

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Noctiluca miliaris SURIRAY.
Beiträge zur Morphologie, Physiologie und Cytologie.

I. Morphologie und Physiologie.
(Beobachtungen an der lebenden Zelle.)

Von

Dr. phil. nat. et med. **Andre Pratje.**
Zoologisches Institut der Universität Breslau.

(Hierzu Tafel 1—5 und 9 Textfiguren.)

Inhaltsübersicht.

	Seite
A. Einleitung und Geschichte	2
B. Morphologie und Physiologie der agamen Zelle	5
I. Die Membran und die peripheren Organellen	5
a) Die Membran	5
Abwerfen der Hüllschicht (Regeneration)	7
b) Die Organellen	8
1. Das Staborgan	8
2. Das Peristom	11
3. Der Tentakel (Bandgeißel)	11
Bewegung des Tentakels	12
4. Zahn und Lippe	14
5. Die Fadengeißel	15
II. Protoplasmastruktur	15
a) Plasmanetz	16
b) Zentralplasma	20
III. Der Kern	21
IV. Der Zellsaft	22
V. Über das Vorkommen von Fett bei <i>Noctiluca</i>	22
a) Bisherige Beobachtungen über Fett bei Protozoen	23
b) Fett bei <i>Noctiluca</i>	24

	Seite
1. Versuche	25
α) Lösungsversuche	25
β) Färbungsversuche	29
2. Deutung der Versuche	32
α) Ätherische Öle	32
β) Lipide	33
γ) Cholesterinester	34
δ) Neutralfette	36
3. Verbreitung des Fettes in der Zelle	36
4. Entstehung des Fettes	39
5. Bedeutung des Fettes	43
VI. Biologie und Physiologie	45
a) Lebensbedingungen	45
b) Ernährung	46
c) Inanitionserscheinungen	48
d) Leuchten	53
C. Fortpflanzungserscheinungen	58
I. Teilung und Schwärmerbildungsteilungen	58
a) Zellteilung	58
b) Schwärmerbildungsteilungen	63
II. Die freien Schwärmer	67
III. Plasmogamie und Copulation	74
a) Beobachtungen	75
b) Kritik	80
D. Zusammenfassung und Ergebnisse	84
Literaturverzeichnis	88
Tafelerklärung	95

A. Einleitung und Geschichte.

Noctiluca miliaris, der Organismus, welcher die Hauptursache des Meerleuchtens in den nordischen und vielen anderen Meeren darstellt, ist das Objekt von schon sehr zahlreichen eingehenden Untersuchungen gewesen. Ich habe noch einmal die gesamte über *Noctiluca* und die Cystoflagellaten erschienene Originalliteratur in einem Verzeichnis zusammengestellt (I, S. 88—91), welches nicht weniger als 70 Nummern aufweist. Auf die ältere Literatur näher einzugehen, kann ich mir versagen, da BÜTSCHLI (I, 1885 a) dieses bereits in ausgezeichneter Weise in seiner Bearbeitung der Protozoen in BRONN'S Klassen und Ordnungen des Tierreichs getan hat. Seitdem sind noch eine Anzahl Arbeiten erschienen: PLATE (I, 1889) macht einige kurze Bemerkungen über *Noctiluca*, über ihre Conjugation und das durch *Noctiluca* hervorgerufene Meerleuchten. Auf einige

seiner Beobachtungen werde ich weiter unten kurz zurückkommen. POUCHET machte (I) 1888 und 1889 einige kurze Mitteilungen in der Soc. de Biol. und in der Acad. des Sci. zu Paris. Seine Ergebnisse hat er (I) 1890 zusammenfassend dargestellt. Er hat zahlreiche kleine Beobachtungen gemacht über die Morphologie, die Neu- und Rückbildung der Organellen, über künstliche Ernährung mit gekochtem Eigelb, über Teilung, Schwärmerbildung und über den Einfluß verschiedener chemischer Mittel auf *Noctiluca*. MASSART (I, 1893) machte Experimente über die Reizbarkeit der Noctilucen, indem er den Einfluß verschiedener Reize und Chemikalien auf das Leuchtvermögen untersuchte. AURIVILLIUS (I, 1898) macht Angaben über das Vorkommen von *Noctiluca* im Skagerak. HAMBURGER (I, 1913) stellt die bisherigen Fundorte in den nordischen Meeren zusammen. EMMERLING (I, 1909) unterwirft die Eiweißstoffe einer eingehenden makrochemischen Analyse. WEITLANER (I, 1902) schildert die Erscheinungen des Meerleuchtens. Die Arbeiten von GOETHART und HEINSIUS (I, 1892), TEMPÈRE (I, 1898) und BROWNE (I, 1902) standen mir nicht zur Verfügung. FAURÉ-FREMIET (I, 1910) bringt eine kurze Notiz, daß die kontraktile Fasern des Tentakels Mitochondrien seien. Die Arbeiten von ISHIKAWA (I, 1891, 1894 a u. b und 1899), CALKINS (I, 1899), DOFLEIN (I, 1900) und VAN GOOR (I, 1917 u. 1918) beschäftigen sich in der Hauptsache mit cytologischen Fragen, insbesondere mit der Kernteilung.

Trotz dieser häufigen und eingehenden Untersuchung waren noch eine große Anzahl von Problemen ungelöst, wie wir in der weiteren Arbeit im einzelnen sehen werden. Vor allem aber ist die Entwicklung und der Lebenszyklus von *Noctiluca* bisher noch ganz unbekannt.

Nicht nur die Lücken in der besonderen Morphologie, Anatomie, Physiologie, Entwicklungsgeschichte und Cytologie ließen eine Neuuntersuchung der *Noctiluca* lohnend erscheinen; auch zur Untersuchung allgemeiner Fragen und Probleme schien die *Noctiluca* ein sehr geeignetes Objekt zu sein. Schon seit längerer Zeit versucht man, die physiologischen Vorgänge der höheren Organismen auf die Funktionen der Zellen zurückzuführen. Hierzu wurden seit jeher die Protisten mit Vorliebe verwendet, da ihr Organismus aus einer einzigen Zelle besteht, welche allein lebensfähig ist, isoliert untersucht und den verschiedensten äußeren Bedingungen unterworfen werden kann. Unter den Protozoen gehört die *Noctiluca* zu den größten bekannten Formen, erreicht sie doch normalerweise eine Größe von $\frac{1}{2}$ —1 mm Durchmesser, sogar solche von 2 mm

sollen vorkommen. Dabei tritt sie zu gewissen Jahreszeiten in großen Mengen auf und ist dann auf den biologischen Meeresstationen sehr leicht zu beschaffen. Obwohl sie ein Planktonorganismus ist, besitzt sie eine relative Widerstandsfähigkeit und läßt sich auch relativ leicht kultivieren. Ist es doch gelungen, sie 3—6 Wochen in Kulturgläschen zu halten. POUCHET (I, 1890) führte sogar Ernährung mit zerkleinertem gekochten Eigelb durch. Daß uns *Noctiluca* vielerlei Fragen, auch von allgemeinerem Interesse aufgibt, kann man auch daraus ersehen, daß CARNOY (I, 1884) in seiner „Biologie cellulaire“ die *Noctiluca* als Musterbeispiel dafür anführt, wie die verschiedenen Forschungsmethoden der Zellbiologie an einem konkreten Fall durchgeführt werden können. Unsere heutigen erweiterten Kenntnisse der Protozoenzelle, neuartige Methoden und die moderne physikalisch-chemische Betrachtungsweise der lebenden Substanz läßt außerdem manche alte Beobachtung in neuem Lichte erscheinen.

Alle diese Gesichtspunkte bestimmten mich, während eines Aufenthalts an der Biologischen Anstalt in Helgoland im Jahre 1913, die *Noctiluca* zu meinem Studienobjekt zu wählen. Die Fortsetzung und der Abschluß dieser Studien wurde leider durch den Krieg und meinen Eintritt in den Heeresdienst 5 Jahre unterbrochen. Erst im August-September 1919 konnte ich bei einem abermaligen sechswöchentlichen Aufenthalt auf Helgoland meine Untersuchungen an lebenden Organismen wieder aufnehmen.

