hi-*

¹ Vgl. hierzu die Abbildungen des Panzers, wo der Verlauf der Trennungslinie doppelt kontourirt ist (Taf. XIII, Fig. 21 u. 22).

rundinella sowohl mit dem von *Ceratium tripos* überein, wie ihn BERGH ermittelt hat, als auch mit demjenigen von *Ceratium cornutum*, wie ihn SCHILLING (15) beschrieben und abgebildet hat. Der einzige Unterschied zwischen *Ceratium hirundinella* und den beiden anderen Formen besteht darin, dass bei ersterem die ventrale Mundplatte nach meinen Beobachtungen dem hinteren Individuum ganz zufällt, während sie bei *Ceratium tripos* nach einer Vermuthung BERGH's in zwei Theile zerlegt wird; auch für *Ceratium cornutum* giebt SCHILLING an, dass bei ihm das »nackte rhombische Feld« (das ich bei *Ceratium hirundinella* zart areolirt fand) von der Theilungsebene durchsetzt wird.

Die Spalte, entlang welcher die Platten des Panzers aus einander klaffen, ist Anfangs noch recht schmal, verbreitert sich aber bald immer mehr, zuerst und am stärksten vorn am rechten Seitenrande. Dabei beginnt auch das Protoplasma der beiden Theilsprösslinge an den Trennungsflächen sich über die es umschließenden Panzerhälften hervorzuwölben, wodurch diese immer weiter aus einander gedrängt werden (Fig. 14—16). Gleichzeitig schickt jedes Individuum sich bereits an, die ihm noch fehlende Hälfte des Panzers zu rekonstruiren. Sehr frühe lässt sich schon die Anlage der Querfurche beobachten (Fig. 15 u. 16), die schon auftritt, wenn die Anlage der späteren Hörner erst durch eine einfache Wölbung des Plasmas angedeutet ist. Am lebhaftesten scheint das Wachsthum in der Nähe des vorderen Endes der trennenden Spalte zu erfolgen, also da, wo das hintere *Ceratium*exemplar sein apicales Horn und ihm gegenüber das vordere sein rechtes postäquatoriales Horn zur Ausbildung bringt. Die Hörner entstehen zunächst als kleine, höckerförmige Hervorwölbungen des Plasmas, die aber rasch ihr Volumen vergrößern und hierbei die Gestalt eines abgestumpften Kegels annehmen. Durch ihr starkes Wachsthum vergrößern sie vorn den Abstand der beiden Spaltflächen immer mehr, wogegen links hinten der Zusammenhang der beiden Panzerhälften viel länger bestehen bleibt (vgl. Fig. 16). Je weiter nun die Ausbildung der Hörner vorschreitet und je mehr sich der Winkel vergrößert, den die Längsachse des hinteren Sprösslings mit der Richtung des dem vorderen Individuum gehörigen Apicalhornes bildet, desto lockerer wird auch der Zusammenhang der beiden Individuen werden müssen. Schließlich genügt eine kräftige Bewegung oder die Erschütterung eines in der Nähe dahineilenden Rädertieres oder Krebses, um die Verbindung zwischen beiden *Cerati*en vollends zu lösen, worauf jedes von ihnen davonschwimmt, um fortan ein gesondertes Dasein zu führen. Der Zeitpunkt, auf dem die Trennung erfolgt, ist übrigens etwas verschieden, wie besonders die wechselnde Ausbildung der Hörner beweist.

Es ertübrigt mir nun noch das Verhalten der Kerne von dem Augenblick der Durchschnürung des Plasmas an zu schildern; ich kann mich hierbei kurz fassen. Nach vollzogener Trennung des Plasmas rücken die beiden Tochterkerne in der Richtung der Theilungsachse noch weiter aus einander, bis fast an den Rand des Panzers (Fig. 14); ihre Gestalt erscheint hierbei parallel der Theilungslinie in die Länge gestreckt und an den früheren Polen ist eine schwache Einbuchtung vorhanden (Fig. 15). Das Innere ist von zahlreichen Kernfäden durchzogen, die parallel der kurzen Achse verlaufen und auch im Leben recht deutlich hervortreten. Nach vollendeter Zelltheilung geht die streifige Struktur allmählich wieder in die fein knäuelige über, aus welcher sich dann — aber oft erst ziemlich spät — diejenige des ruhenden Zustandes herausbildet.

Wie sich die beiden Geißeln bei der Theilung verhalten, lässt sich — besonders bei der Querfurchengeißel — nur schwer genau ermitteln. Während des ganzen Verlaufes der Kern- und Zelltheilung bewegen sich die Ceratien langsam durch das Wasser; die Längsfurchengeißel habe ich hierbei im Leben einfach gesehen bis zu dem in Fig. 16 dargestellten Stadium, wo sie deutlich doppelt erschien. Es scheint mir am wahrscheinlichsten, dass bei der Zelltheilung dem hinteren Individuum die ursprüngliche Längsgeißel (und vielleicht auch die Querfurchengeißel?) verbleibt, während das vordere dieselben durch Neubildung ersetzt.

