Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

(Aus dem Zoologischen Institut zu München.)

Zur Fortpflanzung von *Arcella vulgaris* Ehrbg.

Von

W. Elpatiewsky.

(Hierzu Tafel XXI u. XXII und 8 Textfiguren.)

Es liegen in der Literatur über die Rhizopoden, speziell über den Lebenscyclus und Vermehrung von *Arcella*, wichtige Arbeiten von R. Hertwig und E. Lesser (1874), von Bütschli (1875), von Gruber (1892), von R. Hertwig (1899) und von Awerinzew (1906) vor. Danach sind folgende Tatsachen zu konstatieren: das Tier pflanzt sich fort, indem eine Tochterschale gebildet wird, in die die Hälfte der protoplasmatischen Substanz des Muttertieres überfließt, wonach die definitive Abtrennung der Tiere erfolgt (R. Hertwig und E. Lesser); es treten im Körper von *Arcella* amöboide Gebilde auf, nachdem zwei oder drei Individuen des Tieres einige Zeit lang durch plasmatische Brücken verbunden waren (Bütschli); der Übergang vom einkernigen zum zweikernigen Zustande des Tieres findet durch mitotische Teilung des Kernes statt (Gruber); außer den Kernen findet sich noch das Chromidium vor; die Primärkerne degenerien und es treten Sekundärkerne auf, die sich auf Kosten der Chromidialsubstanz bilden (R. Hertwig); es kommt ferner zur Bildung von zwei Arten amöboider Körper größerer und kleinerer Gestalt, Macro- und Microamöben, deren Kerne Sekundärkerne sind und deren Copulation voraussichtlich erfolgen muß, um eine neue Generation hervorzubringen (Awerinzew).

Digitized by Google

Dazu ist zu bemerken, daß bei den angeführten Arbeiten von R. Hertwig u. E. Lesser und Bütschli die Untersuchungen an lebenden Objekten ausgeführt wurden und das Vorhandensein des Chromidiums unerwähnt bleibt, das erst später von R. Hertwig am gleichen Objekte entdeckt wurde und jetzt so große theoretische Bedeutung erhalten hat.

Ohne die große Wichtigkeit der oben angeführten Arbeiten zu verkennen, muß man sagen, daß sie kein vollständiges Bild des Lebenscyclus von *Arcella* geben, auf dessen Kompliziertheit man durch die neuen eingehenden Beobachtungen bei verwandten Formen, insbesondere durch Schaudinn, schließen kann.

Meine Untersuchungen, die auf Anregung von Prof. R. Hertwig angestellt wurden, um den vollständigen Lebenscyclus von *Arcella* lückenlos zu ermitteln, haben insofern keinen vollen Erfolg gehabt, als mir einige Übergänge fehlen. Wenn ich trotzdem auch aus den unvollständigen Resultaten Schlüsse zu ziehen versuche, so geschieht es darum, weil ich annehme, daß auch diese unvollständigen Ergebnisse zur näheren Kenntnis des Lebenscyclus von *Arcella*, dieses so leicht zu beschaffenden und so schwer zu untersuchenden Tieres, beitragen könnten.

Die vegetative Form der *Arcella vulgaris* Ehrb. zeigt in meinen Kulturen in den meisten Fällen zwei große bläschenförmige Kerne mit je einem großen centralliegenden Nucleolus (die R. Hertwig'schen Primärkerne) und einen unregelmäßigen Chromidialring mit Einbuchtungen und Ausstülpungen im Plasma; der centrale Teil des Körpers, gegenüber der Mündung der Schale, wird nicht von dem Chromidialnetz berührt; die Primärkerne sind in Nischen des Chromidialnetzes an den beiden Enden eines Durchmessers eingelagert.

Die Primärkerne.

Der Bau der Primärkerne ist schon von R. Hertwig (1899) und Awerinzew (1896, 1897) eingehend beschrieben worden; der bläschenförmige Kern läßt auch an Totalpräparaten das achromatische Netz gleich erkennen. Auf einigen Stadien, nämlich kurze Zeit vor der Bildung später zu beschreibender amöboider Fortpflanzungskörper, lassen sich außer dem großen Nucleolus (= Caryosom) auch einige kleinere Nucleolen im Primärkerne unterscheiden, die im Kernnetz liegen können, meistens aber der Wandung des Kernes anliegen. In diesem Falle weisen die Primärkerne zuweilen unregelmäßige Form auf; dann zeigen sich in den kurzen pseudopodienartigen Ausläufern des

Digitized by Google

Kernes Chromatinkörnchen, die im Begriffe sind ins Plasma auszuscheiden. In anderen Fällen liegt das große Caryosom der Wandung des Kernes dicht an. Von außen kann sich das Chromidium eng an die Kernmembran anschmiegen. Wenn ich diese meine Beobachtungen mit den übereinstimmenden Untersuchungen von M. Zuelzer (1904) an *Difflugia* vergleiche, so ist klar, daß die Chromidialkörnchen längs den Balken des Kerngerüstes durch die Kernmembran ins Plasma ausgeschieden werden. Eine genauere Besprechung des Verhältnisses des Kernes zum Chromidium werde ich später geben.

Vielkernigkeit.

Zwei Primärkerne entstehen durch mitotische Teilung des zuerst vorhandenen Einzelkernes (Gruber 1892, R. Hertwig 1899). Neben dem in den meisten Fällen vorhandenen Zustande der Zweikernigkeit sind auch Fälle von Drei-, Vier- und Vielkernigkeit zu konstatieren. Anscheinend ist die Zahl der Kerne in verschiedenen Kulturen verschieden; z. B. herrscht in meinen Kulturen vorwiegend Zweikernigkeit vor, während die Kulturen von E. Martini (1905) Sechskernigkeit aufwiesen. R. Hertwig fand bei *Arcella vulgaris* Ehrb. bis 39 Kerne, ziemlich oft 25—30; Awerinzew (1906) gibt in dem sehr sorgfältig durchgeführten systematischen Teile seiner Arbeit für *Arc. discoides* Ehrb. als höchste Zahl 53 Kerne an, für *Arc. vulgaris* Ehrb. versäumt er leider die Maximalzahl anzugeben. Beide genannten Autoren nehmen indessen an, daß, wo Vielkernigkeit auftritt, von Sekundärkernen zu sprechen ist. R. Hertwig (1899) betrachtet nur die Kerne im Falle der Zweikernigkeit als Primärkerne, „ich werde die Kerne zweikerniger Arcellen Primärkerne, die Kerne vielkerniger Individuen Sekundärkerne nennen", sagt er (l. c., S. 372). Diese Unterscheidung leitet er aus der verschiedenen Genesis der Kerne ab: die Sekundärkerne bilden sich nicht durch Teilung der Primärkerne, sondern entstehen aus dem Chromidialnetz, während gleichzeitig die Primärkerne degenerieren. Ferner gibt R. Hertwig als charakteristische Merkmale der Sekundärkerne an, daß sie sogar bei vorgeschritteneren Stadien keine scharf abgegrenzte Membran haben, daß ihre Nucleolen von dem Kernnetze nicht deutlich getrennt sind und daß sie keine konstante Größe haben; in jedem Falle sind sie kleiner als Primärkerne (l. c., S. 373). In den Fällen der Vielkernigkeit, welche ich beobachtet habe, auf den Zeichnungen von E. Martini (1905), dann auf der Zeichnung von R. Hertwig selbst (l. c., Taf. XXXVIII, Fig. 2), wo eine fünf-

kernige Form abgebildet ist, stellen sich die Kerne als typische Primärkerne dar, indem sie die Gestalt von großen Bläschen aufweisen, scharf abgegrenzte Membran und ebensolchen Nucleolus haben und alle untereinander gleich groß sind. Dennoch bezeichnet R. Hertwig die Kerne auf seiner Zeichnung als Sekundärkerne und begründet das dadurch, daß er annimmt, sie entständen durch Verschmelzung kleinerer Sekundärkerne auf einem vielkernigen Stadium. Die drei Kerne auf Fig. 2, Taf. XXXVII von Hertwig zeigen genau den gleichen Charakter und doch nennt er sie hier Primärkerne. Ich meinerseits glaube, daß die Kerne von der oben angegebenen Struktur auch auf vielkernigem Stadium als Primärkerne zu bezeichnen sind und daß ihre Entstehung durch Teilung der ersten zwei Kerne erfolgt. Folgende Tatsachen sprechen dafür. Sehr oft trifft man Fälle von Vier- und Vielkernigkeit an, wo die Kerne paarweise aneinander liegen, entweder sämtliche oder nur einige. Bei einer vierkernigen *Arcella* habe ich beobachtet (Fig. 6), daß zwei Kerne ganz dicht aneinander geschmiegt waren; ihre Caryosomen liegen näher zu der gemeinsamen Verbindungsstelle und dieser zugewandt liegen direkt an der Membran Klümpchen achromatischer Substanz. Dieses Bild entspricht der später, anläßlich der Schilderung der vegetativen Vermehrung des Tieres zu beschreibenden Teilung der dort vorhandenen Kerne. Die Teilung der Kerne ging hier nicht gleichzeitig vor sich, insofern, als das eine Paar schon auf vorgerückterem Stadium sich befindet. Das dreikernige Stadium erfolgt, wie ich vermute, durch die Teilung nur eines Kernes, während der andere ungeteilt bleibt.

Doflein (1907a) schreibt über die Vielkernigkeit bei *Arcella:* „Bei der hauptsächlich von mir untersuchten Art von *Arcella* konnte ich bei der Entstehung von vielkernigen Formen aus den zweikernigen bisher nur Mitose, aber keine Sekundärkernbildung auffinden.“ Nun steht allerdings die Bildung von Sekundärkernen bei *Arcella vulgaris* Ehrb. ganz ohne Zweifel fest, indessen Doflein's Hinweis auf die Entstehung des vielkernigen Stadiums durch mitotische Teilung der zwei ersten Primärkerne scheint meine Auffassung von dem Vorhandensein von Vielkernigkeit mit Primärkernen neben der mit Sekundärkernen zu bestätigen.

Sowohl auf zweikernigem, als auf vielkernigem Stadium findet Kerndegeneration statt, wobei einzelne Kerne miteinander verschmelzen können, und auf diese Weise erkläre ich mir Hertwig's Fig. 1, Taf. XXXIX (1899).