An dieser Stelle möchte ich meinem hochverehrten Lehrer Herrn Prof. DOFLEIN meinen allerherzlichsten Dank aussprechen für die erste Anregung zur Wahl des Objektes, für die mannigfachen Ratschläge, mit denen er mich unterstützt und für das rege Interesse, welches er stets meiner Arbeit entgegengebracht hat. Vor allem aber habe ich von ihm gelernt, nicht einseitig zu werden, sondern das Objekt von den verschiedensten Seiten aus anzugreifen und die allgemeinen biologischen Probleme im Gesicht zu behalten.

Herrn Prof. HEINCKE danke ich für die mehrmalige Überlassung eines Arbeitsplatzes an der Biologischen Anstalt in Helgoland und auch den anderen Herren der Anstalt, die mir stets in jeder Weise entgegengekommen sind.

B. Morphologie und Physiologie der agamen Zelle.

I. Die Zellmembran und die peripheren Organellen.

Die älteren Autoren haben sich viel darüber herumgestritten, ob *Noctiluca* eine besondere Membran besitzt oder nicht. Die ersten Beobachter haben alle eine allseitig vorhandene Membran beschrieben; von den späteren Autoren auch QUATREFAGES, HUXLEY, DÖNITZ, VIGNAL und ROBIN; während CIENKOWSKI und BÜTSCHLI sich gegen das Vorhandensein einer besonderen Zellmembran aussprachen.

Heute hat sich unsere Auffassung über die Zellmembran grundlegend verändert. Wir wissen, daß wirklich „nackte“ Zellen überhaupt nicht existieren können, und selbst Formen wie Amöben besitzen eine Membran. Diese Membran kann allerdings außerordentlich dünn sein, bis zu $0,6 \mu\mu$. Solch dünne Membranen sind mikroskopisch natürlich nicht sichtbar. Trotzdem sind wir berechtigt, noch von einer Membran zu sprechen, da sie alle physikalischen Eigenschaften einer Membran besitzen. Es handelt sich um semipermeable Membranen, die für gewisse Substanzen durchlässig, für andere undurchlässig sind.

Daß wir in der äußeren Hüllschicht der *Noctiluca* nicht eine chemische Substanz vor uns haben, die ganz anders als die Substanz des übrigen *Noctiluca*-Körpers aufgebaut ist, wie etwa die Zellmembran der Pflanzen, steht wohl außer Frage. Die Hüllmembran der *Noctiluca* besteht auch aus Protoplasma, also aus Eiweißstoffen. Es gelang mir, mittels der MILLON'schen Probe eine deutliche Rotfärbung der äußersten Zellschicht zu erhalten, was zum Überfluß noch die Frage ganz einwandfrei beantwortet. Doch hindert die Beschaffenheit der Hautschicht aus Protoplasma keineswegs die Möglichkeit, daß wir trotzdem eine Membran vor uns haben.

Auch bei den Pflanzen ist übrigens die eigentliche Plasmamembran nicht die äußere aus Zellulose bestehende Zellmembran. Diese stellt hauptsächlich ein Stützorgan der protoplasmatischen Zelle dar. Erst die darunter befindliche feine Plasmamembran ist es, die für das Leben und die Funktion der Zelle von ausschlaggebender Bedeutung ist; denn sie reguliert den Stoffaustausch der Zelle.

Auf die verschiedenen bestehenden Theorien über die Natur dieser Plasmahaut will ich hier nicht näher eingehen. Die Lipoidtheorie und die Emulsionstheorie stehen auf der einen Seite, die Annahme von eiweißartigen Membranen oder einem Häutchen aus

anorganischen Kolloiden auf der anderen Seite. Ich persönlich neige zu der Ansicht, wenigstens für *Noctiluca*, daß die Zellmembran aus eiweißartigen Kolloiden besteht, in welche vielleicht Lipide eingelagert sind. Doch ist die Zusammensetzung der Membran für unsere jetzige Betrachtungsweise nicht von ausschlaggebender Bedeutung. Manche Autoren sprechen lieber nur von einer Plasmagrenzschicht, von einer Hautschicht, anstatt von einer eigentlichen Membran. Das ist nur ein Streit um Worte. Physikalisch herrschen auf alle Fälle an der Oberfläche des Protoplasmas andere Bedingungen als im Innern, im physikalischen Sinne haben wir eine Membran vor uns.

Auch die Entstehung und Neubildung der Zellmembran ist physikalisch zu erklären. In der Physik hat das GIBBS'sche Theorem ziemlich allgemeine Anerkennung gefunden. Es besagt, daß ein gelöster Stoff positiv adsorbiert wird, wenn er die Oberflächenspannung erniedrigt; GIBBS hat diesen Satz für ein Gasgemisch abgeleitet, doch gilt er auch für flüssige Lösungen. Nun wird die Oberflächenspannung des Wassers in besonders hohem Maße durch Eiweißkörper und ihre Spaltungsprodukte, sowie durch Lipide und Fette herabgesetzt; daher müssen diese Substanzen an der Oberfläche konzentriert werden, bis die Oberflächenspannung ihr Minimum erreicht hat. Diese Stoffe bilden die kolloidalen Oberflächenhäutchen.

An der Oberfläche, an den Teilen, welche mit dem umgebenden Wasser in Berührung stehen, tritt meist eine Gelatinierung des Protoplasmas ein, eine Art Gerinnung oder Koagulation. Dadurch wird eine noch größere Festigkeit der oberflächlichen Schicht erzeugt.

Die so entstandenen Grenzschichten sind aber immer noch Kolloide, deren Gelatinierung mehr oder weniger weit fortgeschritten ist; d. h. die eine geringere oder größere Festigkeit besitzen. Diese Kolloide behalten stets die Eigenschaft, quellbar zu sein. Sie können Wasser in sich aufnehmen oder auch abgeben, je nach den Verhältnissen der äußeren Umgebung. Die festen Gele können wieder in Sole überführt werden, eine Erscheinung, wie wir sie bei der Rückbildung der Organellen vor der Teilung und Schwärmerbildung bei *Noctiluca* beobachten können. Der umgekehrte Vorgang findet bei der Neubildung der Organellen statt. Es kann eine Adsorption und eine Einlagerung von Stoffen in die Membran stattfinden. Kurz, die physikalischen Verhältnisse der Membran sind in dauernder Veränderung, wir haben keineswegs ein starres physikalisches System vor uns.

Bei der *Noctiluca* ist die äußere Hüllmembran nicht sehr fein;

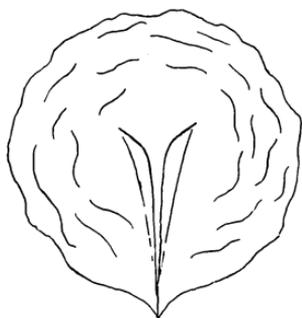
sondern im Gegenteil, sie ist ziemlich fest; denn die Noctilucen haben für Planktonorganismen eine relativ große Widerstandsfähigkeit gegenüber äußeren Einflüssen. An gewissen Teilen der äußeren Hautschicht ist die Festigkeit und die Dichte des Protoplasmas noch bedeutend größer, nämlich an den Organellen am Tentakel, im Zahn und dem Staborgan. Daß auch das Staborgan aus einer dichteren, festeren Protoplasmasubstanz besteht und nicht, wie BÜTSCHLI annahm, nur eine Hautfalte der übrigen Hautschicht darstellt, darauf werde ich im folgenden näher eingehen. Diese Organellen werden vor der Teilung und der Schwärmerbildung zurückgebildet bzw. eingezogen, d. h. die festere Protoplasmanasse wird in flüssigeres Protoplasma verwandelt, die Gele werden in den Solzustand übergeführt. Wir haben reversible Kolloide vor uns.