Die Individuen, welche soeben aus einer Theilung hervorgegangen sind, bieten das eigenthümliche unfertige Aussehen dar, welches einst STEIN zu der Annahme führte, dass dies die Folge einer Verstümmelung sei. Ich habe von ihnen auf Taf. XIII, Fig. 17—20 einige dargestellt, bei denen die Regeneration der noch fehlenden Theile schon lebhaft im Gange ist. So zeigt Fig. 17 und 20 ein derartiges Exemplar von der ventralen und dorsalen Seite, das bei der Theilung die hintere Hälfte des Panzers mit dem davon umschlossenen Plasma und Kern erhalten hat und welches nun auch die Vorderhälfte auszubilden beginnt. Die Anlage des Apicalhorns ist (wie die des linken hinteren Seitenhorns) als kegelförmiger, plasmatischer Hügel sichtbar, der sich dann immer mehr in die Länge streckt, bis er seine definitive Größe und Gestalt erreicht hat. Die Ausscheidung des Cellulosepanzers erfolgt bei der neugebildeten Partie, wie SCHILLING (15) bei *Ceratium cornutum* ermittelt hat, zuerst von der Gegend der Querfurche aus und erstreckt sich von hier aus allmählich bis zur Spitze der Hörner. Die zartere Areolirung der einzelnen Platten erfolgt erst später.

Ein Pendant zu den Fig. 17 und 20 bilden die Fig. 18 und 19,

welche die dorsale und ventrale Ansicht eines Individuums geben, das bei der Theilung die vordere Hälfte des Panzers mit auf den Weg bekam und in Folge dessen das Antapicalhorn (*aapH*), sowie das rechte hintere Seitenhorn (*rhH*) durch Neubildung ergänzt.

Die Regeneration der fehlenden Theile geht verhältnismäßig sehr rasch vor sich; oft schon um die Mittagsstunden findet man vollständig ausgewachsene Individuen, bei denen nur noch die zarteren Kontouren eines Theiles des Panzers, sowie oft auch eine kleine Knickung im dorsalen Verlauf der Querfurche (zwischen *pra*₂ und *pra*₃ einerseits und *psta*₂ und *psta*₃ andererseits) daran erinnert, dass das betreffende Exemplar erst an diesem Tage aus einer Theilung hervorgegangen ist.

Zusammenfassung der gewonnenen Ergebnisse.

Fassen wir die in Vorstehendem mitgetheilten Beobachtungen noch einmal kurz zusammen, so gestaltet sich der Verlauf der Kern- und Zelltheilung von *Ceratium hirundinella* folgendermaßen. Der ruhende Kern von *Ceratium* besitzt eine feinmaschige, netzig-wabige Struktur und enthält stets ein bis zwei (selten auch drei bis vier) Nucleolen, welche entweder in der Mitte oder hart am Rande des Kernes liegen. Beim Beginn der Theilung, die während der Nachtzeit erfolgt, vergrößert sich das Volumen des Kernes, wobei die regelmäßige Struktur in seinem Inneren in eine verworren knäuelige übergeht. Sodann beginnen sich — zuerst streckenweise dann aber allgemein — die Kernfäden annähernd parallel zur kürzeren Achse, der späteren Theilungsachse, anzuordnen, wodurch der Kern faserig erscheint; zwischen den stark gefärbten Fäden wurden an günstigen Stellen feine Verbindungen wahrgenommen. Nucleolen wurden hier noch an den Polen im umgebenden Plasma gefunden; ein an Pikrokarmine-Präparaten im Inneren oft beobachtetes stäbchenartiges Gebilde, das auf späteren Stadien oft getheilt erscheint, blieb in Bezug auf seine Bedeutung etwas unklar. Gleichzeitig mit der Umlagerung der chromatischen Substanz nimmt der Kern eine bestimmte Stellung in der Zelle ein, die bei der ganzen Theilung erhalten bleibt: seine kürzere Achse, die spätere Theilungsachse, verläuft in einem Winkel von etwa 45° zu der Querfurche und zwar stets von links oben nach rechts unten. Im weiteren Verlaufe streckt sich der Kern in der Richtung der Theilungsachse, wobei die Kernfäden im Äquator durchgeschnürt werden, worauf die Tochterkerne aus einander rücken. Jetzt erfolgt die Theilung der Zelle durch eine links unten zuerst auftretende Einschnürung des Plasmas, die in schiefer Richtung nach rechts oben fortschreitet. In einem Falle wurde auf dem

Stadium, wo die Einschnürung die Mitte zwischen beiden erreicht hat, hier ein sehr deutliches, zwischenkörperartiges Gebilde beobachtet. Während die Tochterkerne immer weiter aus einander rücken, erfolgt die vollständige Durchschnürung des Plasmas. Durch das jetzt beginnende Auswachsen der beiden Tochterindividuen wird der umgebende Panzer gesprengt entlang einer ganz bestimmten, durch die Anordnung der Platten winkelligen schiefen Linie, welche der Theilungsebene des Plasmas annähernd parallel verläuft. An den beiderseitigen Rändern des Spaltes wölbt sich das Plasma der beiden Tochter-Cerastien vor und beginnt sogleich mit Regeneration der ihm fehlenden Theile. Sehr früh erscheint die Quersfurche, eben so die Anlage der Hörner, welche zuerst als höckerartige Erhebungen des Plasmas sichtbar werden, dann kegelförmige Gestalt annehmen und rasch an Größe zunehmen. Durch ihr Wachsen wird der Spalt immer mehr verbreitert, bis schließlich die Trennung der beiden Tochttersprosslinge erfolgt. Von den jetzt freischwimmenden Cerastien besitzt somit jedes eine Hälfte des mütterlichen Panzers, wozu es die fehlenden Theile durch Neubildung ergänzt. —