Die Vielkernigkeit mit Primärkernen bei *Arcella vulgaris* Ehrb.

steht weder mit Schizogonie noch mit Gametogonie in einem Zusammenhang; die Bildung von Sekundärkernen kann sowohl auf zweikernigem, wie auf vielkernigem Stadium erfolgen. So gibt E. Martini (1905) Zeichnungen, wo Sekundärkerne bei sechskernigem Stadium gebildet werden. Welche Bedeutung der Vielkernigkeit zuzuschreiben ist, diese Frage bleibt offen. Ebenso kann ich nicht definitiv entscheiden, ob vegetative Vermehrung auch bei vielkernigem Stadium stattfindet, jedenfalls habe ich sie nur bei zweikernigen Tieren beobachtet. Zur Schilderung dieses Prozesses gehe ich jetzt über.

Die vegetative Vermehrung durch Teilung.

Direkt vor der Teilung finden sich keine Nahrungseinschlüsse im Organismus mehr vor, da das Tier vorher alle Nahrungsreste ausscheidet. Das Bild des Chromidiums hat sich völlig verändert; es ist jetzt in Form kleinster Körnchen durch den ganzen Körper fast gleichmäßig verteilt. Die Teilung erfolgt genau in der Weise, wie R. Hertwig und E. Lesser (1875) sie schon beschrieben haben; ein Teil des Plasmas tritt aus der Mündung der Schale heraus, an seiner Oberfläche bildet sich momentan eine dünne, strukturlose, durchsichtige Membran, die im Anfange noch weich und dehnbar ist, bis sie durch die andauernd aus dem Muttertiere herausquellende Plasmaströmung erfüllt wird und die schließliche Größe des Tochtertieres erhält. Diese Membran entspricht der inneren strukturlosen Schicht der Schale des erwachsenen Tieres. Die junge Schale wird bald gelb, bleibt aber immer heller als die Mutterschale. Das Plasma fließt wieder in die Mutterschale zurück, um dann wieder in die Tochterschale vorzuströmen, und dieses Hin- und Herströmen findet 3—4 mal statt, wird mit der Zeit immer schwächer, um schließlich ganz aufzuhören. Zum Schluß erhält das Tochtertier ungefähr gleichviel Plasma und Chromidium wie das Muttertier. Beim ersten Ausströmen des Protoplasmas beginnen die beiden Kerne sich mitotisch zu teilen, wobei während des ganzen Vorgangs die Kernmembran erhalten bleibt. Den Anfang der Teilung habe ich auf Dauerpräparaten nicht erhalten und habe ihn nur am lebenden Material beobachtet. Ein späteres Stadium auf den Präparaten zeigt schon ziemlich gestreckte Kerne (Fig. 1) mit zwei chromatischen Hemisphären an jedem Ende, welche durch scharf ausgeprägte Längsreihen des achromatischen Wabengerüstes miteinander verbunden sind. In dem Kerne auf der rechten Seite der Zeichnung kann man

Digitized by Google

dentlich vier Reihen längsangeordneter Waben unterscheiden, mit 2—3 Waben in jeder Reihe; in dem linksseitigen Kerne kann man nicht genau die Zahl feststellen, weil er etwas schief liegt. Auch in den chromatischen Hemisphären schimmern die Waben durch, die in der gleichen Richtung angeordnet sind. Diese Art der Mitose bestätigt vollkommen die Ansicht Awerinzew's (1906), daß das Caryosom aus achromatischen Waben besteht, in deren Wänden eine Menge Chromatintröpfchen eingelagert ist. Chromosomen konnte ich auf diesem Stadium nicht unterscheiden; auf früherem Stadium sind sie vorhanden, wie aus einer Zeichnung eines solchen Stadiums, die ich der Liebenswürdigkeit des Herrn Dr. F. Doflein verdanke, zu ersehen ist (Fig. 5). Der Kern hat hier seine ursprüngliche Form noch nicht aufgegeben, das Caryosom aber hat sich auf zwei Hemisphären verteilt und in dem hellen Bande achromatischer Substanz zwischen ihnen liegt eine große Anzahl kleiner Chromosomen als äquatoriale Platte angeordnet. Man ersieht aus dieser Zeichnung, daß das Tochtertier erst im Begriffe ist, sich zu bilden. Diesem Stadium entspricht auch eine kurze Bemerkung Dangeard's (1903) über die Teilung von *Arcella*.

Beide Kerne teilen sich synchron.

Zwischen den beiden beschriebenen Stadien müssen die Chromosomen die Tochterplatten bilden; wenn aber der Kern gestreckt ist, kann man nichts mehr davon unterscheiden. Zwischen den längsgerichteten achromatischen Reihen tritt jetzt eine Querscheidewand auf; gleichzeitig verlieren die Waben ihre regelmäßige Anordnung und bilden schließlich den Knäuel, nach dem man leicht, wie oben erwähnt, den aus der Teilung hervorgegangenen Kern unterscheiden kann; er bleibt noch einige Zeit nach der Trennung der Kerne erhalten. Die für das Tochtertier bestimmten Kerne gehen, je einer von einem Paar, auf der Plasmabrücke in das Tochtertier über, während die beiden im Muttertier gebliebenen Kerne näher zur Körperoberfläche rücken (Fig. 2, 3, 4).

Während der mitotischen Teilung der Primärkerne ist keine Spur von einem Plasmakegel, noch von Polkappen, noch von Centrosom zu sehen; infolgedessen steht die Mitose bei *Arcella vulgaris* Ehrbg. auf noch niedrigerer Stufe als bei *Actinosphaerium* (R. Hertwig, 1898) und *Euglypha* (Schewiakow, 1888), und entspricht ungefähr dem Befund bei *Trichosphaerium sieboldii* Schn. (Schaudinn, 1899) oder *Amoeba proteus* (Awerinzew, 1906) oder *Amoeba vespertilio* Pen. (Doflein, 1907 b).

Die Schale wird auf den Präparaten durch die Behandlung mit

Digitized by Google

Nelkenöl oft deformiert; aber die Messungen an lebenden Organismen ergaben, daß die Tochtertiere häufig größer sind, als die Muttertiere, jedoch ist das nicht immer der Fall, darum scheint die Auslegung Schaudinn's (1903), daß die großen Tiere in den Kulturen (von *Centropyxis aculeata*) Tochtertiere seien, in unserem Falle nicht zutreffend zu sein. Dangeard (1903) ist sogar entgegengesetzter Meinung, er nimmt an, daß die Tochtertiere kleiner seien: „cellule fille . . . . avec des dimensions beaucoup plus faibles".

Diese Art der Vermehrung, die in sich die Merkmale der Teilung und der Knospung vereinigt (Gruber 1882, Rhumbler 1896) und die als Knospungsteilung von Schaudinn (1903) bezeichnet ist, stellt nicht den einzigen Modus der Fortpflanzung von *Arcella vulgaris* Ehrbg. dar. Wenn die Kulturen lange Zeit unter guten Ernährungsbedingungen gehalten worden sind, treten in den Tieren amöboide Körper auf, deren Entstehung und späteres Schicksal zwei Arten davon unterscheiden lassen: Pseudopodiosporen, welche sich ohne Copulation zu *Arcella* entwickeln, und Macro- und Microamöben, die zu weiterer Entwicklung gegenseitiger Copulation bedürfen.

Die Pseudopodiosporen.

Zur Bildung der Pseudopodiosporen wird nicht die ganze Körpermasse des Individuums verwendet, vielmehr bleibt ein mehr oder weniger großer Teil davon nach Austreten des Pseudopodiosporen in der Schale zurück. In diesem Restkörper liegen mit einem Teil des Chromidiums zwei Primärkerne; mehr als zwei Kerne habe ich in Tieren, die Pseudopodiosporen ausschickten, nicht beobachten können. Die Pseudopodiosporen sind nicht von gleicher Größe und entstehen nicht alle gleichzeitig, sondern nacheinander. Nachdem sie aus dem mütterlichen Körper ausgetreten sind, kriechen sie noch einige Zeit auf der Oberfläche der Schale umher und nur selten verlassen sie die Schale gleich nach dem Austreten aus der Mündung. Für gewöhnlich scheiden also die Amöben aus der Schale des Muttertieres aus, während dieses in der Schale verbleibt. Doch habe ich bei Gelegenheit einen Fall beobachtet, wo das Muttertier die Schale verließ, amöboide Form annahm und erst danach erfolgte die Absonderung der amöboiden Fortpflanzungskörper (Textfig. I). Der Rest des Muttertieres ging dann zugrunde, nachdem er einen körnigen Zerfall aufwies. Ich glaube nicht, daß diesem Falle besondere Bedeutung in bezug auf die Pseudopodiosporenbildung zuzuschreiben ist. Der Austritt aus der Schale war in diesem Falle eine anormale

Erscheinung. Für gewöhnlich tritt der Körper aus der Schale nur unter anormalen Bedingungen, z. B. bei für die Kulturen abnorm hohen Temperaturen. Als Endresultat ist immer der körnige Zerfall des Plasmas zu konstatieren. Den Austritt des Tierkörpers zum Zwecke der Häutung, d. h. der Neubildung der Schale, habe ich niemals bei *Arcella* beobachtet. Wenn die Amöben sich von der

Textfig. I.
Austreten des Plasmakörpers aus der Schale und spätere Absonderung der Amöben. Nach dem Leben gezeichnet. Zeiss' Achr. AA, CO. 12. Das Tier wurde gezeichnet um 9^h, $9^1/_2{}^h$, 10^h, $11^1/_2{}^h$ vorm. und 6^h nachm.

Mutterschale bis zu einem gewissen Grade entfernt haben, wandeln sie ihre kurzen und breiten Pseudopodien in dünne radial angeordnete um (Textfig. II). Sie haben zu dieser Zeit heliozoenähnlichen Typus. Solche Amöbenformen hat auch Prandtl (1907) in Kulturen von *Allogromia* beobachtet, doch läßt er die Entscheidung offen, ob diese Amöben wirklich in den Entwicklungscyclus von *Allogromia* gehören. Während des heliozoenähnlichen Zustandes befinden sich die Pseudopodiosporen 2—3 Stunden lang in rollender Bewegung auf dem Boden des Kulturgefäßes. Dann nehmen sie wiederum amöboide Form mit breiten und kurzen Pseudopodien an, beginnen sich stärker zu ernähren und wachsen schnell heran. Das Plasma ist stark vacuolisiert, welcher Umstand auf eine Aufquellung hinweist. An ihrer Oberfläche scheidet die Amöbe zu dieser Zeit eine dünne strukturlose Membran aus, die leichtgelbliche Farbe aufweist und ebenso, wie der Körper selbst, eine unregelmäßige Form hat. Indem das Plasma allmählich noch stärker aufquillt, verliert der Amöbenkörper schließlich seine unregelmäßige Kontur, wird kreisrund und füllt in dieser Form die dünne Membran aus, die jetzt verdichtet und erhärtet wird, d. h. sich in die junge *Arcella*-Schale mit ihrer

Textfig. II.
Eine Pseudopodiospore im heliozoenähnlichen Zustande. Nach dem Leben gezeichnet.
Zeiss' Achr. AA, CO. 18.