Einen augenscheinlichen Beweis für das Vorhandensein einer festeren Hüllmembran bietet auch jene Erscheinung, die bereits PLATE (I, 1889) und POUCHET (I, 1890) erwähnen, daß nämlich die *Noctiluca* auf äußere Reizung oder leichte Verletzung hin die äußere Hüllmembran abwirft, das flüssigere Protoplasma nach dem Innern zusammenzieht und sich mit einer neuen Membran umgibt (Taf. 1 Fig. 4 u. 5). Nun haben wir die abgeworfene Membran isoliert vor uns, die eine deutliche feste Beschaffenheit besitzt und in leichte Falten gelegt ist, da der innere Zelldruck zur Strafferhaltung der Membran fehlt. Dieses Abwerfen der äußeren Hüllschicht geschieht außerordentlich leicht, meist schon auf einen gelinden Druck hin, wie er z. B. durch ein aufgelegtes Deckglas erzeugt wird, welches mit nicht ganz genügend hohen Wachsfüßchen versehen ist. Doch wird diese Erscheinung nicht nur künstlich hervorgerufen, sondern man findet solche Stadien auch häufig unter den frisch aus dem Meere gefangenen Noctilucen.

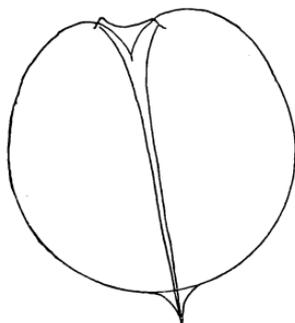
Meist werden die lebenswichtigeren Organellen nicht mit abgeworfen, sondern sie bleiben im Zusammenhang mit dem übrigen *Noctiluca*-Körper, insbesondere Tentakel, Peristom und Flagellum; meist aber auch das Staborgan. Dieses ist bei der festeren Beschaffenheit der Organellen wohl verständlich, während es andererseits für den Organismus außerordentlich zweckmäßig ist, da diese Organellen für ihn von großer Bedeutung sind. Beim Abwerfen der Hülle zieht sich das feine Protoplasmanetzwerk, welches dicht unter der Hautschicht liegt, mit dem weitverzweigten Plasmanetz im Innern von der Membran zurück. Es bildet sich nun sofort eine neue Membran. Dieses kann man sich dadurch erklären, daß man annimmt, daß das flüssigere Protoplasma mit dem Wasser in

Berührung kommt und sich verschiedene Bestandteile des Plasmas und Lipoide an der Oberfläche ansammeln, um den Oberflächendruck zu vermindern, welche dann gelatinisiert werden. Der so neugebildete *Noctiluca*-Körper ist natürlich viel kleiner als derjenige, aus dem er hervorgegangen ist. Daher stehen die von dem alten Körper beibehaltenen Organellen in einer ungleichen Proportion zum neuen *Noctiluca*-Körper, wobei dieser manchmal ganz absonderliche Formen annimmt (Taf. 1 Fig. 4 u. 5). Mit der Zeit nimmt das Individuum wieder an Größe zu und wir haben wieder normale *Noctilucen* vor uns. Es handelt sich hier wahrscheinlich um gewisse Regenerationsvorgänge und so wurden solche Stadien auch bereits von CIENKOWSKI, DÖNITZ, BÜTSCHLI und PLATE beschrieben und gedeutet. Diese Vorgänge sind äußerst zweckmäßig für den Organismus; aber andererseits können wir sie auf Gesetzmäßigkeiten der physikalischen Chemie zurückführen.

Ich konnte auch beobachten, daß das Staborgan mit abgeworfen wird und an der abgeworfenen Hüllmembran sitzen bleibt (Textfig. A). Hier zeigt es sich ganz deutlich, daß das Staborgan nicht nur, wie BÜTSCHLI annahm, eine einfache Falte der gewöhnlichen Zellhaut darstellt und im übrigen nur durch die zahlreichen hier ansetzenden



Textfig. A.



Textfig. B.

Protoplasmafäden gebildet wird. Es handelt sich vielmehr um einen bedeutend festeren, stark verdickten Teil der Zellmembran. Die feinere Struktur dieser Partie ist allerdings die gleiche wie die der übrigen Hautschicht, nur an den Rändern des Staborgans kann man nichts davon erkennen.

Individuen, welche ein großes Staborgan besitzen und die sich etwas zusammengezogen haben, lassen bisweilen das Ende des Staborgans als scharfen spitzen Stachel über die übrige Körperwand hervorragen (Textfig. B). Hierbei ist es ganz augenfällig, daß das

Staborgan ein festes Gebilde darstellt, sehr viel fester ist als die übrige Zellmembran, welche an der Stelle der Hervorragung durch die Spitze des Staborgans mit emporgezogen wird. Solche Bilder machen es einem unverständlich, wie BÜTSCHLI zu seiner Behauptung kommen konnte, daß sich keinerlei membranöse Verdickung nachweisen ließe und dabei scharf gegen die früheren Autoren polemisiert, die teilweise das Staborgan schon richtig gedeutet hatten. STEIN (I, 1883) bezeichnet es z. B. als „Stabplatte“, welche Bezeichnung ich für ziemlich treffend halte.

Die Dicke und Festigkeit des Staborgans ist allerdings etwas schwankend und nicht immer so kräftig wie in den eben besprochenen Fällen. Vor der Teilung wird das Staborgan bekanntlich zurückgebildet und später bei den Tochtertieren wieder neu erzeugt. Diese Neubildung des Staborgans nach der Teilung konnte ich genau im Leben verfolgen. Die Staborgane werden von den beiden Tochtertieren meist ganz symmetrisch und synchron gebildet (Taf. 1 Fig. 6). Zahlreiche Protoplasmafäden des inneren Protoplasmanetzes treten an diesen Stellen an die Körperoberfläche; die Enden legen sich nebeneinander und verschmelzen miteinander. In diesem frühen Neubildungsstadium haben wir also Verhältnisse vor uns, wie sie BÜTSCHLI für die ausgebildeten Tiere annahm. Durch die verstärkte Ansammlung des Protoplasmas entsteht eine verdickte Stelle in der übrigen Zellmembran. Wahrscheinlich lagern sich durch die Berührung mit dem umgebenden Wasser und infolge der veränderten Oberflächenspannungskräfte festere Stoffe aus dem Protoplasma an der Oberfläche ab.

Das feine Plasmanetzwerk, welches sich an der Oberfläche des *Noctiluca*-Körpers befindet, hat BÜTSCHLI (I, 1885a) eingehend beschrieben. Die Seiten dieser polygonalen Maschen sind nicht immer gleich lang, sondern wir finden an manchen Stellen der *Noctiluca*-Oberfläche auch ganz langgestreckte Maschen. Ihre Gestalt hängt nämlich ganz von den Plasmasträngen und Fäden ab, welche vom Körperinnern an die Oberfläche herantreten. Die letzten Ausstrahlungen dieser Plasmazüge setzen meist in den Schnittpunkten des oberflächlichen Plasmanetzes an. Ich habe den Eindruck, daß dieses oberflächliche Maschenwerk sich direkt unter der eigentlichen Körpermembran befindet, welche ihrerseits eine mehr gleichmäßige Struktur besitzt.

Zu dieser Annahme veranlaßt mich außer den oben dargestellten Gesichtspunkten auch die Beobachtung, daß beim Absterben der Zellen die Zellmembran ohne Plasmanetz erhalten bleibt, höchstens

mit einigen daraufsitzenden Fetttropfchen, während sich das feine Plasmanetz der Oberfläche zusammen mit den inneren Plasmazügen nach dem Zentralplasma zurückzieht. Die gleiche Erscheinung konnten wir bereits oben bei lebenden Organismen beobachten, welche ihre äußere Hülle abwerfen und Regenerationsstadien bilden.

Zu beiden Seiten des Staborgans befindet sich oft eine dichtere Protoplasmaansammlung. Dieses Plasma ist bisweilen von zahlreichen kleinen Vakuolen durchsetzt.