Es dürfte somit aus vorliegender Darstellung hervorgehen, dass die Theilung des Ceratium-Kernes keineswegs eine direkte ist, wie man nach BLANC'S (4) am Eingange dieser Arbeit mitgetheilten Angaben schließen könnte; eben so wenig ist sie aber auch eine »echt« mitotische, wie O. ZACHARIAS beobachtet haben wollte. Sie erinnert vielmehr an die Theilung des Makronucleus der ciliaten Infusorien. Wie diese kann man sie wohl als eine Art Übergang von der direkten zur karyokinetischen Theilung betrachten: vor der ersteren hat sie eine Umlagerung der chromatischen Substanz voraus, von der letzteren unterscheidet sie sich — abgesehen davon, dass eine Längsspaltung der chromatischen Elemente nicht beobachtet werden konnte — in erster Linie durch das Fehlen einer achromatischen Spindel und im Zusammenhang damit auch aller jener Erscheinungen, welche gerade für die typische Mitose charakteristisch sind.

Bei der großen Übereinstimmung, welche im Bau des ruhenden Kernes unter den Dinoflagellaten herrscht, ist es mir sehr wahrscheinlich, dass auch die Theilung des Kernes überall in ähnlicher Weise vor sich geht, wie sie hier für Ceratium hirundinella geschildert wurde. Die Kerntheilung der Dinoflagellaten würde somit weit mehr Ähnlichkeit mit der Theilung des Makronucleus der Ciliaten als mit derjenigen der übrigen Mastigophoren erkennen lassen, für welche letztere schon früher FISCH (9) an Codosiga, neuerdings BLOCHMANN (5 u. 6) an Polytoma, Monas, Euglena und Trachelomonas, sowie schließlich

ISHIKAWA (10 u. 11) an *Noctiluca* den Nachweis einer allerdings etwas modificirten karyokinetischen Kerntheilung erbracht haben¹.

Ludwigshafen am Rhein, 10. Oktober 1894.

Litteratur.

1. G. J. ALLMAN, Observations on Aphanizomenon Flos-aquae and a species of Peridinea. Quarterly Journal of Microscop. Society. Vol. III. (1855.) p. 21—25.
2. R. S. BERGH, Der Organismus der Cilioflagellaten. Morphol. Jahrbuch. Bd. VII. (1884.) p. 177—288.
3. R. S. BERGH, Über den Theilungsvorgang bei den Dinoflagellaten. SPENGLER'S Zool. Jahrbücher. Bd. II. (1886.) p. 73—86.
4. H. BLANC, Note sur le Ceratium Hirundinella (O. F. M.) sa variabilité et sa mode de reproduction. Bull. Soc. Vaud. Sc. nat. Vol. XX. (1884.) 14 pag.
5. F. BLOCHMANN, Kleine Mittheilungen über Protozoen. 2. Die Kerntheilung bei *Polytoma uvella*. Biol. Centralblatt. Bd. XIV. (1894.) p. 87—88.
6. F. BLOCHMANN, Über die Kerntheilung bei *Euglena*. Biol. Centralblatt. Bd. XIV. (1894.) p. 194—197.
7. O. BÜTSCHLI, Einige Bemerkungen über gewisse Organisationsverhältnisse der Cilioflagellaten und der *Noctiluca*. Morphol. Jahrbuch. Bd. X. (1885.) p. 529—577.
8. O. BÜTSCHLI, Protozoa. II. Abtheilung: Mastigophora. (1883—1887.)
9. C. FISCH, Untersuchungen über einige Flagellaten und verwandte Formen. Diese Zeitschr. Bd. XLII. (1885.)
10. C. ISHIKAWA, Über die Kerntheilung bei *Noctiluca miliaris*. Berichte der naturf. Gesellschaft zu Freiburg. Bd. VIII. (1894.) 16 pag.
11. C. ISHIKAWA, Studies of Reproductive Elements. II. *Noctiluca miliaris* Sur.; its Division and Spore-formation. Journal of the College of Science, Imperial University, Japan. Vol. VI, part. IV. p. 297—334. (1894.)
12. G. KLEBS, Über die Organisation einiger Flagellatengruppen und ihre Beziehungen zu Algen und Infusoriengruppen. Untersuchungen a. d. Bot. Institut Tübingen. Bd. I. (1883.) p. 233—266.
13. R. LAUTERBORN, Über Periodicität im Auftreten und in der Fortpflanzung einiger pelagischer Organismen des Rheins und seiner Altwasser. Verhandl. d. Naturhist.-Med. Vereins Heidelberg. N. F. Bd. V, 1. Heft. (1893.) 22 pag. (Abgedruckt in d. Zeitschrift für Fischerei 1893.)