Mündung umwandelt. Diese Beobachtungen stimmen mit denen von Cattaneo (1879) überein. Dann findet die Mitose statt und damit ist die Umwandlung zur zweikernigen *Arcella* beendet (Fig. 10, 11, 12, 13).

Über diese mitotische Teilung habe ich keine eigene Beobachtungen. Gruber (1892) hat während seiner mehrjährigen Studien über Rhizopoden nur einen einzigen Fall einer solchen mitotischen Teilung gefunden und in seiner Arbeit abgebildet. Diese Teilung ist auf dem Stadium der Tochterplatten dargestellt und ist nach der Meinung Gruber's vollkommen identisch mit der Mitose bei *Euglypha*, wie sie Schewiakow (1888) beschreibt. Von Centrosomen ist zwar nichts zu sehen, „doch", meint Gruber, „zweifle ich nicht, daß sie vorhanden waren". Es folgt dann aus seiner weiteren Beschreibung, daß die Spindelfasern ziemlich stark konvex sind und die Tochtersterne aus den chromatischen Schleifen bestehen. R. Hertwig (1899) hat eine junge *Arcella* beobachtet, deren zwei Primärkerne in der Mitte des Körpers nebeneinander lagen und unzweideutige Spuren von Teilung aufwiesen, d. h. je einen Knäuel von achromatischer Substanz auf den zueinander gekehrten Seiten der Caryosomen hatten, ganz ähnlich, wie es auf den Fig. 2, 3, 4 meiner Arbeit abgebildet ist. Es gibt in der Literatur über Rhizopoden nur diese zwei Beobachtungen in bezug auf die Teilung des *Arcella*-Kernes beim Übergang vom einkernigen Stadium in das zweikernige. Wie schon oben erwähnt, fehlen mir über diese Teilung eigene Beobachtungen, doch stehen die Angaben von Gruber mit meiner Auffassung der Mitose bei *Arcella* im Widerspruch. Es ist ziemlich unzweifelhaft, daß die Mitose in diesem Falle genau so verlaufen muß, wie die synchronische Mitose der zwei Kerne bei Knospungsteilung.

Nach dieser Abschweifung kehre ich nun zu der Schilderung der Rolle zurück, die die Primärkerne und das Chromidium bei der Pseudopodiosporenbildung spielen. Die betreffenden Präparate zeigen folgendes Verhalten. Wie schon oben erwähnt, bleiben die Primärkerne im Restkörper liegen; sie zeigen keine wesentliche Veränderung, höchstens eine leichte Deformierung und ein dichtes Anschmiegen des Caryosoms an die Kernmembran. Das Chromidium gibt einzelne große Chromidialschollen ab, die allmählich den Zusammenhang mit dem übrigen Chromidium verlieren (Fig. 7, 8). Sie bestehen aus etwas dichterem Chromatin, behalten aber dabei deutlich ihre Wabenstruktur. Mit der Zeit bildet sich um die Chromidialschollen eine helle plasmatische Zone, wodurch sie noch deutlicher im Körper zu unterscheiden sind, und die zukünftigen Amöben ihre Kontur erhalten. Nur zu diesem Zeitpunkt bilden sich im Centrum der Chromidial-

Digitized by Google

schollen durch Verdichtung die Amöbenkerne, die später den für die Arcellenkerne charakteristischen Bau eines Bläschens, mit centralem Caryosom, erhalten. Der Rest der Chromidialschollen, der nach erfolgter Bildung des Amöbenkernes noch übrig bleibt, zerfällt in unregelmäßige Stückchen, Stäbchen und Körner (Fig. 7, 8, 9), die noch einige Zeit, nachdem die Amöbe aus der Mutterschale ausgetreten ist, erhalten bleiben und erst allmählich verschwinden. Ob sie völlig zugrunde gehen, so daß das Chromidium der jungen *Arcella* sich ganz neu bilden muß, oder ob sie sich nur sozusagen verstäuben, d. h. in fein gepulverten Zustand übergehen und sich dann später das Chromidium der jungen *Arcella* aus ihnen verdichtet, konnte ich leider nicht genau feststellen. Ich neige mich zu der letzteren Vermutung, weil der ganze Prozeß große Ähnlichkeit mit der von Schaudinn (1903) beschriebenen Bildung des Kernes der macrosphärischen Generation bei jungen Embryonen von *Polystomella crispa* aufweist, die aus Pseudopodiosporen hervorgegangen sind. Die Verdichtung des Chromidiums zum Chromidialring bei jungen Arcellen tritt schon im einkernigen Zustande ein (Martini (1905), Fig. 60 a, c, Taf. XXX), aber der Prozeß kann sich auch verzögern, wie Fig. 13 zeigt, wo eine zweikernige junge *Arcella* mit noch nicht verdichtetem Chromidium abgebildet ist.

Aus dem oben geschilderten Verhalten des Chromidiums während der Pseudopodiosporenbildung folgt demnach, daß derselben keine Bildung von Sekundärkernen vorangeht, sowie daß die Kerne der Pseudopodiosporen sich aus den Chromidialschollen differenzieren und zwar erst nachdem durch eine helle Plasmazone der Körper der zukünftigen Amöbe genau umgrenzt ist.

Die Macro- und Microamöben.

Die zweite Art der amöboiden Fortpflanzungskörper bei *Arcella* stellen die Macro- und Microamöben vor.

R. Hertwig (1899) hat zuerst die Bildung von Kernen aus Verdichtungen an einzelnen Stellen des Chromidiums festgestellt und diese Kerne Sekundärkerne genannt. Bei Besprechung der diesbezüglichen Arbeiten von Bütschli (1875) und von Cattaneo (1879) sagt er, daß, wenn sich die Vermehrung der *Arcella* durch amöboide Körper bewahrheiten sollte, die Bildung der Sekundärkerne mit diesem Zeugungsmodus in Verbindung zu bringen sei. Und nachdem Schaudinn (1903) diesen Zusammenhang bei *Centropyxis aculeata*, *Chlamydophrys stercorea* und anderen Formen deutlich nachgewiesen

hat, konnte darüber auch bei *Arcella* kein Zweifel mehr bestehen. In der Tat hat auch Awerinzew (1906) gefunden, daß Sekundärkerne bei *Arcella dentata* und *Arc. discoides* Ehrb. zur Bildung der Amöben führen, wobei in einigen Fällen größere und weniger zahlreiche Formen, Macroamöben, in anderen kleine und mehr an Zahl, Microamöben, gebildet werden. Dabei ist auch das Schicksal der Primärkerne in den beiden Fällen verschieden: bei den Macroamöben werden sie am Anfang des Bildungsprozesses aus dem Körper ausgestoßen, bei den Microamöben bleiben sie lange Zeit erhalten und degenerieren nur allmählich, bis sie schließlich verschwinden oder durch die austretenden Microamöben ausgestoßen werden.

Meine Beobachtungen stimmen im wesentlichen mit denen Awerinzew's überein. Mir fehlen die ersten Stadien der Kernbildung bei Macroamöben, doch überzeugen mich die Zeichnungen Martini's (1905) und die Beschreibung, die er über den Vorgang gibt, davon, daß Awerinzew auch hier richtig beobachtet hat, wenngleich Martini bei dieser Untersuchung zu anderen Schlüssen kommt, als ich, da er annimmt, daß die hier vorliegenden Veränderungen des Chromidiums auf eine bevorstehende Incystierung hinweisen.

Die Bildung der Microamöben geht in folgender Weise vor sich. Die innere Kontur des Cromidialringes wird unscharf und verwischt und in dieser verwischten Zone treten kleine Klümpchen von verdichteterem Chromatin auf, die verschiedenen Umfang haben (etwa wie in der Fig. 4, Taf. XXXVII bei R. Hertwig, 1899). In anderen Fällen beschränkt sich die Verwischung nicht auf den inneren Rand des Chromidialringes, sondern erstreckt sich auf das ganze Chromidium, das sozusagen anseinanderfließt. Die Klümpchen bilden sich in diesem Falle zerstreut im ganzen Körper (Fig. 16, 17). Auch nach Absonderung der dichten Chromatinbrocken bleiben noch Bestandteile des Chromatins im Plasma verteilt, was dessen starke Färbbarkeit durch Kernfarbstoffe zu diesem Zeitpunkt beweist. Die bisher unregelmäßig geformten Klümpchen nehmen Kugelgestalt an, ihr Chromatin verliert die wabige Struktur und wird homogen. Sie werden von einer hellen Plasmazone umgeben, die im Gegensatz zum übrigen Plasma ganz regelmäßig angeordnete Struktur aufweist. Nachdem sich dann eine Membran — Kernmembran — abgeschieden hat, ist die Bildung des Sekundärkernes vollendet. Die Primärkerne zeigen zu dieser Zeit unzweideutige Spuren der Degeneration. Die Regelmäßigkeit des Kerngerüstes hört auf, einzelne Waben quellen außerordentlich auf und das Caryosom rückt an die Kernmembran und wird vacuolisiert. Stark gefärbte Bänder ziehen sich vom

Caryosom aus nach der Peripherie des Kernes (Fig. 17). Die Form des Kernes wird unregelmäßig, die Kernmembran färbt sich sehr stark. Es hat den Anschein, als ob jetzt Chromatin vom Kern ins Plasma ausgeschieden würde.

Mit der Absonderung des Plasmakörpers um die Sekundärkerne ist die Bildung der Microamöben fertig. Ihre Bildung geht fast gleichzeitig vor sich und sie zeigen in ihrem Innern nie chromatische Körnchen und Stäbchen, wie die Pseudopodiosporen. Ob bei Entstehung der Microamöben der ganze Plasmabestand des Muttertieres verwendet wird oder nicht, hängt von der Zahl der gebildeten Amöben, d. h. von der Zahl der Sekundärkerne ab. Wird das ganze Plasma dabei verbraucht, so daß die Primärkerne allein übrig bleiben, so werden diese aus der Schale ausgestoßen, und wir haben dann ein Bild, wie auf Fig. 19 wiedergegeben ist, wo die ganze Schale nur mit Microamöben erfüllt ist. In diesem Falle zählte ich 39 Amöben, nehme aber an, daß einige aus der Schale schon vorher ausgetreten sind. Bleibt bei Bildung einer geringeren Anzahl von Amöben ein Plasmarest um die Primärkerne erhalten, so bekommen wir ein Bild, wie Fig. 18 darstellt.