Die äußere Schicht der *Noctiluca* ist bei stürmischem Wetter oft ziemlich stark gefaltet, so daß die Tiere ein ganz unregelmäßiges Aussehen haben und bisweilen die absonderlichsten Formen bilden. Das konnte ich jedesmal an frisch gefangenen Tieren beobachten, wenn draußen stürmisches Wetter geherrscht hatte. Setzte ich solche Individuen in Kulturgefäße, so war bereits nach wenigen Stunden der innere Zelldruck wieder hergestellt und die Tiere hatten ihr normales rundliches Aussehen wieder erlangt.

Nachdem wir die allgemeine äußere Membran und das Staborgan bereits besprochen haben, bleibt uns noch übrig, über die Organellen in der Gegend des Peristoms einige Bemerkungen und Beobachtungen mitzuteilen.

Ich benutze diese Gelegenheit, um einige Abbildungen des ganzen Organismus zu geben, und zwar in der Ansicht von verschiedenen Seiten (Taf. 1 Fig. 1—3), um so das Verständnis des Baues der *Noctiluca* und der gegenseitigen Lage der einzelnen Organellen zu erleichtern. Der Hauptgrund hierzu war für mich die Tatsache, daß die Abbildungen, welche die meisten Lehrbücher von der *Noctiluca* geben, ziemlich ungenügend sind und keine klare Vorstellung von dem Bau dieser Tiere geben. Teils sind die Bilder sehr stark schematisiert, teils anscheinend nach konserviertem Material gezeichnet, an welchen die Strukturen nur noch mit Mühe zu erkennen sind. Ich erwähne nur einige Beispiele weit verbreiteter Bücher: HERTWIG (II, 1916) gibt in seinem Lehrbuch der Zoologie auf p. 190 eine Abbildung im Anschluß an CIENKOWSKI, bei welcher das Staborgan gar nicht dargestellt ist und nach der man von dem Peristom, Zahn und Lippe, von der Insertion des Tentakels und der Fadengeißel kaum eine richtige Vorstellung bekommt. Ähnlich liegen die Verhältnisse in der Darstellung im DOFLEIN'schen Lehrbuch der Protozoenkunde (I, 1916 p. 634). Die Abbildung in STEUER, Planktonkunde (II, 1910 p. 295) läßt Einzelheiten vermissen. VERWORN (II, 1915 p. 305) gibt in seiner „Allgemeinen Physiologie“ eine Weiß-schwarz-Zeichnung, auf der jene Organellen auch nicht

deutlich zu erkennen sind. Leider fehlt jegliche Angabe, wie diese Abbildung entstanden ist. Ist sie nach dem Leben gezeichnet oder auf Grund anderer Bilder, soll es ein leuchtendes Exemplar darstellen, ein Tier im Dunkelfeld, oder eine „negative“ Darstellung eines Individuums im durchfallenden Licht? Dies letztere scheint mir das wahrscheinlichste.

Die Abbildungen bei BÜTSCHLI (I, 1885 a) in BRONN's Klassen und Ordnungen des Tierreichs geben zwar alle Einzelheiten ziemlich einwandfrei wieder, geben aber doch keine ganz genügend klare Vorstellung des lebenden Organismus. Die besten Abbildungen hat bisher wohl ROBIN (I, 1878) gegeben, die aber anscheinend ziemlich wenig bekannt geworden sind.

Das Peristom erscheint auf der Abbildung von BÜTSCHLI (I, 1885 a, Taf. 49 Fig. 14 b und I, 1885 b, Taf. 28 Fig. 34) wie eine Art Kragen, während es in Wirklichkeit nur eine Einsenkung der Kugeloberfläche darstellen soll, ähnlich der Einsenkung bei einer Aprikose oder einem Pfirsich. So senkrecht wie in BÜTSCHLI's Abbildung sind die Seitenwände dieser Einbuchtung nicht immer, sondern meist mehr oder weniger flach. Betreffs der Lage der eigentlichen Mundöffnung (Cytostom) kann ich im wesentlichen die Beobachtungen BÜTSCHLI's (I, 1885 a p. 1055) bestätigen. Sie liegt nämlich im Grunde des Peristoms und nimmt fast die ganze Länge ihres Grundes ein (Taf. 1 Fig. 3). Sie stellt also einen ganz langgestreckten Spalt dar, welcher vorn in der Nähe der sog. „Lippe“ zu beginnen scheint. Bei bestimmter Lage des *Noctiluca*-Körpers kann man in die Tiefe des Peristoms hineinschauen.

Die sog. „Bandgeißel“ oder der „Tentakel“ ist bereits genau von BÜTSCHLI (I, 1855 a p. 1055 ff. und I, 1885 b p. 572) beschrieben worden, so daß ich keine neuen Beobachtungen mehr hinzuzufügen habe. Namentlich das proximale Ende hat eine besonders harte Membran, die ihm eine ziemlich feste Beschaffenheit verleiht. Infolge dieser Starrheit und Steifheit kommt es gelegentlich vor, daß der ganze Tentakel in der Nähe seiner Basis abbricht und nur ein kurzer Stumpf übrig bleibt.

Die Neubildung des Tentakels nach der Teilung konnte ich in zahlreichen Fällen beobachten (Taf. 4 Fig. 30 u. 31). Er bildet sich aus der „Sphäre“, jener Protoplasmamasse, die bei der Teilung eine Rolle gespielt hat. Auch ISHIKAWA (I, 1899 p. 247) konnte bereits die Entstehung der Bandgeißel aus der „Sphäre“ oder, wie er es nennt, dem „Archoplasma“ feststellen. Zuerst bildet sich ein kleiner dicker Fortsatz, der die gleiche Struktur besitzt wie das

Protoplasma der Sphäre, von einer Querstreifung ist noch nichts zu erkennen. Allmählich wird dieser Fortsatz immer schmaler und länger, und nach ca. 12—24 Stunden hat er seine volle Länge erreicht und inzwischen auch seine Querstreifung angenommen. Er ist nun bereits dauernd in schlängelnder Bewegung. Nach ROBIN (I, 1878) sollen die ganzen Neubildungsvorgänge in nicht ganz einer Stunde vollendet werden; diese Beobachtungen kann ich nicht bestätigen; ich fand vielmehr, daß die erforderlichen Zeiten stets bedeutend größer sind.

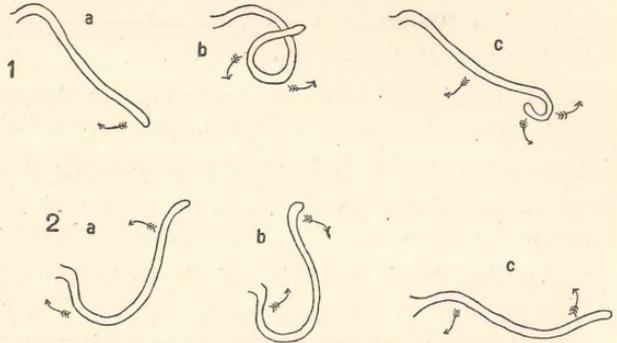
ROBIN sagt, daß der Vorgang der Neubildung des Tentakels in der Weise vor sich gehe, daß in dem kegelförmigen Fortsatz, der sich von dem Zentralplasma aus gebildet hat, eine Öffnung, eine Öse entsteht. Dieser ösenartige Fortsatz wächst immer mehr in die Länge; das eine Schleifenende wird dicker als das andere, endlich löst sich die dünnere Hälfte von ihrem Untergrund los. Die so entstandene Bandgeißel soll sich dann in die Länge strecken und bewegen. Eine derartige Entstehung des Tentakels konnte ich in keinem einzigen Falle beobachten, obwohl ich eine große Anzahl von Teilungen genau verfolgen konnte. Ich fand vielmehr, daß die erste warzenartige Erhebung immer mehr in die Länge wächst und direkt zur Bandgeißel wird, ohne daß vorher die von ROBIN beschriebene Öse sich bildet (Taf. 4 Fig. 30 u. 31). Auf diese Neubildungsvorgänge werde ich bei der Besprechung der Teilung noch zurückkommen.