¹ Von großem Interesse wäre es jedenfalls, Genaueres über die Kerntheilung der merkwürdigen marinen Dinoflagellate *Polykrikos* zu erfahren, da BERGH (2) bei dieser auch sonst aberranten Form neben jedem der vier Kerne nicht nur drei bis sechs kleinere mikronucleus-artige Gebilde fand, sondern dieselben mehrmals sogar in kleine Kernspindeln umgewandelt sah! Sollten sich diese Beobachtungen bestätigen, so würde sich dadurch die Übereinstimmung mit den Kernverhältnissen der Ciliaten noch vermehren, wie schon BÜTSCHLI (8) betont hat.

14. E. PÉNARD¹, Les Peridiniacées du Léman. VI^{ème} Bulletin de la Société botanique de Genève. (1894.) 93 pag.
15. A. J. SCHILLING, Die Süßwasser-Peridineen. Flora 1894. 3. Heft. 84 pag.
16. F. SCHÜTT, Über die Sporenbildung mariner Peridineen. Berichte d. Deutschen bot. Gesellschaft. Bd. V. (1887.) p. 364—374.
17. F. v. STEIN, Der Organismus der Infusionsthier. III. 2. Hälfte: Die Naturgeschichte der arthrodelen Flagellaten. 1883.
18. O. ZACHARIAS, Forschungsberichte a. d. Biolog. Station zu Plön. Theil 2. (1894.)

Erklärung der Abbildungen.

Allgemein gültige Buchstabenbezeichnungen.

<i>aap</i> , antapicale Platte;	<i>nuc</i> , Kern;
<i>ap</i> , apicale Platte;	<i>pra</i> ₁₋₃ , erste bis dritte Prääquatorialplatte;
<i>aapH</i> , antapicales Horn;	<i>psta</i> ₁₋₃ , erste bis dritte Postäquatorialplatte;
<i>apH</i> , apicales Horn;	<i>qf</i> , Quersfurche;
<i>gsp</i> , Geißelspalte;	<i>rhH</i> , rechtes hinteres Horn.
<i>mp</i> , Mundplatte;	

Tafel XII.

Kerntheilung von *Ceratium hirundinella*.

- Sämmtliche Figuren sind bei SEIBERT, homog. Immersion 2 mm und Oc. 4 mit dem Zeichenapparat entworfen, die Kernstruktur jedoch bei Ocular 12 nach verschiedenen Präparaten (siehe Untersuchungsmethode!) eingezeichnet. Vom Panzer sind auf dieser Tafel nur die Umrisse angegeben.

Fig. 1. Kern im Ruhezustand mit regelmäßigem netzig-wabigem Gerüstwerk und zwei Nucleolen. Im Plasma zahlreiche Chromatophoren und eine Anzahl verschieden großer Fettkugeln etc.

Fig. 2. Übergang zum Faserknäuel; an zwei Stellen ist bereits die längsstreifige Anordnung des Gerüstwerkes sichtbar.

Fig. 3. Stadium des Faserknäuels.

Fig. 4. Die einzelnen Chromosomen beginnen sich im Äquator zu trennen.

Fig. 5. Beginn des Auseinanderweichens der Tochterkerne.

Fig. 6. Die Tochterkerne sind noch weiter aus einander gerückt. Auf der Figur beginnt rechts unten die Einschnürung des Plasmas sichtbar zu werden.

Fig. 7. Die Einschnürung des Plasmas hat die Mitte der Zelle erreicht. Zwischen beiden Tochterkernen ein zwischenkörperartiges Gebilde.

Fig. 8. Die Trennung der beiden Tochterkerne mit den von ihnen beherrschten Plasmamassen ist vollständig durchgeführt. Das Gefüge des Panzers beginnt sich zu lockern.

Fig. 9. Kern mit anscheinend mehr fädiger Anordnung des Gerüstwerkes (hohe Einstellung).

Fig. 10. Derselbe Kern bei tiefer Einstellung.

¹ Eine frühere Arbeit von E. PÉNARD, Recherches sur le *Ceratium macroceros* avec observations sur le *Ceratium cornutum* (Genève 1888) blieb mir unzugänglich.

Tafel XIII.

Zelltheilung von *Ceratium hirundinella*.

Sämmtliche Figuren sind bei SEIBERT, Obj. V, Oc. I mit dem Zeichenapparat entworfen.

Fig. 11. Exemplar mit ruhendem Kern.

Fig. 12. Kerntheilung ist im Gange.

Fig. 13. Die eigentliche Zelltheilung hat begonnen und ist die Einschnürung bereits bis zur Mitte der Zelle vorgeschritten.

Fig. 14. Das Plasma ist durchschnürt; Beginn der Theilung des Panzers.

Fig. 15. Späteres Stadium, auf welchem die beiden Panzerhälften noch weiter aus einander gedrängt sind. Die Anlage der Querfurche beginnt sichtbar zu werden.

Fig. 16. Stadium kurz vor der Trennung der beiden Tochterindividuen. Das hintere Individuum in der Ausbildung seines vorderen Hornes begriffen. Es sind zwei Längsfurchegeißeln sichtbar.

Fig. 17. Eben aus der Theilung hervorgegangenes Individuum, welches die ihm fehlende vordere Hälfte durch Neubildung zu ergänzen im Begriff steht. Ventrale Ansicht.