Was geschieht nun mit dem Restkörper des Tieres in diesem Falle sowohl, wie bei der Bildung der Pseudopodiosporen? In den

Textfig. III.
Der Restkörper nach dem Austreten der Fortpflanzungskörper. Nach einem Präparat gezeichnet.
Zeiss' Achr. Imm. $^1/_{12}$, CO. 6.

meisten Fällen geht er sofort zugrunde, in anderen konnte ich eine Veränderung des Restkörpers konstatieren, insofern als er ovale Form annimmt; das übriggebliebene Chromidium verteilt sich gleichmäßig in den Waben des Plasmas und zeigt die Bildung von Glycogentröpfchen; die Primärkerne weisen normales Aussehen auf (Textfig. III). Es erscheint dieser Zustand fast wie ein Ruhestadium vor der späteren Regeneration. Wie ich Grund habe zu vermuten,

besteht der Restkörper nach Bildung der Pseudopodiosporen in solcher Form weiter.

Wie schon oben erwähnt, habe ich die ersten Stadien der Macroamöbenbildung nicht beobachten können. Nach der Schilderung von Awerinzew (1906) geht der Vorgang folgendermaßen vor sich (l. c. Taf. III, Fig. 50). Der Chromidialring verliert seine Kontur und verteilt sich gleichmäßig im Plasma. Schon jetzt, d. h. früher, als die Verdichtung der Chromidialsubstanz zu Sekundärkernen vonstatten geht, werden die Primärkerne aus dem Körper ausgestoßen, nachdem sie ihr Chromatin ins Plasma abgegeben haben (*Arcella dentata*, Fig. 50, Taf. III bei Awerinzew, l. c.). Solche ausgeschiedene Primärkerne, die außerhalb des Tieres, das mit Macroamöben erfüllt war, lagen, hatte auch ich Gelegenheit zu beobachten. Awerinzew erwähnt auch noch einen anderen Fall, wo die Primärkerne nicht ausgeschieden werden, sondern an Ort und Stelle verschwinden (*Arcella dentata* [oder *vulgaris*?], Fig. 57, Taf. IV, l. c.). Dieser Zeichnung von Awerinzew entspricht auch die Fig. 29a, Taf. XXIX Martini's (1905), mit dem Unterschied, daß hier mehrere Primärkerne vorhanden sind.

Die Entwicklung der Kerne der Macroamöben aus dem Chromidium geht in gleicher Weise vor sich, wie bei den Microamöben, nur daß in ersterem Fall die Zahl der Kerne geringer ist, die einzelnen Kerne größer und ihre Struktur schärfer ausgeprägt ist. Auch in den Macroamöben finden sich keine Chromatinkörnchen und Stäbchen (Fig. 20), was ihr charakteristisches Unterscheidungsmerkmal von Pseudopodiosporen darstellt.

Die Zahl der Macroamöben bei *Arcella vulgaris* ist ziemlich konstant, sie beträgt meist 8—9.

Der Unterschied in der Zeit, die darüber vergeht, bis die Primärkerne bei Bildung von Macro- bezgl. Microamöben degenerieren, entspricht dem Befunde Goldschmidt's (1907) bei Mastigamöben. Goldschmidt weist schon selbst daraufhin, daß sich seine Ergebnisse mit denen Awerinzew's decken. Dabei ist zu bemerken, daß die Microgameten der *Mastigella vitrea* nicht den Microamöben von *Arcella* entsprechen, sondern den Macroamöben, da sie ein beständiges Element darstellen, das von geißeltragenden Macrogameten aufgesucht wird.

Die Teilungen der Secundärkerne habe ich weder bei Bildung der Micro- noch der Macroamöben beobachten können. R. Hertwig (1899) bildet die Teilung der Sekundärkerne ab (Taf. XXXIX, Fig. 4a—b, 6a—b, 7, 8); sie stellen im allgemeinen das gleiche Schema, wie die mitotische Teilung der Primärkerne, dar. Die Mitose

Digitized by Google

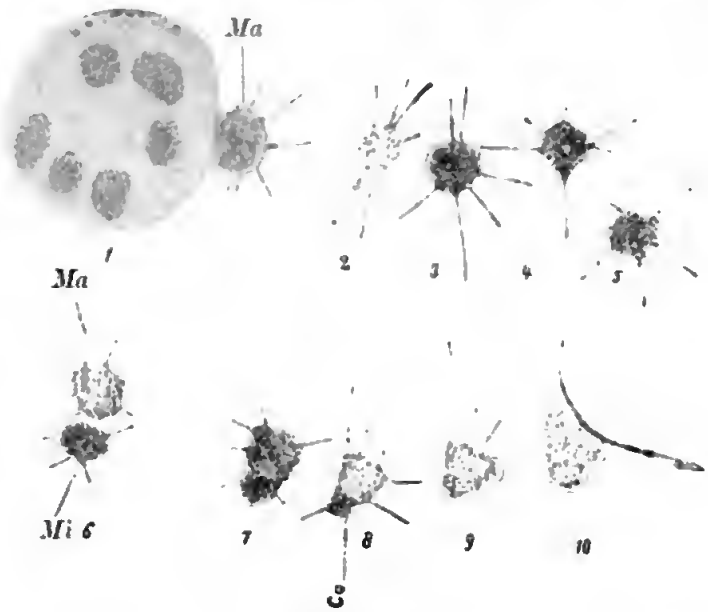
geht vonstatten, während die Kernmembran erhalten bleibt; im Innern der Membran befindet sich der Spindelkörper mit seiner Wabenstruktur, der an beiden Enden die Chromatinanhäufungen zeigt. Auch Awerinzew (1906) hat die mitotische Teilung der Sekundärkerne beobachtet, wie seine Fig. 54, Taf. IV zeigt, und zwar bei der Bildung der Microgameten; dieses Bild zeigt die tonnenförmige Spindel mit Chromatinsicheln an beiden Enden. Die Zeichnungen, die Martini (1905) von der Mitose der Sekundärkerne gibt (Taf. XXX, Fig. 59b), erweisen sich als ungenügend.

R. Hertwig (1899) meint, daß die Teilung der Sekundärkerne synchron vor sich geht und zur Bildung des Tochterindividuums führt, in welches die Hälfte der aus der Teilung hervorgegangenen Kerne übergeht (l. c. Fig. 4, Taf. XXXIX). Durch solche, d. h. vegetative Vermehrung auf vielkernigem Stadium soll sich, seiner Meinung nach, *Arcella* von den übrigen Monothalamien unterscheiden. Oben habe ich hervorgehoben, daß ich die vegetative Vermehrung ausschließlich bei Tieren mit Primärkernen und zwar mit zwei Primärkernen beobachtet habe. Ich kann zurzeit noch keine befriedigende Erklärung für die Hertwig'sche Fig. 4, Taf. XXXIX finden; es ist möglich, daß diese Zeichnung von einer anderen Art *Arcella* mit mehreren Primärkernen hergestellt ist. Ich vermute aber, daß die Teilungen der Sekundärkerne eher mit Reduktionsprozessen im Zusammenhang stehen (vgl. Befunde Prandtl's [1907] bei *Allogromia*) und nicht lediglich eine Vermehrung der Kerne darstellen, wie das Awerinzew (1906) meint. Die Frage kann nur dann gelöst werden, wenn festgestellt wird, wie viele Teilungen der Kerne hintereinander erfolgen, ob zwei oder mehr.

Nachdem ich die verschiedenen Fragen über Macro- und Microamöbenbildung erörtert habe, will ich ihr späteres Schicksal schildern. Die Macro- und Microamöben verhalten sich nach ihrem Austreten aus der Schale genau so, wie die Pseudopodiosporen. Sie verlieren ihre anfänglich kurzen und breiten Pseudopodien und nehmen heliozoenähnliche Gestalt an, wobei die radialen Fortsätze verschieden lang entwickelt sein können. Die Copulation findet statt, während die Tiere diesen Habitus aufweisen. Ich habe nur in einem Fall den ganzen Verlauf der Copulation beobachtet, und meine Zeichnungen (Fig. 14, 15, Textfig. IV) geben die Verhältnisse dabei wieder, wobei Textfig. IV im Leben untersuchte Objekte darstellt. Die heliozoenähnliche Copula nimmt später amöboide Form an. Ihre weitere Entwicklung habe ich nicht verfolgt.

Schon bei Macro- und Microamöben bemerkt man, wenn sie die

Mutterschale verlassen haben, um den Kern eine Zone protoplasmatischer Substanz, die stärkere Färbbarkeit aufweist. Meiner Meinung nach ist damit eine Chromatinausscheidung vom Kerne aus zu konstatieren. Auch Awerinzew (1906) gibt auf Taf. III, Fig. 49 eine Zeichnung der Macroamöbe, wo man eine stärker gefärbte



Textfig. IV.

Stadien der Umwandlung der Macroamöbe (*Ma*) nach dem Verlassen der Mutterschale und ihrer Copulation mit einer Microamöbe (*Mi*); *Co* Copula. Nach dem Leben gezeichnet. Zeiss' Achr. E, CO. 2.

Plasmaschicht um den Kern bemerken kann. Bei den copulierenden Kernen ist diese Schicht noch schärfer ausgeprägt und das Caryosom zeigt Volumenverminderung, wie Fig. 14, 15 zeigen. Mehr über die Entstehung des Chromidiums vermag ich nicht auszusagen, da ich die weitere Entwicklung der Copulae nicht verfolgt habe; meine Auffassung über das Verhältnis von Kern und Chromidium werde ich später am Schluß dieser Abhandlung darstellen.

Plasmogamie und Conjugation.

Ich gehe jetzt zur Erörterung der Frage der Plasmogamie und Conjugation der erwachsenen Tiere über. Bütschli hat beobachtet, daß die Tiere vor Bildung der amöboiden Fortpflanzungskörper eine Art „Conjugation" von zwei bis drei Individuen eingehen. Ähnliche Fälle von Verbindungen durch plasmatische Brücken habe auch ich

beobachtet und einer davon ist auf Textfig. V abgebildet. Man ersieht daraus, wie drei Tiere durch eine gemeinsame Plasmamasse miteinander verbunden sind. Die Schale jedes Tieres ist vollständig mit dem Körper erfüllt, der zwei typische Primärkerne aufweist. Die Tiere trennen sich, wobei die allen drei bisher gemeinsame Plasmamasse gleichmäßig, als Pseudopodien, die sich nach der Trennung lebhaft bewegen, auf die Einzeltiere verteilt ist. Nach einiger Zeit

Textfig. V.
Drei Arcellen vereinigt durch eine gemeinsame Plasmamasse. Die Schalen sind vollständig mit dem Tierkörper angefüllt. Nach dem Leben gezeichnet. Zeiss' Achr. E, HO. 2.