Wie die Neubildung des Tentakels konnte ich auch seine Rückbildung vor der Teilung zur Ausbildung des sog. „Ruhezustandes“ beobachten. Er wird nicht, wie ROBIN (I, 1878) vermutet, einfach abgeworfen, sondern vielmehr langsam zurückgebildet und eingezogen (Taf. 1 Fig. 8 d—f). Zuerst geht die Querstreifung verloren, man bemerkt nur noch undifferenziertes, granuliertes Protoplasma. Allmählich wird die Bandgeißel immer kürzer (Fig. 8 d u. e) und schließlich sind keinerlei Reste mehr zu erkennen. Es ist augenscheinlich eine Verflüssigung der Protoplastenteile, besonders der membranartigen Verdickungen des Tentakels eingetreten und dieses flüssigere Protoplasma dann von dem Zentralplasma der Zelle aufgenommen worden.

Die Bandgeißel ist meistens in einer trägen Bewegung. Bald liegt sie ganz in das Peristom eingeschlagen, bald wird sie weit herausgestreckt. Die Zahl der Bewegungen beträgt meistens 2—4 in der Minute, doch ist die Geschwindigkeit manchmal etwas größer, so konnte ich 8—9 Schlag in der Minute zählen. Ich habe einige

Skizzen einiger aufeinanderfolgender Stadien der Bewegung angefertigt, die ich in Textfig. C wiedergebe; und zwar in der Ansicht von oben (1a—c) und in der Ansicht von der Seite (2a—c). Von oben erkennt man eine allmähliche Einrollung des distalen Endes (1a u. b); darauf streckte es sich wieder aus (1b u. c) und der ganze Tentakel schlägt ein wenig nach unten (1c u. a).

Von der Seite gesehen beobachtet man deutlich das Einschlagen der Bandgeißel in das Peristom (2a u. b). Nun bewegt sich das proximale Ende nach oben, das distale nach unten (2b) und auf diese Weise streckt sich der Tentakel in die Länge und weit aus dem Peristom heraus.



Textfig. C.

Der erste Teil des Vorgangs verläuft sehr viel schneller als der letzte; im ausgestreckten Zustande tritt meist eine kurze Ruhepause ein, um dann das Spiel von neuem zu beginnen (2c u. a). Der ganze Vorgang macht den Eindruck einer Suchbewegung. Eine nennenswerte Fortbewegung erfolgt durch diese Geißelbewegung nicht. Doch konnte ich in meinen Kulturen beobachten, daß das Tier durch eine lebhaftere Bewegung des Tentakels (8—9 Schlag in der Minute) in eine langsame Rotation gerät. Auch diese Erscheinung möchte ich als Suchbewegungen deuten; denn durch die Rotation kommt die Peristomgegend und der Tentakel mit den verschiedensten Partien des umgebenden Mediums in Berührung. Eine wesentliche örtliche Fortbewegung ist mit der Rotation jedoch nicht verbunden. Zwei Individuen, welche aus einer Teilung hervorgegangen waren, und deren Bandgeißeln sich in lebhafter Bewegung befanden, lagen selbst nach mehreren Tagen immer noch an der gleichen Stelle im Kulturglase nebeneinander, wo sie entstanden waren.

Ich bin der Ansicht, daß die *Noctiluca* überhaupt keine aktiven Schwimmbewegungen macht, weder durch Tentakel- oder Geißelbewegung, noch durch Kontraktion des Körpers und des Peristoms. Das Schwimmen an der Oberfläche erfolgt rein passiv dadurch, daß die Noctilucen ein geringeres spezifisches Gewicht besitzen, als das umgebende Seewasser. GOETHART u. HEINSIUS (I, 1892) und MASSART (I, 1893) haben es mit 1,014 bestimmt, während das umgebende

Medium ein spezifisches Gewicht von durchschnittlich 1,024—1,028 besitzt. Nur bei einer bewegten Wasseroberfläche werden die Tiere hierdurch etwas in die Tiefe getrieben, während sie sonst immer an der Oberfläche schwimmen. An ruhigen windstillen Tagen bedecken sie oft in einer mehrere Zentimeter dicken Schicht die Oberfläche des Meeres und bilden breite schmutzige Streifen, die weithin mit bloßem Auge zu sehen sind. Diese großen Ansammlungen von *Noctiluca* fand ich meistens an den sog. „Stromkanten“, also in den Gebieten des Wassers, wo die eigentliche Strömung aufhört oder wo Strömungen zusammentreffen. Das beweist uns, daß die Tierchen passiv durch den Strom fortbewegt werden und sich nun an den Ruhekanten des Stromes ansammeln. Außer durch Meeresströmungen können sie auch durch den Wind fortgetrieben werden.

An der Basis des Tentakels befinden sich zwei Falten in der Membran des *Noctiluca*-Körpers, die anscheinend eine festere Beschaffenheit als die übrige Membran besitzen und leistenartige Verdickungen darstellen. Sie verlaufen senkrecht zur Basis der Bandgeißeln und bilden so eine Stütze für sie (Taf. 1 Fig. 3). Außer diesen beiden senkrechten Falten erstreckt sich von der Basis des Tentakels in der Richtung der Mundöffnung eine kräftigere dicke Leiste, welche in einen zahnartigen Vorsprung übergeht, den sog. „Zahn“ (Fig. 3). Diese Zahnleiste liegt in einer Höhe mit der übrigen Zelloberfläche und überragt mit ihrem freien zahnartigen Fortsatz den tief sich nach unten erstreckenden Abgrund des Peristoms.

Diese leistenartige Verdickung, die sich von der Basis der Bandgeißel bis zum Zahn erstreckt, konnte ich bei allen lebenden, vegetativen agamen Individuen beobachten, während sie an konservierten Exemplaren, wie die anderen Peristomorgane, häufig nur mit Mühe zu erkennen waren. Das erklärt die Angabe von BÜTSCHLI (I, 1885 a p. 1058). Der sog. „Zahn“ besitzt meist drei Spitzen (Taf. 1 Fig. 3); doch können sie auch weniger ausgeprägt sein (Fig. 1). Diese Spitzen der Zahnleisten liegen nicht ganz in einer Ebene, wie man aus der Seitenansicht erkennt (Fig. 2), auf welcher gleichzeitig die „überragende“ Stellung des Zahnes deutlich hervortritt.

Auch der gegenüberliegende andere obere Rand der Peristomwand ist manchmal leistenartig verdickt und erstreckt sich bis an die Basis der Bandgeißel (Taf. 1 Fig. 1 u. 3); doch ist die Verdickung und die Erstreckung nach vorn auf dieser Seite nicht immer so stark ausgebildet.

In der Nähe des Zahnes am Anfang der eigentlichen Mundöffnung sehen wir einen zungenförmigen Vorsprung, der als „Lippe“ bezeichnet wird. Er liegt etwas tiefer als der „Zahn“. Die hintere Kante dieser Lippe geht direkt in die eine Seite der Mundspalte über (Fig. 3).

Die Fadengeißel (oder „Cilie“ der älteren Autoren) scheint mir nicht direkt an dieser Lippe zu entspringen. Ich sah sie immer unter dem „Zahn“ hervorkommen (Taf. 1 Fig. 1 u. 3). Sie inseriert jedoch nicht direkt am Zahn, sondern bedeutend tiefer an der Peristomwand. Häufig liegt die Geißel in das Peristom eingeschlagen und ist dann infolge der darüber befindlichen Zahnleiste nicht zu sehen. Sie ist nicht etwa in dauernder Bewegung, sondern sie liegt lange Zeit ruhig an dieser Stelle, von Zeit zu Zeit kommt sie jedoch hervor und führt schlängelnde Bewegungen aus. Man sieht kürzere und längere Wellen über die Cilie hingleiten.