Fig. 18. Eben aus der Theilung hervorgegangenes Individuum in Rekonstruktion der fehlenden Hinterhälfte begriffen. Ventrale Ansicht.

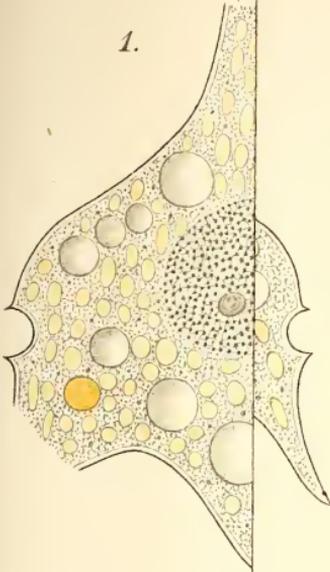
Fig. 19. Dasselbe Stadium, dorsale Ansicht.

Fig. 20. Das nämliche Stadium wie Fig. 17 von der dorsalen Seite.

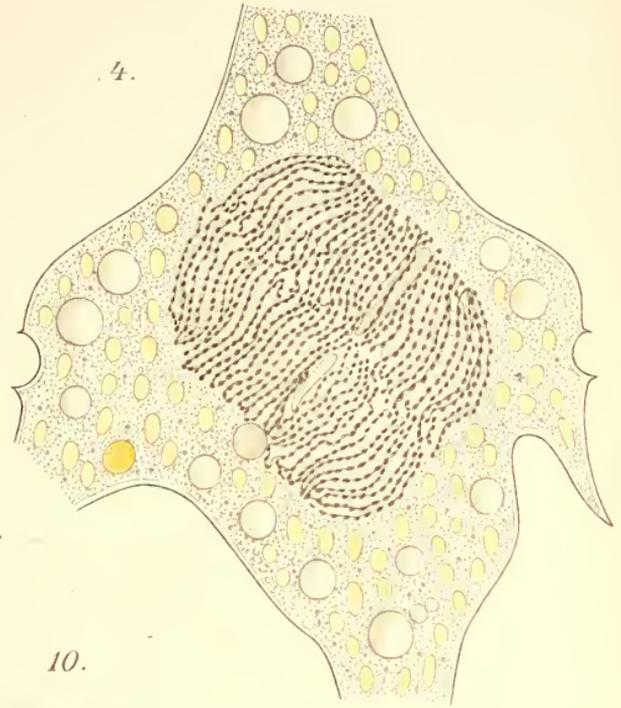
Fig. 21. Panzer von *Ceratium hirundinella* zur Demonstration der einzelnen Platten sowie der (doppeltkontourirten) Theilungslinie. Dorsale Ansicht.

Fig. 22. Panzer von der Ventralseite.

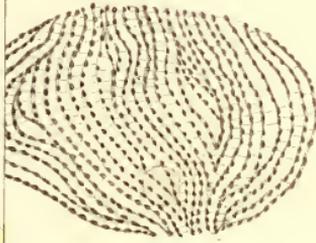
1.



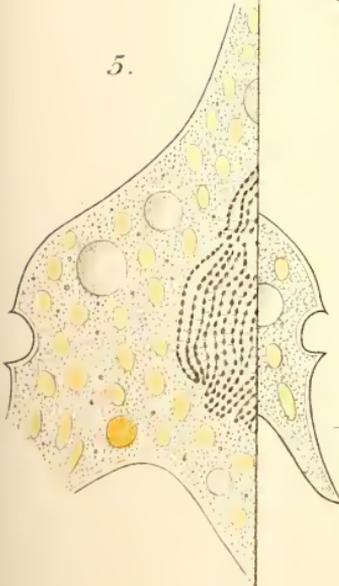
4.



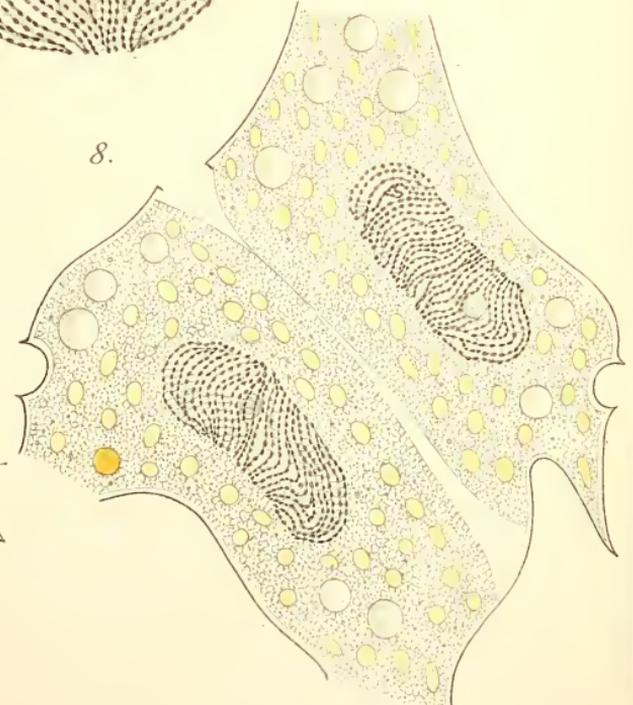
10.