Textfig. VI.
Arcellen mit großen Gasblasen. Nach dem Leben gezeichnet. Zeiss' Achr. E, HO. 2.

treten, wie auch Bütschli (1875) beobachtet hat, in den Tieren Gasbläschen auf (nach Bütschli CO_2), teils vereinzelte und große (Textfig. VI), teils mehrere und kleine. Die Tiere steigen dann zur Oberfläche des Wassers im Kulturgefäß: am nächsten Morgen war nur noch sehr wenig Gasbildung zu konstatieren. Übrigens ist das Erscheinen der Gasbläschen in *Arcella* eine schon lange bekannte Tatsache, die außer Bütschli auch von anderen Autoren, wie von R. Hertwig und E. Lesser (1874), Engelmann (1878), Entz (1878), Awerinzew (1906) und anderen beobachtet worden ist.

Ein anderer Fall von plasmatischer Verbindung dieser Individuen gibt Fig. VII (im Leben untersucht) wieder. Hier ist die Schale nicht ganz durch den Plasmakörper ausgefüllt, der nur einen geringen Raum im Umkreise der Schalenmündung einnimmt. Im Gegensatz zu dem hellen feinvacuolisierten Plasma, das die Verbindung der Tiere herstellt, erscheint die Plasmamenge innerhalb

der Tiere dunkler und von Brocken einer stark lichtbrechenden Substanz erfüllt. Die Primärkerne sind weniger deutlich zu unterscheiden als im vorigen Falle. Bei den Individuen a und b liegt je ein Kern außerhalb der Mündung in dem hellen Verbindungsplasma, der andere bleibt in der Schale liegen. Zum Zwecke der näheren Untersuchung wurden diese Tiere aus der Kultur auf den

Textfig. VII.

Drei Arcellen in Verbindung. Die Körper der Tiere nehmen nur einen Teil der Schalen ein. Nach dem Leben gezeichnet. Zeiss' Achr. E, HO. 2. Die dunkleren Stellen sollen die Anhäufungen der stärker lichtbrechenden Substanz vorstellen.

Objektträger unter Deckglas gebracht. Eines der Tiere, c, löste sich aus der Verbindung, wobei es etwas von der hellen plasmatischen Zwischensubstanz mit in seine Schale aufnahm und so das Volumen seines Körpers vergrößerte. Im Verlaufe der Beobachtung gingen die Tiere zugrunde, wobei ich bemerken muß, daß Arcellenkulturen unter dem Deckglas und im hängenden Tropfen nicht zu halten sind.

Die Beziehungen der Tiere zueinander, wie sie sich auch im oben beschriebenen Falle zu gestalten scheinen, illustriert Fig. 23, die nach einem boraxgefärbten Präparate gezeichnet ist. Hier bemerken wir fünf Individuen, die durch eine verhältnismäßig große, feinvacuolisierte Plasmamasse, in Gestalt einer Kugel, verbunden sind. Wie im vorigen im Leben untersuchten Falle nimmt auch hier der Körper der eigentlichen Tiere nur einen geringen Raum der Schale ein, und ist mit Brocken von Chromatin erfüllt, was darauf schließen läßt, daß die starklichtbrechende Substanz im oben beschriebenen Falle, die am lebenden Objekte nicht genauer untersucht werden konnte, auch aus Chromatin besteht. Kleinere Chromatinklümpchen finden sich auch in der plasmatischen Verbindungsmasse

Digitized by Google

vor. Der Kern des Individuums a weist Spuren von Degeneration auf und liegt schon außerhalb des Körpers des eigentlichen Tieres. Das Individuum b scheint mir im Begriffe zu sein sich aus der Verbindung zu lösen: die Schalenmündung ist nach außen gerichtet, von der großen Plasmakugel abgewendet, indessen kann man vermuten, daß ein Plasmastrang (*Ps*) noch einen letzten Rest der Verbindung darstellt. Es ist möglich, daß die Zahl der Einzeltiere in dieser Verbindung vorher noch größer war und einige Tiere schon ausgeschieden sind, da degenerierende Kerne (*dk*) in der Verbindungskugel, die auch noch Spuren von Caryosomen aufweisen, das vermuten lassen. Es ist wichtig festzustellen, daß die Zahl der einzelnen Chromatinschollen in jedem Tiere ziemlich konstant ist, in diesem Falle z. B. durchschnittlich acht beträgt. Im Tier b sind die Brocken von abgerundeter Form und einer zeigt sogar eine Verdichtung im Centrum. Darum halte ich es nicht für ganz ausgeschlossen, daß Tiere, die derartige Chromatinlagerung aufweisen, später Pseudopodiosporen bilden können. In diesem Falle wäre also die plasmatische Verbindung der Arcellen ein Prozeß, der der Pseudopodiosporenbildung vorangeht.

Weitere zwei Fälle von plasmatischen Arcellenverbindungen zeigen Fig. 21 und 22. Auf der Fig. 21 haben zwei Individuen Macroamöben ausgebildet, das dritte Tier zeigt zwei Primärkerne und viele Sekundärkerne. Auf der Fig. 22 sieht man die Verbindung zweier Tiere, wovon das eine Macroamöben, das andere Sekundärkerne aufweist. In beiden Fällen sind die Individuen mit Sekundärkernen kleiner als die anderen. Auf Grund der oben von mir beschriebenen Bildungsweise der Microamöben nehme ich nun an, daß die Individuen mit Sekundärkernen, wie in den vorliegenden Fällen, später Microamöben bilden werden. Man könnte weiter schließen, daß auch in den Fällen, wo Einzeltiere Micro- und Macroamöbenbildung aufweisen, vorher eine plasmatische Verbindung vorhanden gewesen sei, indessen habe ich bis auf diese zwei zuletzt erörterten Präparate keine Beobachtungen gemacht, die direkt darauf hindeuten.

In der von M. Zuelzer (1904) citierten Arbeit von Jaworowsky (1901) sind folgende Beobachtungen über einkernige *Difflugia globosa* mitgeteilt. Die Individuen vereinigten sich zu zwei; im Plasma konnte man Strömungen bemerken; später gingen die Individuen auseinander; die Primärkerne degenerierten und es entwickelte sich eine große, nicht immer gleiche Anzahl kleiner Kerne. Die Art ihrer Entstehung teilt Jaworowsky nicht mit. Die Kerne erhalten eine Hülle plasmatischer Substanz und treten als „Schwärmer" aus der

Digitized by Google

Schale aus. Ihr weiteres Schicksal ist unbekannt. Wie aus den Untersuchungen von Zuelzer (1904) hervorgeht, bildet das Chromidium bei *Difflugia* die Sekundärkerne. Es findet hier also ein ganz analoger Prozeß, wie bei *Arcella* statt, dem hier nachgewiesenermaßen die plasmatische Verbindung des Tieres vorangeht.

Ich habe ganz absichtlich bisher immer den Ausdruck „plasmatische Verbindung" gebraucht und nie Plasmogamie oder Conjugation, d. h. vorübergehende Verbindung zweier oder mehrerer Individuen ohne oder mit Umtausch von inneren Bestandteilen, Chromidien und Kernen, weil man nicht feststellen konnte, mit welchem von diesen beiden Prozessen man in vorliegenden Fällen zu tun hätte.

Einige Autoren bringen die Bildung der amöboiden Fortpflanzungskörper in Zusammenhang mit Copulation, d. h. mit Verschmelzung zweier Individuen zu einem Tiere. Awerinzew (1906) hat die Copulation bei *Hyalosphaenia*, *Trinema*, *Nebela*, *Euglypha* und *Difflugia* beobachtet und festgestellt, daß dabei nie Caryogamie stattfand. Die Hauptbedeutung der Copulation ist demnach in der Verschmelzung der Chromidien beider Tiere zu suchen. Nach erfolgter Copulation degenerieren beide Kerne, während die Incystierung vor sich geht und zur Bildung der Amöben führt.

Schaudinn (1903) nimmt einen ganz gesonderten Standpunkt zu dieser Frage ein, indem er jeder Verbindung erwachsener Tiere, sei sie nun vorübergehend oder andauernd, einen Einfluß auf das Entstehen amöboider Fortpflanzungskörper abspricht. Bei *Patellina corrugata* Will beobachtete er (1895) die dauernde Verbindung von zwei bis fünf Tieren, die er als „Plastogamie" bezeichnet; eine Caryogamie findet auch hier nicht statt, die beiden Tiere fließen zusammen im Nabel der Schalen und erzeugen die Embryonen. Weil bei *Patellina* die Vermehrung durch Embryonen (= Pseudopodiosporen) stattfinden kann auch ohne daß eine Verschmelzung einzelner Individuen vorangeht, nimmt Schaudinn keinen ursächlichen Zusammenhang beider Vorgänge an. Diese Frage wäre nur zu entscheiden, wenn man feststellen könnte, ob die Verbindung der Tiere auch eine vorübergehende sein kann, d. h. ob die Trennung der Tiere auch vor Bildung der Embryonen erfolgen kann. Die anderen Untersuchungen Schaudinn's über *Polystomella*, *Chlamydophrys*, *Centropyxis* und andere Formen geben keine näheren Aufschlüsse über diese Vorgänge.

Um genau festzustellen, ob Plasmogamie resp. Conjugation bei *Arcella* zu Schizogonie oder Gametogonie führt, dazu fehlen uns noch

Digitized by Google

ausreichende Untersuchungen. Was die Copulation anbelangt, so ist es weder mir, noch anderen Beobachtern bisher geglückt, eine solche genau mit Sicherheit nachzuweisen. Die Copulation erfolgt im Lebenscyclus der Tiere nur einmal. Wenn nun bei *Arcella* eine Copulation der amöboiden Stadien stattfindet, so liegt kein Grund vor, anzunehmen, daß eine Copulation nochmals beim erwachsenen Tiere stattfinden könne. Von diesem Standpunkte aus bin ich der Überzeugung, daß von einer Copulation im erwachsenen Zustande bei *Arcella* nicht zu sprechen ist. Wenn Blochmann (1888), Zuelzer (1904), Awerinzew (1906) eine solche für andere Rhizopoden im erwachsenen Zustande annehmen, so ist dem entgegen zu halten, daß bei den von ihnen untersuchten Formen vorher keine Gametenbildung stattfand, sondern nur Schizogonie, d. h. daß Embryonen gebildet wurden, welche direkt, ohne Copulation zum erwachsenen Tiere heranwachsen.