Unterhalb der ganzen Ausdehnung der Mundöffnung von der Gegend der Lippe bis zum Ende des Peristoms soll sich nach BÜTSCHLI'S Erfahrungen das Zentralplasma als längliche Masse erstrecken. In einigen Fällen konnte ich die gleiche Beobachtung machen, doch sehr häufig hat das Zentralplasma eine mehr rundliche Gestalt und liegt unterhalb eines Abschnitts der Mundöffnung, während sich gegen das andere Ende hin höchstens einige Ausläufer des Zentralplasmas erstrecken.

An dem dem Tentakel abgekehrten Ende des Peristoms beginnt das sog. „Staborgan“ (Taf. 1 Fig. 1—3). Nähere Einzelheiten darüber haben wir bei der Besprechung der Zellmembran kennen gelernt. Alle diese Organellen sind bereits von BÜTSCHLI (I, 1885 a) und zum Teil auch schon von den älteren Autoren dargestellt worden. Meine Beobachtungen weichen nicht wesentlich von ihnen ab. Da jedoch, wie bereits erwähnt, die weitverbreiteten Abbildungen die meisten dieser Organellen vermissen lassen, wollte ich zur Erläuterung der Abbildungen doch einige kurze Angaben machen.

II. Protoplasmastruktur.

Nachdem ich meine Beobachtungen über die äußere Plasmanschicht, die Zellmembran und die damit in Zusammenhang stehenden Organellen mitgeteilt habe, wollen wir uns mit dem Zentralplasma und dem von ihm ausstrahlenden inneren Plasmanetz beschäftigen.

In neuester Zeit hat DOFLEIN (II, 1916) die Pseudopodien der

Rhizopoden mit dem modernen Verfahren der Dunkelfeldbeleuchtung einer Neuuntersuchung unterzogen und ist dabei teilweise zu sehr interessanten Ergebnissen gelangt. So schien es von einigem Interesse zu sein, auch das Protoplasmanetzwerk bei *Noctiluca* nach diesen Methoden zu untersuchen; denn bei *Noctiluca* handelt es sich um ein Plasmanetz innerhalb der Zelle, während das Plasmanetz bei den Rhizopoden mit dem umgebenden Wasser in Berührung steht. Die äußeren physikalischen Bedingungen sind also verschieden. Die Enden des *Noctiluca*-Protoplasmanetzes sind an der Oberfläche der Zelle befestigt, so daß die einzelnen Plasmafäden im Zellinnern aufgespannt sind, während bei den Rhizopoden die Enden der Plasmafäden meist nicht befestigt sind, sondern frei ins Wasser hinausragen. Es bestehen also ziemlich bedeutende Unterschiede zwischen beiden, die eine Untersuchung des *Noctiluca*-Protoplasmas als sehr wünschenswert erscheinen ließ.

Zur Dunkelfeldbeleuchtung benutzte ich den LERTZ'schen Spiegelkondensator. Dieser stellt einen sog. Zweiflächenkondensator dar. Ich gebrauchte die Ausführung B. Dieser ist in Plattenform hergestellt und kann auf jedem beliebigen Mikroskop verwendet werden.

Die *Noctiluca* ist zur Untersuchung im Dunkelfeld nicht so geeignet, wie die Pseudopodien der Rhizopoden. Die Objekte, die bei der Dunkelfeldbeleuchtung verwendet werden sollen, müssen möglichst dünn und durchsichtig sein. Das ist bei den Noctilucen nicht der Fall; denn sie besitzen meist eine ziemlich beträchtliche Dicke (durchschnittlich ca. $\frac{1}{2}$ mm). Es läßt sich nur eine Ebene scharf einstellen; bei der Dunkelfeldbeleuchtung erzeugen die über oder unter der eingestellten Ebene befindlichen Punkte des Präparates größere Lichtkreise und Reflexe, die außerordentlich störend wirken. Drückt man den *Noctiluca*-Körper durch das Deckglas etwas zusammen, damit das Präparat flacher wird, so legt sich die Oberfläche des Tieres in Falten und jede einzelne dieser Falten leuchtet hell auf. Ferner sendet die dichte Zentralplasmamasse ein sehr helles Licht aus, welches das weniger helleleuchtende Plasmanetz überstrahlt und dadurch weniger deutlich erkennbar werden läßt. Denn die Dunkelfeldbeleuchtung beruht im wesentlichen auf einer scharfen Kontrastwirkung. Dieser Fehler ließ sich zum Teil dadurch ausgleichen, daß man das Zentralplasma mehr an den Rand des Gesichtsfeldes brachte und dann die Randstrahlen mittels einer Blende im Tubus abblendete.

Die angeführten Störungen machten sich besonders bei stärkeren Vergrößerungen bemerkbar, während sie bei den schwächeren Trocken-

systemen weniger in Erscheinung traten. Trotz dieser Schwierigkeiten konnte ich bei *Noctiluca* vermittels des Dunkelfeldes allerlei Beobachtungen machen, die zur Erklärung der Struktur des Protoplasmas bei *Noctiluca* beitragen. Zum Vergleich habe ich stets die Objekte auch im durchfallenden Lichte betrachtet.

Im *Noctiluca*-Körper konnte ich verschiedenartige Plasmastränge und Fäden unterscheiden. Die dicken vom Zentralplasma ausgehenden Stränge haben entweder eine mehr fibrilläre Natur und bestehen dann aus einer größeren Anzahl eng nebeneinander verlaufender Protoplasmafasern (Taf. 3 Fig. 15 u. 17 oben) oder aber sie bestehen aus einer mehr homogenen, flüssigeren, kolloidalen Substanz, in welche einzelne kleinere und größere Körner eingelagert sind (Taf. 3 Fig. 16).

In den feineren Plasmasträngen und Fäden konnte ich häufig einen helleren, stärker lichtbrechenden Achsenfaden erkennen, der im Dunkelfeld sehr hell aufleuchtet (Fig. 7, 17, 18 u. 19). Diese Achsenfäden hatten eine festere, widerstandsfähigere Beschaffenheit als das übrige Plasma; trotzdem schienen sie mir aber doch stets aus flüssigem Protoplasma zu bestehen und sich nicht im festen Aggregatzustand zu befinden. Sie waren also nicht ohne weiteres mit den aus „Stereoplasma“ bestehenden Achsenfäden der Rhizopoden-Pseudopodien zu identifizieren. Die Existenz solcher aus dickflüssiger Substanz bestehender Achsenfäden läßt sich dadurch erklären, daß diese Fäden innerhalb der Zelle ausgespannt sind und nicht frei in den Raum gestreckt werden, was auch den Unterschied zu den Rhizopoden-Pseudopodien aufhebt. An den ganz feinen Fäden konnte man an den Achsenfäden nur an einzelnen Stellen kleine Körnchen erkennen, die sich bisweilen darauf entlang bewegten (Fig. 21 u. 22). Dickere Fäden bildeten sich dadurch, daß sich größere Massen flüssigeren Protoplasmas am Achsenfaden ansammelten. Häufig bildeten sich im Plasma zahlreiche kleine Vakuolen (Fig. 18 u. 20).

An anderen Fäden war es nicht möglich, einen Achsenfaden nachzuweisen. Diese bestanden nur aus dünnflüssigerem Protoplasma (Fig. 16). Manchmal gingen Fäden der einen Art in Fäden der anderen Art über. Da es sich nur um verschiedene physikalische Zustände der gleichen Substanz, nämlich des kolloidalen Protoplasmas handelt, läßt sich dieser Übergang von dem zähflüssigeren in den dünnflüssigeren Zustand wohl verstehen. Das auf dem Achsenfaden befindliche dünnflüssigere Protoplasma erhebt sich an einigen Verästelungsstellen ein wenig von dem Achsenfaden und geht allmählich in den abgehenden Seitenast über (Fig. 7, 15, 16, 22).