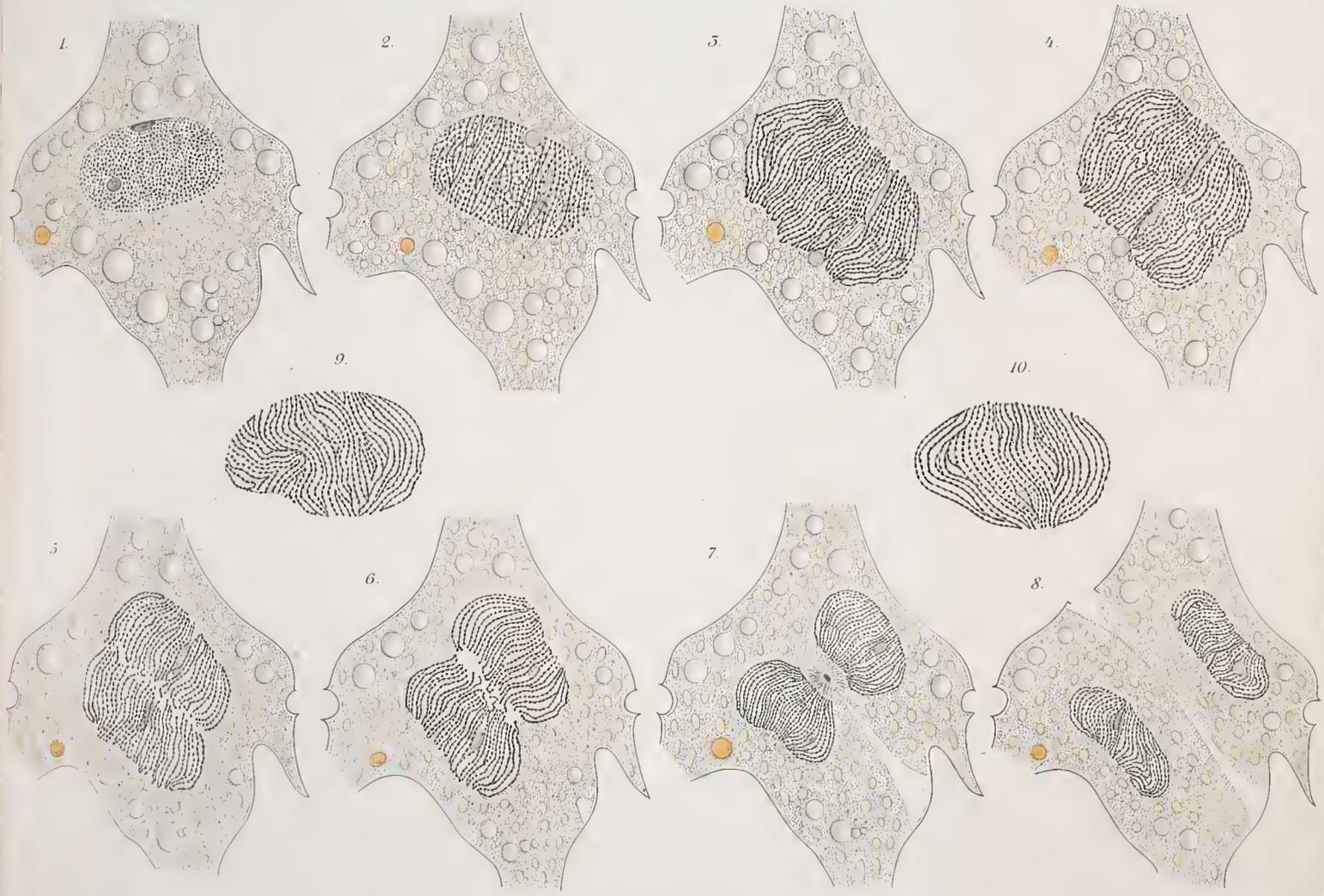


5.