Verhältnisse zwischen Primärkernen und Chromidien.

Die oben dargelegten Verhältnisse bestätigen, daß die Bildung der Sekundärkerne bei *Arcella* aus dem Chromidium erfolgt, was schon früher durch R. Hertwig (1899) und Awerinzew (1906) festgestellt wurde, ebenso durch Schaudinn (1903) und Zuelzer (1904) bei anderen Objekten und in letzter Zeit durch Goldschmidt (1907) bei *Mastigella vitrea* und *Mastigina setosa*. Schaudinn sieht in dieser Tatsache den Beweis des Vorhandenseins zweier Arten von Chromidialsubstanz, dem trophischen und dem propagatorischen Chromatin. Das erstere ist in unseren Fällen durch die Primärkerne, das zweite durch das Chromidium dargestellt. Besonders scharf tritt diese Unterscheidung bei den Infusorien hervor, wo der Micronucleus dem Chromidium entspricht. Goldschmidt (1904) hat diese Theorie des Kerndualismus erweitert und auch auf die Metazoen ausgedehnt. Von dem Standpunkte Schaudinn's und Goldschmidt's aus müßten bei Rhizopoden, speziell bei *Arcella*, die Primärkerne nur die tropische Funktion ausüben, das Chromidium dagegen nur die generative. R. Hertwig (1904) faßt das Wesen der Chromidialsubstanz anders auf, wobei er sich in der Hauptsache auf seine Beobachtungen der normalen und pathologischen Vorgänge bei *Actinosphaerium* stützt. Er sieht darin den Hauptherd der Plasmafunktionen, d. h. schreibt dem Chromidium auch trophische Tätigkeit zu. Welche dieser beiden Anschauungen wird nun durch die Ergebnisse meiner Beobachtungen über *Arcella* gerechtfertigt?

Die generative Funktion bei *Arcella* steht außer Zweifel. Andererseits ist ebenso zweifellos, daß das Chromidium trophische Funktionen übernimmt. Das beweisen erstens die verschiedenen Zustände des Chromidiums bei verschiedenen physiologischen Zuständen der Individuen. Während des Hungerzustandes zieht sich das Chromidium zusammen und verdichtet sich, wobei es entweder eine kompakte Masse darstellen oder einzelne Brocken bilden kann (in etwas ähnlicher Weise, wie vor der Bildung der Pseudopodiosporen). Unter günstigen Ernährungsbedingungen dagegen zerstreut es sich durch das ganze Plasma; auf Präparaten solcher Individuen stellt das Chromidium ein weit verzweigtes Netz dar. Besonders klar tritt diese Art der Verteilung der Chromidialsubstanz bei Individuen hervor, die auf Nahrungsballen aufsitzen, also eine besonders reichliche Ernährung aufweisen. Die trophische Eigenschaft des Chromidiums wird ferner durch die Entstehung von Glycogentröpfchen innerhalb seiner Ausdehnung bewiesen. Diese Tatsache ist von M. Zuelzer (1904) bei *Difflugia* für Stadien vor der Incystierung und bei *Arcella*-Cysten beobachtet worden; auch ich kann sie bei *Arcella* bestätigen. Wenn das Chromidium nicht ein Herd trophischer Funktionen wäre, so bliebe es unverständlich, warum sich die Glycogentröpfchen ausschließlich im Chromidium und niemals im Plasma bilden. Folglich muß man annehmen, daß das Chromidium bei Rhizopoden beide Arten der Funktionen übernehmen kann, allerdings, muß dabei hervorgehoben werden, zu verschiedenen Zeiten. Awerinzew (1906) vermeidet einen solchen Schluß, indem er annimmt, daß im Chromidium beide Arten von Chromatin gleichzeitig vorhanden sind. Zugunsten dieser letzteren Auffassung könnte vielleicht die Tatsache angeführt worden, daß bei Entstehung der amöboiden Fortpflanzungskörper gewöhnlich nicht der ganze Bestand des Chromidiums aufgebraucht wird; indessen liegen einzelne Fälle vor, wo es doch vollständig verwendet wurde. Dann wird sogar das kurz vorher aus den Primärkernen ausgeschiedene Chromatin, das also bisher nur vegetative Funktionen ausübte, mit zur Bildung der amöboiden Fortpflanzungskörper verbraucht. Wenn wir also nicht schließen wollen, daß auch das Chromatin der Primärkerne zweierlei Funktionen auszuüben befähigt ist, so müßten wir auch im Primärkerne zwei gesonderte Arten von Chromatin annehmen.

Die Chromidialsubstanz scheidet sich aus den Primärkernen des Tieres am Anfang des Lebens und am Ende, d. h. vor der Fortpflanzung durch Amöben, aus; in der Zwischenzeit, im vegetativen Leben, unterbleibt ein solcher Austritt. Daraus folgt, daß die heran-

Digitized by Google

wachsende Chromidialsubstanz sich aus sich selbst heraus vermehrt. Schaudinn (1903) gibt über die Chromidien bei *Polystomella* an, daß sie „während des Wachstums konstant vermehrt werden, teils aus sich selbst, teils durch Abgabe von Chromatin und Plastin seitens des Principalkernes" (l. c., S. 551). Andererseits liegen sehr genaue Beobachtungen von M. Zuelzer (1904) vor, die ergeben, daß der Austritt des Chromatins aus den Kernen bei *Difflugia* nur bei Herbsttieren und bei copulierenden oder conjugierenden Tieren stattfindet: nach Analogie mit *Arcella*, könnte dann die Vermehrung erfolgen, d. h. es findet das Ende des vegetativen Lebens statt. Ein besonders prägnantes Beispiel für das selbständige Heranwachsen des Chromidiums finden wir in der Zygote von *Mastigina setosa*, wo, wie Goldschmidt (1907) beobachtet hat, das Chromidium (Sporetien nach Terminologie Goldschmidt's) aus dem Kerne am Anfang des Lebens der Zygote ausgeschieden wird, und „da nichts darauf hindeutet, daß aus dem Principalkern neuer Nachschub erfolgt, so müssen sie (d. h. Sporetien) sich wohl selbständig ernähren und vermehren".[1]

Das Chromidium stellt also keinen Vorrat einer funktionslosen Substanz dar, die vom Plasma im untätigen Zustand aufgespeichert wird bis es anläßlich der Schizogonie oder Gametogonie aktiv wird. Seine selbständige Vermehrung spricht dafür, daß es auch während des vegetativen Lebens regen Anteil an den Plasmafunktionen nimmt. Aus den angeführten Ausführungen geht hervor, daß bei Rhizopoden von einem Kerndualismus nicht zu sprechen ist, weil weder das Chromidium ausschließlich generative Funktion auszuführen imstande ist, noch die Tätigkeit des Kernes lediglich auf vegetative Funktionen beschränkt bleibt.

Zum Schluß meiner Abhandlung komme ich auf die Frage zurück, deren Behandlung der Zweck dieser Untersuchungen bildete. Welchen Lebenscyclus hat *Arcella vulgaris* Ehrb.? Wie oben beschrieben ist, hat *Arcella* drei Vermehrungsmodi: durch vegetative Teilung, durch Schizogonie und durch Gametogonie. Es könnte scheinen,

[1]) H. Schubotz (1905) beschreibt bei *Amoeba blattae* dunkle Regionen des Plasmas, deren Färbbarkeit „der des Kernes nicht nachsteht"; er hält es nicht für möglich, diese Gebilde mit Chromidien zu identifizieren, „Zunächst und hauptsächlich war der Kern in allen Schnitten, welche die Sonderung des intensiv gefärbten Plasmas in verschieden ausgeprägter Weise zeigten, stets vollkommen erhalten. Von einer Auflösung der Kernmembran oder einem sonstigen Zeichen einer Degeneration war nichts zu sehen." Die Bildung des Chromidiums erfolgt aber im normalen Leben der Zelle und sein Vorhandensein während des vegetativen Lebens ist, wie aus oben Gesagtem hervorgeht, durchaus nicht von irgendwelchen Degenerationserscheinungen begleitet.

Digitized by Google

als ob dies auf Generationswechsel hinwiese: der Amphiont, welcher durch Knospungsteilung sich vermehrt, ergibt Schizonten, die ihrerseits sich vegetativ vermehren und wiederum Amphionten ergeben. Aber erstens konnte ich keine Merkmale für Dimorphismus finden, auf den doch ein Generationswechsel schließen ließe; zweitens bleibt dabei die Rolle des vielkernigen (mit Primärkernen) Stadiums gänzlich unaufgeklärt. Solange dies nicht der Fall ist und solange das spätere Schicksal der Cysten nicht sicherer festgestellt ist, können wir unsere Kenntnis von dem Lebenscyclus der *Arcella* nicht für abgeschlossen erklären.

Ich möchte nun noch einige Worte hinzufügen über Parasiten, die ich gelegentlich bei *Arcella* gefunden habe. Bekanntlich hat Gruber (1892) die *Arcella*-Amöben für Parasiten gehalten. Er geht dabei von dem Standpunkt aus: omnis nucleus e nucleo; und da die Kerne von *Arcella* vorhanden waren, könnten die Amöben nur Parasiten sein: außerdem war eine der Amoeben in Teilung, „was bei einer Schwärmerbildung nicht vorkommen würde". Diese beiden Beweise sind mit der Zeit hinfällig geworden und heute wissen wir, daß die Amöben in den Entwicklungscyclus von *Arcella* hineingehören. Aber das schließt die Möglichkeit nicht aus, daß bei *Arcella* Parasiten vorkommen. Ich habe zwei Arten beobachtet, im Plasma und im Kerne. Die Plasmaparasiten haben die Gestalt von Flagellosporen (Fig. 24, a b), aber ob Geißeln in Ein- oder Mehrzahl vorhanden waren, konnte ich auf dem Präparate nicht unterscheiden. Vielleicht gehören diese Flaggellosporen zum Entwicklungscyclus von *Allogromia*, die Prantl (1907) auch im Körper von *Amoeba proteus* gefunden hat. Jedenfalls habe ich in den Kulturgläsern das Auftreten von kleinen Monothalamien bemerkt, es aber versäumt diese rechtzeitig zu bestimmen (Textfig. VIII). Die Kernparasiten, die die sog. Riesenkerne hervorrufen, gleichen den von Doflein (1907) bei *Amoeba vespertilio* beschriebenen Schmarotzern. Auf den Fig. 24 a, 25 u. 26 sind nur die Endstadien dieser Kernparasiten, vor ihrem Übertritt ins Plasma des Tierkörpers, abgebildet. Sie stellen hier nur chromatische Körnchen (= Kerne der zukünftigen Gameten des Parasiten) vor und sind in konzentrischen Kreisen angeordnet. Die *Arcella* wird auf verschiedenen Stadien ihrer Entwicklung von diesen Parasiten angegriffen. Diese Parasiten sind schon früher von Gruber

Textfig. VIII.
Eine kleine Monothalamie, vermutlich ein Plasmaparasit von *Arcella*. Nach dem Präparat gezeichnet. Zeiss' Achr. Imm. $^1/_{12}$, CO. 6.