Das innere Plasmanetz der *Noctiluca* macht auf den ersten Blick einen ziemlich unveränderlichen Eindruck. Beobachtet man aber die einzelnen Fäden und Verästelungen näher, dann bemerkt man, daß das Plasmanetz in dauernder Bewegung ist. Am deutlichsten wurde mir diese Veränderung klar, als ich anfang, die Plasmastrukturen zu zeichnen. Es war fast unmöglich, eine bestimmte Plasmaverteilung auf dem Papier festzuhalten; denn während man noch an einem Plasmafaden zeichnete, war im nächsten Augenblick das Bild unter dem Mikroskop ein ganz anderes geworden.

Bald kontrahieren sich einige Fäden und fließen zusammen; andere Fäden werden in die Länge gezogen und stärker gespannt; bald dehnen sich andere Plasmastränge wieder stärker aus. Man sieht dann ein Vorwärtsfließen der gesamten Plasmasubstanz der betreffenden Fäden, kenntlich an dem Vorwärtsgleiten der im Plasma eingeschlossenen kleinen Körnchen und größeren Fetttropfen.

Die zwischen zwei Fäden ausgespannten dünnen Plasmawände können durch Entfernen dieser Fäden allmählich immer schmaler werden (Fig. 7 u. 22 oben). Es bleibt nur eine schmale Brücke bestehen, die sich schließlich zu einem dünnen Faden auseinander zieht. Durch stärkeres Auseinanderweichen benachbarter Plasmafäden können die verbindenden Fäden schließlich durchreißen. Sie fließen dann zu kleinen Tröpfchen am Ende des Fadens zusammen. In diesem Falle haben wir freie Enden der Plasmafäden vor uns, die jedoch nicht lange bestehen bleiben. Im übrigen wurden freie Enden nie beobachtet, sondern die Protoplasmafäden sind immer zwischen anderen Fäden, bzw. dem Zentralplasma und der Körperoberfläche ausgespannt.

BÜTSCHLI (I, 1885 b) will auch in den Plasmazügen des inneren verästelten Plasmanetzes ein feines Netzgefüge erkannt haben. Ich konnte von diesem am lebenden Protoplasma nichts erkennen, abgesehen von jenem obenerwähnten bisweilen auftretenden Vakuolen (Fig. 18 u. 20). BÜTSCHLI scheint seine Untersuchung hauptsächlich an (mit Osmiumsäure) konserviertem Material gemacht zu haben. Deshalb untersuchte ich zum Vergleich auch konserviertes Material und konnte nach Konservierung mit FLEMMING'schem Gemisch und Sublimat-Alkohol an manchen Stellen eine Wabenstruktur auch in den dickeren Plasmasträngen erkennen, ähnlich der, wie sie BÜTSCHLI abgebildet hat.

Ich glaube, daß es sich hier um Artefakte handelt; wenn es auch erklärbar wäre, daß diese feinen Plasmastrukturen im lebenden Zustand zwar vorhanden, aber nicht sichtbar, während sie nach der-

Konservierung hervortreten. Denn durch die Fällung infolge der Fixierung werden die Lichtbrechungsverhältnisse in den einzelnen Teilen verschieden verändert und ihre Differenzen vergrößert. Hierdurch können feinere Strukturen sichtbar werden. Gleichzeitig tritt aber meist auch eine Koagulation und eine Ausflockung ein, die als stärkere Granulierung sichtbar wird, oft begleitet von einer Entmischung der flüssigen und festeren Bestandteile des Plasmakolloids, des Dispergens und der dispersen Phase. So kann auch nachträglich eine Vakuolisierung eintreten. Diese letzteren Erscheinungen stellen jedoch Artefakte dar.

Bei Hungerformen, die auch die übrigen Inanitionserscheinungen aufweisen, die weiter unten noch näher dargestellt werden, zeigte auch das Protoplasma deutliche Veränderungen. Das Protoplasma ist an Menge stark verringert und viel durchsichtiger geworden. Die Zahl der im Protoplasma vorhandenen Körnchen ist sehr viel geringer geworden; an den ausgespannten Plasmafäden sieht man an vielen Stellen große dicke Protoplasmatropfen (Taf. 3 Fig. 23). Sie sind augenscheinlich dadurch entstanden, daß die Seitenverzweigungen dieser Fäden zu größeren Tropfen zusammengefloßen sind.

Besonders hell leuchten die größeren und kleineren Fetttropfen im Dunkelfeld auf (Taf. 3 Fig. 16, 19, 22 u. a.). Sie liegen meist in dem dünnflüssigeren Protoplasma eingebettet. Oft kann man ganz dicke Tropfen auf äußerst dünnen Plasmafäden beobachten. Sie überragen dann die Oberfläche des Fadens sehr stark; doch scheinen sie stets mit einer, wenn auch sehr dünnen Plasmaschicht überzogen zu sein (Fig. 19 oben). Weiter unten werde ich auf diese Fetttropfen noch näher eingehen.

Besonderes Interesse verdient das Protoplasma, welches sich um die Nahrungskörper herum befindet (Taf. 3 Fig. 24). Der Nahrungskörper liegt in einer Vakuole, umgeben von der Vakuolenflüssigkeit. Diese kann aber sehr gering an Menge sein, so daß es den Anschein hat, als wenn das umgebende Protoplasma direkt auf dem Nahrungskörper darauf liegt; namentlich bei größeren Nahrungskörpern, großen Diatomeen, Würmern oder dergleichen. Das Protoplasma umgibt den Nahrungskörper mit einer mehr oder weniger dicken Schicht, welche sowohl peripherwärts wie zentralwärts in das allgemeine Protoplasmanetz übergeht (Fig. 24). Die Plasmafäden, welche den Nahrungskörper mit dem Zentralplasma verbinden, verkürzen sich mit der Zeit immer mehr und mehr. Dadurch wird der Nahrungskörper näher zum Zentralplasma hingezogen, wo anscheinend

die letzte Ausnutzung der Nährstoffe stattfindet. Ferner werden von ihm aus die unbrauchbaren Bestandteile, die leeren Schalen usw. durch die nahegelegene Mundöffnung wieder nach außen befördert, worauf ich weiter unten näher eingehen werde. Die Nahrungskörper und ihre Wanderung zeigen besonders deutlich die Veränderlichkeit des Protoplasmanetzes bei *Noctiluca*.

Das Zentralplasma liegt meist dicht unter der Oberfläche in der Nähe des Peristoms. Doch konnte ich bisweilen auch etwas andere Lagerungen im Inneren des *Noctiluca*-Körpers beobachten. Es kann sich seine Form und Größe ändern, da beständig Protoplasma vom Zentralplasma aus in die Plasmastränge und Plasmafäden des Plasmanetzes hin und wieder zurückwandert. Früher nahm man an, daß das Zentralplasma sich ziemlich unveränderlich an einer Stelle in der Nähe des Peristoms befinde. Nun konnte ich aber beobachten, daß auch das Zentralplasma ziemlich bedeutende Wanderungen ausführen kann. Bei einem vegetativen Individuum, dessen Zellmembran an der dem Peristom abgewandten Seite eingedrückt und anscheinend verletzt war, hatte sich das Zentralplasma nach der Richtung dieser Verletzung hin in Bewegung gesetzt, und zwar mit dem in ihm enthaltenen Kern. Von der nun ziemlich lang gestreckten Zentralplasmamasse aus strahlten sehr zahlreiche Protoplasmafäden an die beschädigte Stelle (Taf. 5 Fig. 47 a). Dieser Vorgang ist anscheinend für den Organismus außerordentlich zweckmäßig; denn an der verletzten Stelle des Körpers wird neues Protoplasma gebraucht, um den Schaden wieder gut zu machen. Andererseits kann man den Vorgang auch nach physikalischen Gesetzen erklären. Infolge der Verletzung liegt an dieser Stelle dünnflüssigeres Protoplasma an der Oberfläche und steht mit dem umgebenden Medium direkt in Berührung. Wahrscheinlich findet eine Wanderung der festeren Bestandteile des Protoplasmas an die Oberfläche hin statt, um die entstehende Oberflächenspannung zu vermindern; kurz, es entsteht ein Strom, ein Zug, nach der verletzten Stelle hin. Dieser Zug bewirkt gleichzeitig ein Heranziehen der Zentralplasmamasse. Auf diese Weise kann man versuchen, auch die Bewegung des Zentralplasmas physikalisch zu deuten.