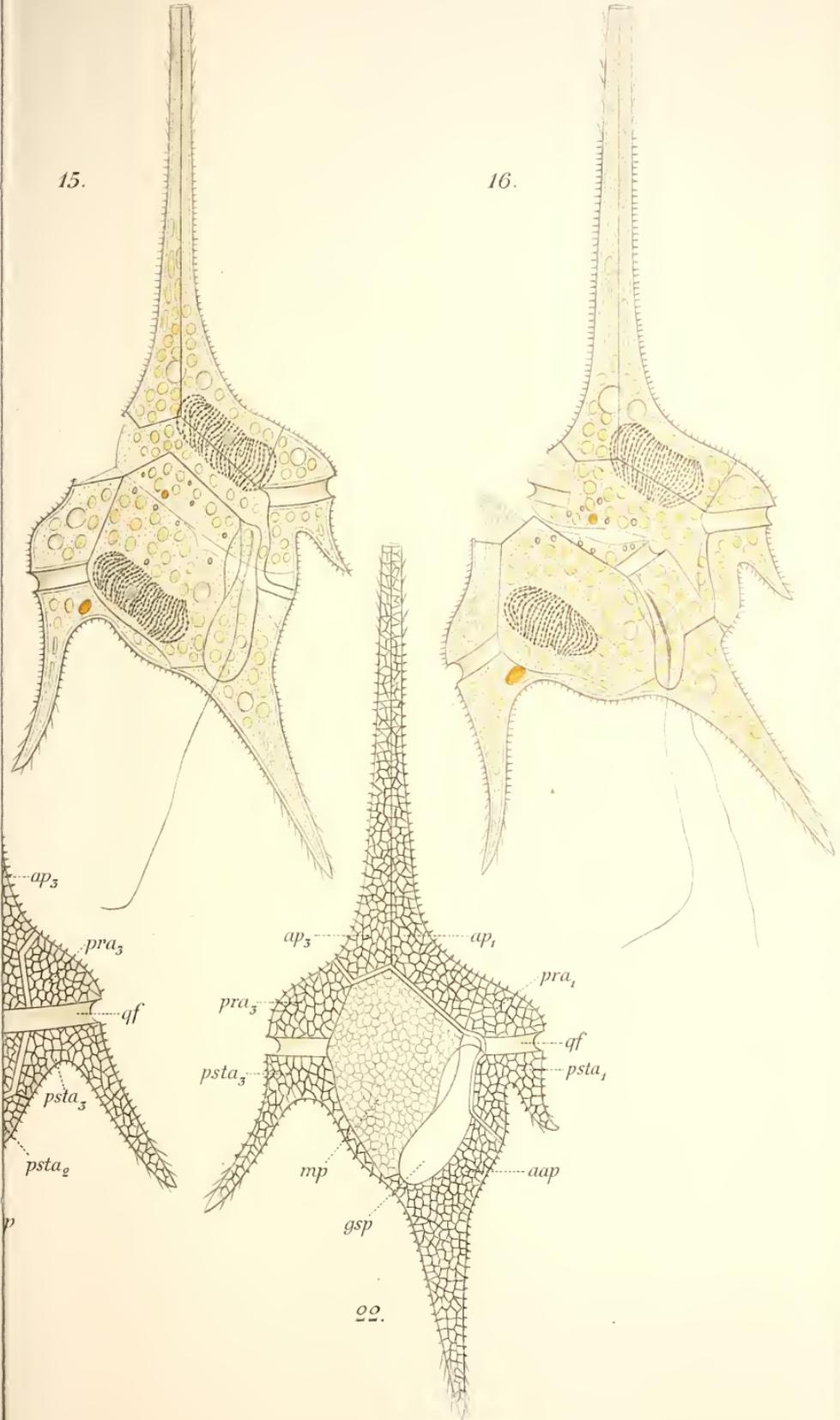
8.

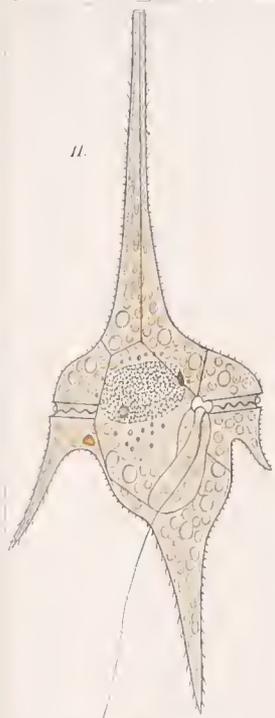




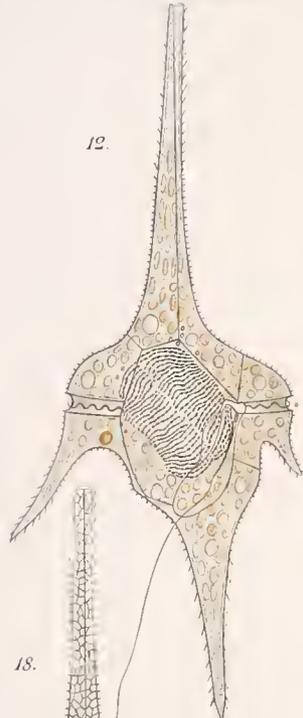
15.

16.

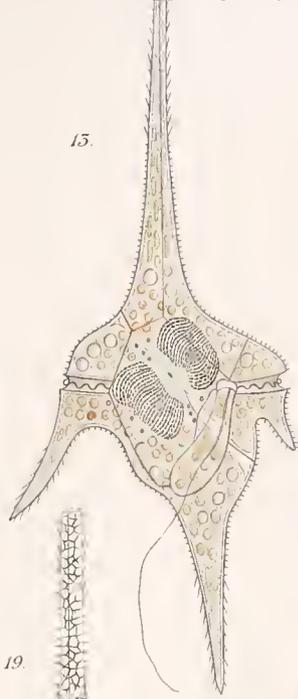




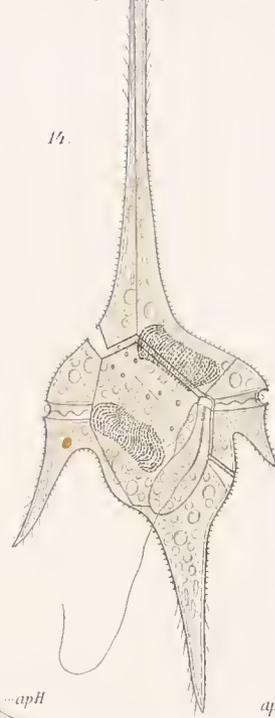
11.