(1904), Penard (1905) und zuerst von Dangeard (1894—95), der ihnen den Namen *Nucleophaga* gab, beschrieben worden. Doflein (1907) erwähnt, daß er diese Kernparasiten und auch im Plasma von *Pyxidicula* gesehen hat.

Ich möchte nicht versäumen, meinem hochverehrten Lehrer Herrn Geheimrat Professor R. Hertwig, in dessen Institut diese Arbeit ausgeführt wurde, an dieser Stelle meinen verbindlichsten Dank für seine liebenswürdige Unterstützung und Anregung auszusprechen.

München, Juli 1907.

Literaturverzeichnis.

1906 Awerinzew, S.: Die Süßwasserrhizopoden. Lief. I: Allgemeiner Teil. Lief. II: Systematik der Rhizopoda testacea. Travaux d. l. Soc. d. Natural. d. St. Pétersb. T. XXXVI Lief. 2. (Russisch mit deutschem Resumé.)

1907 —: Beiträge zur Kenntnis der Süßwasserrhizopoden. Arch. f. Protistenk. Bd. VIII.

1888 Blochmann, F.: Zur Kenntnis der Fortpflanzung von Euglypha alveolata. Morph. Jahrb. Bd. XIII.

1877 Buck, H.: Einige Rhizopodenstudien. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXX.

1875 Bütschli, O.: Zur Kenntnis der Fortpflanzung bei Arcella vulgaris Ehrbo. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XI.

1879 Cattaneo, P.: Intorno all' ontogenesi dell' Arcella vulgaris Ehrbo. Atti d. Soc. Ital. delle Sc. naturali T. XXI.

1878 Engelmann, W.: Über die Gasentwicklung im Protoplasma lebender Protozoen. Zool. Anz. Bd. I.

1878 Entz, G.: Zur Gasentwicklung im Protoplasma lebender Protozoen. Ibid.

1894—95 Dangeard, P.: Parasites du noyau et du protoplasma. Le Botaniste, Poitiers 1894 95. fasc. 6. (Citiert nach Gruber [1904], Penard [1905] und Doflein [1907])

1903 —: Contribution à l'étude des Diplozoaires. Comp. rend. d. Séan. de l'Ac. de Paris T. CXXXVI.

1907a Doflein, Fr.: Fortpflanzungserscheinungen bei Amöben und verwandten Organismen. Sitz.-Ber. d. Ges. d. Morph. u. Physiol. in München 1907.

1907b —: Studien zur Naturgeschichte der Protozoen. V. Amöbenstudien. Arch. f. Protistenk. Suppl.-Bd. I.

1904a Goldschmidt, R.: Die Chromidien der Protozoen. Arch. f. Protistenk. Bd. V.

1904b —: Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebezellen. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ontog. Bd. XXI.

1907 —: Lebensgeschichte der Mastigamöben Mastigella vitrea n. sp. und Mastigina setosa n. sp. Arch. f. Protistenk. Suppl.-Bd. I.

Digitized by Google

1882 Gruber, A.: Die Teilung der monothalamen Rhizopoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 61.
1892 —: Eine Mitteilung über die Kernvermehrung und Schwärmerbildung bei Süßwasserrhizopoden. Ber. d. Naturf. Ges. in Freiburg i. Br. Bd. VI.
1904 —: Über Amoeba viridis Leidy. Zool. Jahrb. Bd. VII. Festschr. f. Weissmann.
1898 Hertwig, R.: Über Kernteilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung von Actinosphaerium eichhorni. Abh bayer. Akad. d. Wiss. Bd. XIX.
1899 —: Über Encystierung und Kernvermehrung bei Arcella vulgaris Ehrbg. Festschr. f. Kupffer.
1904 —: Über physiologische Degeneration bei Actinosphaerium eichhorni. Festschr. f. Haeckel.
1874 Hertwig, R. u. Lesser, E.: Über Rhizopoden und denselben nahestehende Organismen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. X Suppl.
1901 Jaworowsky, A.: Przyczynek do znajomosci rozmnazánia roznóżek (Rhizopoda) slodkowodnych. Kosmos VI. (Citiert nach M. Zuelzer [1904].)
1905 Martini, E.: Beobachtungen an Arcella vulgaris Ehrbg. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 79.
1905 Penard, E.: Observations sur les Amibes à pellicule. Arch. f. Protistenk. Bd. VI.
1907 Prandtl, H.: Der Entwicklungskreis von Allogromia sp. Arch. f. Protistenk. Bd. IX.
1896 Rhumbler, L.: Beiträge zur Kenntnis der Rhizopoden (III, IV u. V). Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 61.
1898 —: Zelleib-, Schalen- und Kernverschmelzungen bei Rhizopoden. Biol. Centralbl. Bd. XVIII S. 21, 33, 69, 113.
1895 Schaudinn, Fr.: Über Plastogamie bei Foraminiferen. Sitz.-Ber. d. Ges. naturf. Freunde zu Berlin 1895 Nr. 10.
1899 —: Untersuchungen über den Generationswechsel von Trichosphaerium sieboldii Schn. Abh. d. k. Akad. Wiss. Berlin.
1903 —: Untersuchungen über die Fortpflanzung einiger Rhizopoden. Arb. a. d. kais. Gesundheitsamte Bd. XIX Heft 3.
1888 Schewiakoff, W.: Über die karyokinetische Kernteilung der Euglypha alveolata. Morph. Jahrb. Bd. XIII.
1905 Schubotz, H.: Beiträge zur Kenntnis der Amoeba blattae und A. proteus. Arch. f. Protistenk. Bd. VI.
1904 Zuelzer, M.: Beiträge zur Kenntnis von Difflugia urceolata Carter. Arch. f. Protistenk. Bd. IV.

Tafelerklärung.

Tafel XXI.

Alle Figuren dieser Tafel, außer Fig. 5, welche von Herrn Dr. Fr. Doflein gezeichnet ist, sind mit dem Abbe'schen Zeichenapparat in Objekttischhöhe und mit Zeiss' Apochr. Imm. 2 mm CO. 6 entworfen. Alle Figuren beziehen sich auf *Arcella vulgaris* Ehrbg.

Fig. 1—4. Die vorgerückteren Stadien der Knospungsteilung von *Arcella vulgaris* Ehrbg.

Fig. 5 (gezeichnet von Dr. Fr. Doflein). Ein früheres Stadium desselben Prozesses.

Fig. 6. Übergang vom zweikernigen Stadium der *Arcella vulgaris* zum vierkernigen.

Fig. 7—8. Bildung der Pseudopodiosporen.

Fig. 9. Restkörper nach der Bildung der Pseudopodiosporen. Die letzteren weisen Chromatinstäbchen und -körner auf.

Fig. 10. Junge durch Schizogonie entstandene *Arcella* noch in amöboider Form, nach dem Verschwinden der Chromatinpartikelchen. Um den Kern herum sieht man die ersten Spuren der Chromidialsubstanz.

Fig. 11—12. Heranwachsen der jungen *Arcella*.

Fig. 13. Junge zweikernige *Arcella* mit noch nicht verdicktem Chromidialnetz.

Fig. 14. Copula mit sich nähernden Kernen der Macro- und Microamöbe.

Fig. 15. Zusammenfließen der beiden Kerne in der Copula.

Tafel XXII.

Die Fig. 24b ist mit Zeiss' Apochr. Imm. 2 mm, CO. 18, die Fig. 23 mit demselben Objektiv und CO. 4, alle anderen Figuren sind mit gleichem Objektiv und CO. 6, alle in Objekttischhöhe, abgebildet.

Fig. 16—17. Entstehung der Sekundärkerne bei *Arcella vulgaris* vor der Bildung der Microamöben.

Fig. 18. Bildung der Microamöben; Restkörper vorhanden.

Fig. 19. Bildung der Microamöben ohne Restkörper.

Fig. 20. Ausgebildete Macroamöben.

Fig. 21. Drei Arcellen in Vereinigung durch Plasma, zwei Tiere haben Macroamöben, eines Sekundärkerne ausgebildet (in dem unten liegenden Tiere sind die Macroamöben nicht gezeichnet).

Fig. 22. Zwei Arcellen in Plasmaverbindung; das kleinere Exemplar hat Sekundärkerne, das größere Macroamöben ausgebildet.

Fig. 23. Ein Fall der Vereinigung vieler Tiere, wahrscheinlich zum Zwecke der Pseudopodiosporenbildung.

Fig. 24a. Eine junge *Arcella* mit zweierlei Parasiten. Vom Arcellenkörper bleiben nur noch spärliche Reste (*r*) des Plasmas mit Chromidialsubstanz übrig. *Kp* Kernparasiten, *Pp* Plasmaparasiten.

Fig. 24b. Ein Plasmaparasit.

Fig. 25—26. Kernparasiten in einer noch jüngeren *Arcella* und in einer Arcellenamöbe.

Lippert & Co. (G. Pätz'sche Buchdr.), Naumburg a/S.

Digitized by Google

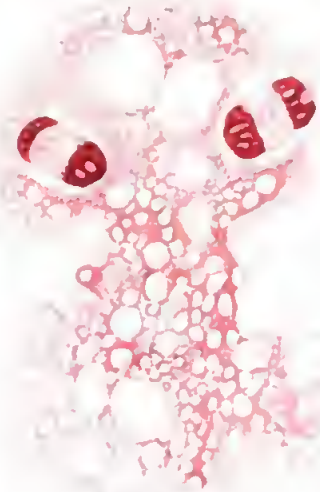


Fig. 1.