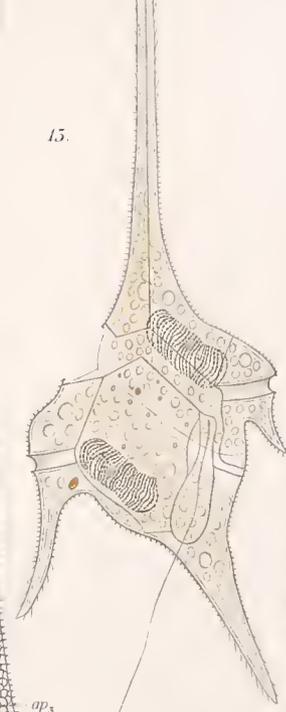
12.



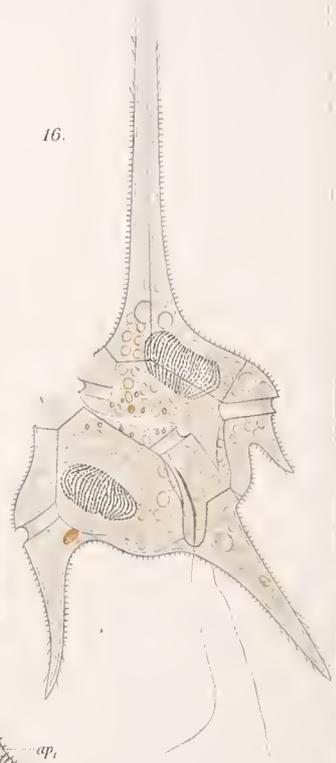
13.



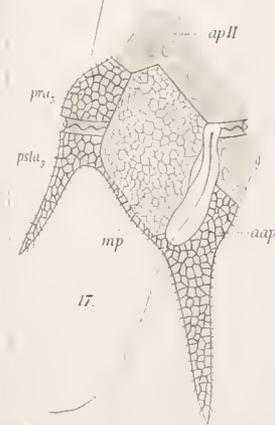
14.



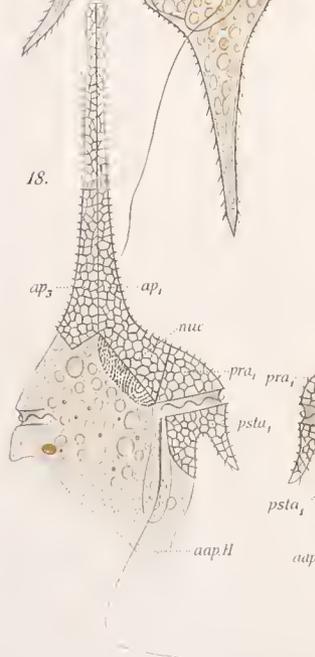
15.



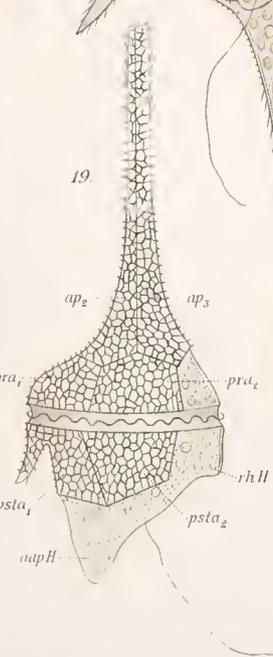
16.



17.



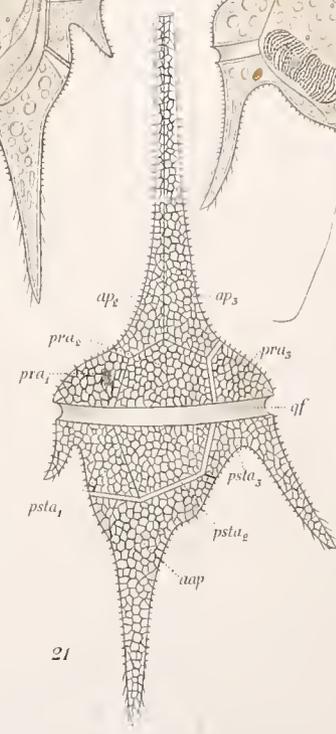
18.



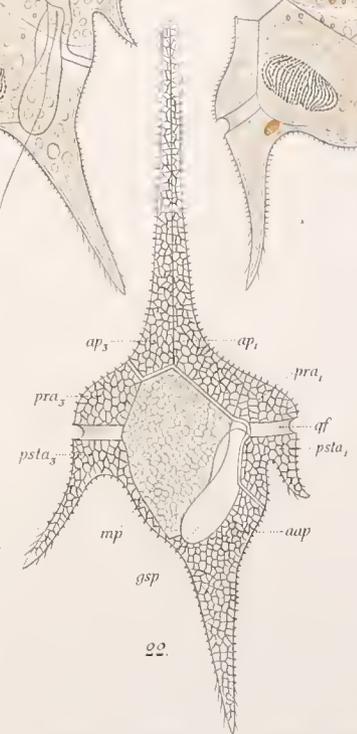
19.



20.



21.



22.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1895

Band/Volume: [59](#)

Autor(en)/Author(s): Lauterborn Robert

Artikel/Article: [Protozoenstudien 167-190](#)