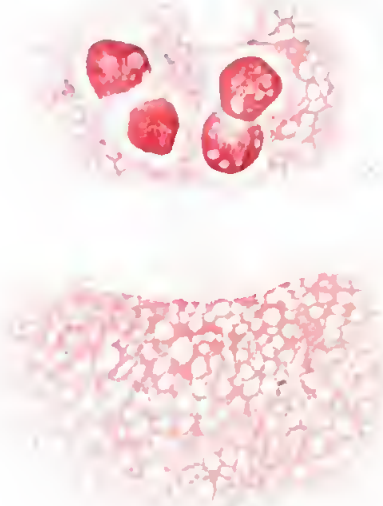


Fig. 2.

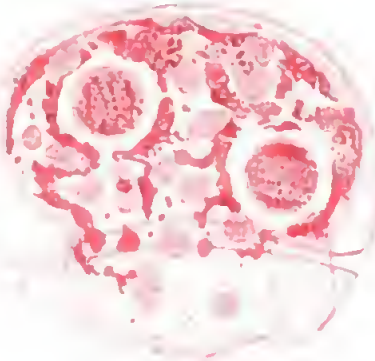


Fig. 5.

Fig. 6.

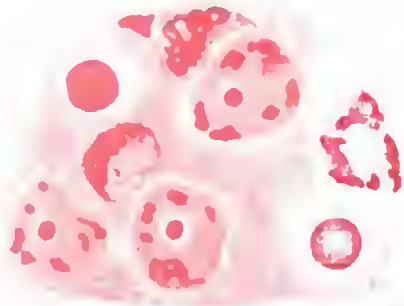


Fig. 8.

Fig. 9.

W. Elpatiewsky u. F. Doflein (Fig. 5) gez.

Verlag v. Gustav

Digitized by Google

Fig 3.

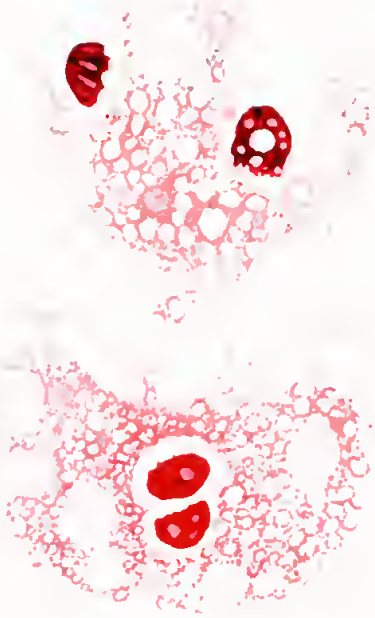


Fig. 4.

Fig. 7.

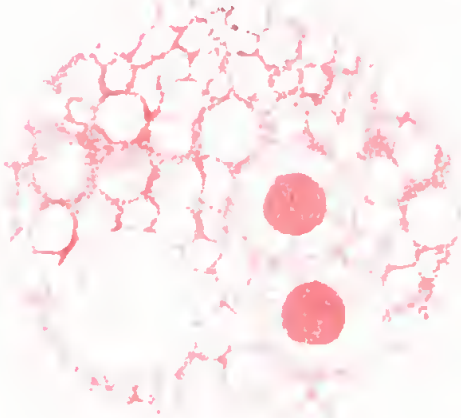


Fig. 13.

Fig. 10.

Fig. 14.

Fig 11.

Fig. 12.

Fig. 15.

Fischer, Jena

Lith. Anst. v. E. Wesse, Jena

Digitized by Google

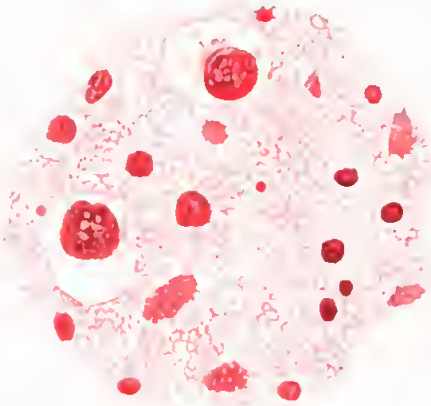
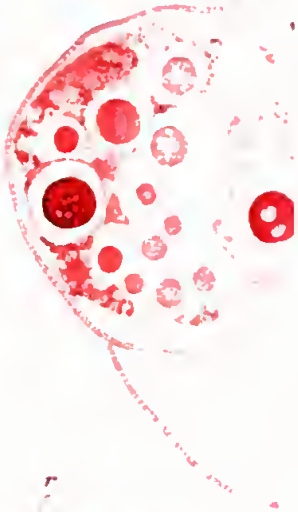


Fig. 16.

Fig. 17.

Fig. 21.



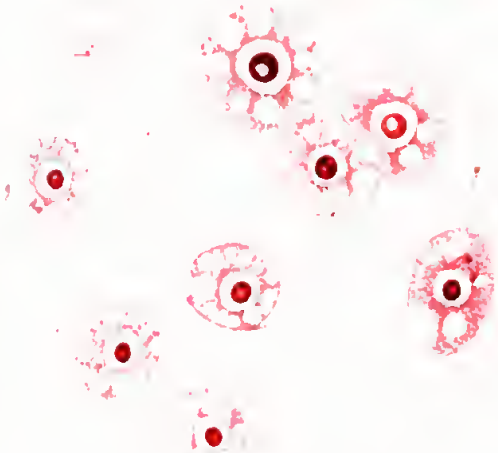


Fig. 20.

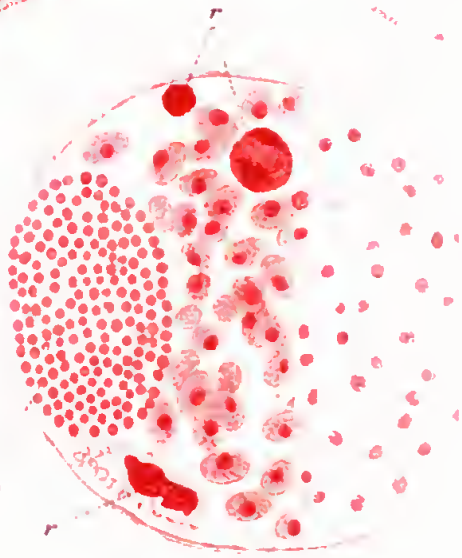
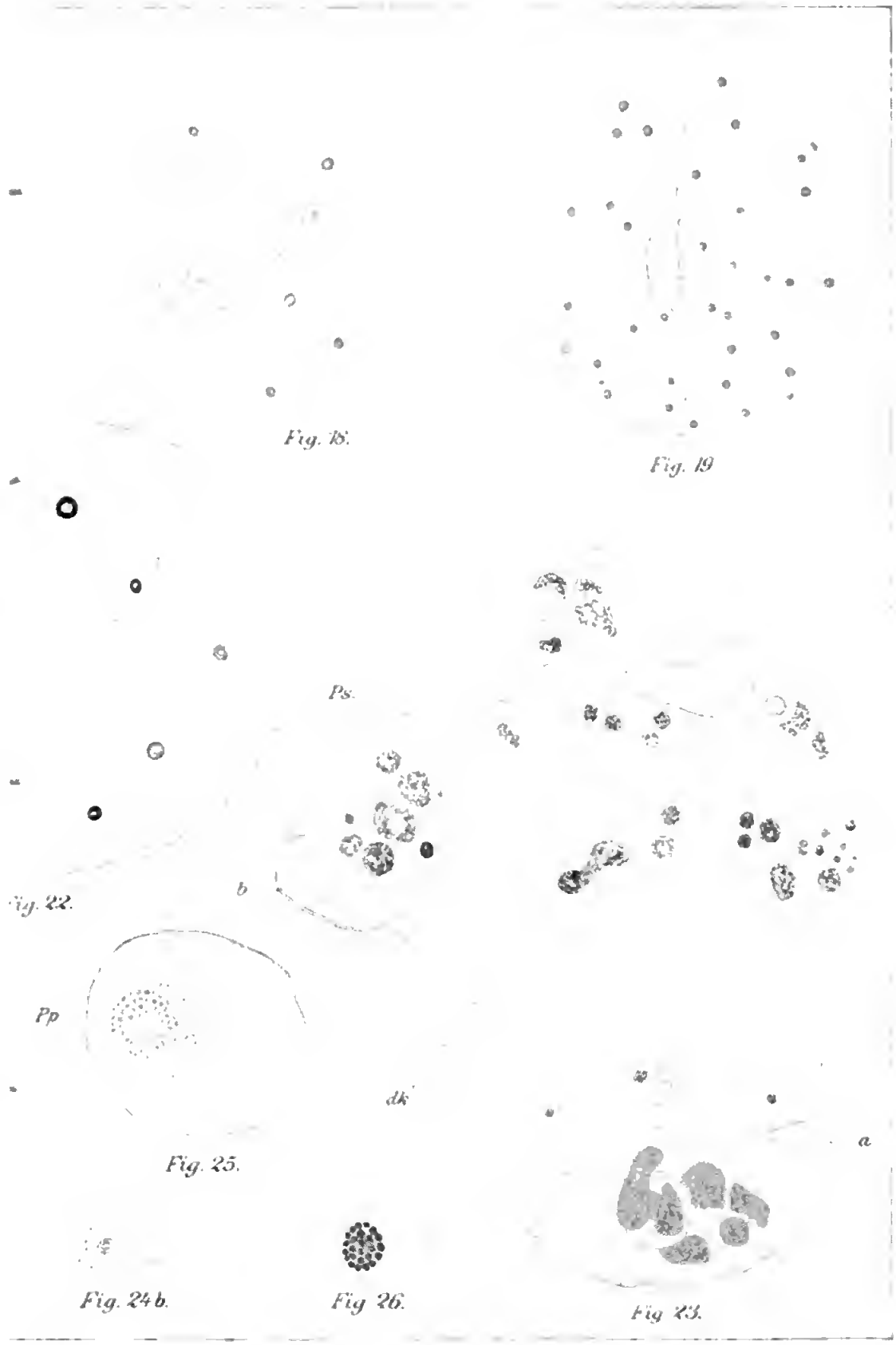


Fig. 24a.

W. Elpatiewsky, del.

Verlag · Gust

Digitized by Google



Fischer. Lith. Anst. v. E. Hesse in Berlin.

Digitized by Google

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Archiv für Protistenkunde

Jahr/Year: 1907

Band/Volume: 10_1907

Autor(en)/Author(s): Elpatiewsky W.

Artikel/Article: Zur Fortpflanzung von Arcella vulgaris Ehrbg. 445-466