Nach einiger Zeit findet wieder eine Rückwanderung des Kernes mit der Hauptmasse des Zentralplasmas in die Gegend des Cytostoms statt. Es hat sich eine neue Plasmamembran an der Oberfläche gebildet und das Strömen und der Zug nach diesem Punkte hin hat aufgehört. Die jetzt vom Zentralplasma zur beschädigten Stelle hinführenden Plasmafäden sind stark verlängert und straff gespannt

(Taf. 5 Fig 47b). Diese Beobachtungen zeigen uns, daß auch das Zentralplasma nicht fest an einem bestimmten Platz gebunden, sondern einer Wanderung fähig ist.

Die Ansichten über die Färbung des Protoplasmas waren bisher noch etwas geteilt. In der Regel ist das Plasma fast farblos und erscheint im auffallenden Lichte weißlich, im durchfallenden Lichte helldurchsichtig. Bei sehr vielen Individuen, auch in einzelnen Exemplaren, hatte aber das Zentralplasma einen deutlich rötlichen Farbton. Diese schwache Rotfärbung des Plasmas bewirkt jene schmutzig roten Streifen, die, wie bereits erwähnt, auf der ruhigen, windstillen Meeresoberfläche entstehen, wenn eine dicke Schicht von Noctilucen sich dort ansammelt.

III. Der Kern.

In das Zentralplasma eingebettet oder auf der einen Seite des Zentralplasmas liegt der Kern.

Der Kern erscheint meist sehr hell und stärker lichtbrechend als das umgebende Protoplasma. Er ist ziemlich durchscheinend und meist von homogenem Aussehen. Bisweilen erkennt man auch eine feine Granulierung, welche aber wohl hauptsächlich auf geringe Protoplasmanmassen zurückzuführen ist, die fast stets den Kern bedecken. Eine Kernmembran ist vorhanden und stets scharf und deutlich zu erkennen. Sie scheint ziemlich dick zu sein und ist scharf konturiert.

Nur in seltenen Fällen kann man im lebenden Kern die größeren „Nukleolen“ schwach erkennen. Einigemale beobachtete ich, daß diese Nukleolen von einem hellen Hof umgeben waren. VAN GOOR (I, 1917 u. 1918, p. 166) behauptet, daß dieser helle Hof lediglich ein Artefakt bestimmter Fixierungen sei. Bei lebenden Organismen fand ich diesen hellen Hof bei sog. Inanitionsformen, welche längere Zeit gehungert hatten (vgl. unten). Ich nehme an, daß in diesem Falle eine geringe Entmischung der dispersen Phase und des Dispersens des Kolloides stattgefunden hat, Vorgänge, die immerhin keine ganz normalen Lebenserscheinungen sind. Andererseits sind es aber auch nicht einfache Absterbeerscheinungen. Daß die Tiere noch nicht abgestorben waren, erkannte ich daran, daß das Protoplasmanetz im Innern der Zelle noch vollständig ausgespannt war, während beim Absterben des Tieres, wie bereits erwähnt, Tropfenbildung an den Plasmasträngen und weiter ein Zusammenfließen und Zusammenziehen zum Zentralplasma hin stattfindet. Außerdem machte

ich Kontrollversuche, indem ich frische lebende *Noctiluca*-Exemplare durch gelinden Druck auf das Deckglas oder aber durch längeren Aufenthalt unter dem Deckglas zum Absterben brachte. In den allermeisten Fällen traten trotz des eingetretenen Todes nicht jene Entmischungerscheinungen auf, sondern die Kerne erschienen selbst nach vielen Tagen noch ganz homogen und durchsichtig.

IV. Der Zellsaft.

Ziemlich weit verbreitet ist die Ansicht, daß der *Noctiluca*-Körper in seinem Innern in den Zwischenräumen des Protoplasmanetzes von einer Gallertmasse erfüllt sei. So spricht z. B. R. HERTWIG (II, 1616) in seinem Lehrbuch von einer „Gallertkugel“. Die Substanz, welche das Zellinnere erfüllt, ist nun keineswegs eine feste Gallerte, etwa wie sie in dem Schirm der Medusen enthalten ist, sondern es ist eine dünne Flüssigkeit, die man als „Zellsaft“ bezeichnen kann, entsprechend der in der Botanik üblichen Terminologie. Ich brachte eine Anzahl von Noctilucen auf einen Objektträger und trocknete mittels Fließpapier das umgebende Wasser möglichst ab, dann zerdrückte ich mit einem Deckglas die Organismen. Es quoll aus ihnen eine wasserklare ungefärbte Flüssigkeit heraus. In ihr schwammen nur einige Protoplasma- und Fetttröpfchen, die anscheinend dem zerdrückten Plasmanetzwerk entstammten.

Ich versuchte mit der MILLON'schen Probe festzustellen, ob etwa in dieser Flüssigkeit Eiweißsubstanzen enthalten sind. Es gelang mir nicht, ein Resultat zu erzielen. Es ist ja sehr wahrscheinlich, daß trotzdem geringe Mengen von Eiweiß-Kolloiden in dem „Zellsaft“ vorhanden sind, welche sich jedoch nicht im „Gel“-Zustand (Gallerte) befinden, sondern vielmehr im „Sol“-Zustand. Auch andere Gründe sprechen dafür, das höchstens ganz geringe Mengen von Eiweißstoffen vorhanden sind; denn der Zellsaft ist sicher in erster Linie die Ursache des geringen spezifischen Gewichtes des *Noctiluca*-Körpers; daher muß das spezifische Gewicht des Zellsaftes sehr niedrig sein.

V. Über das Vorkommen von Fett bei *Noctiluca miliaris*.

Die älteren Autoren haben bereits verschiedene Plasmaeinschlüsse beschrieben und einige von ihnen haben einen Teil dieser Einschlüsse als Fetttropfen gedeutet; so z. B. DÖNITZ (I, 1868) ALLMANN (I, 1872) und VIGNAL (I, 1878). VIGNAL gibt bereits die Schwarzfärbung durch Osmiumsäure und eine Blaufärbung durch Quinolein an. Das

Quinolein ist wohl identisch mit dem Chinolinblau oder Cyanin, welches von RANVIER (III, 1888) zum Nachweis der Fette verwandt wurde. MICHAELIS sagt aber in der Enzyklopädie der mikroskopischen Technik (III, 1903 und 1910), daß sich wirkliches Chinolinblau nicht in Fett löst. Ebenso stellte EISENBERG (III, 1910) fest, daß das Cyanin als Fettfarbstoff nicht verwendbar ist. Nach den Abbildungen VIGANL'S (Taf. 18, Fig. 5) erscheint es mir allerdings etwas fraglich, ob er das Richtige als Fettsubstanzen gedeutet hat, oder ob es sich bei den dargestellten Gebilden nicht vielmehr nur um Plasmaansammlungen oder Plasmavakuolen gehandelt hat. ROBIN (I, 1878) beobachtete manchmal die Fetttropfen in größeren Mengen im Zentralplasma. Etwas nähere Angaben finden wir bei DOFLEIN (I, 1900), der sie als „Reservefett“ deutet, welches hauptsächlich in kopulierenden und Ruhestadien vorkomme, wo es gleichzeitig die Schwebefähigkeit der tentakellosen Stadien erhöhe. Auch hat er die ringförmige Anordnung der Fettkügelchen um die Kernspindel während der Kernteilung bereits beschrieben, auf die ich weiter unten noch zurückkommen werde.

Eine genauere Untersuchung dieser fettartigen Substanzen bei *Noctiluca* fehlte bisher, insbesondere die Anwendung der sog. Fett- und Lipoidfärbungsmittel sowie die Untersuchung der Löslichkeitsverhältnisse dieser Substanzen in verschiedenen Lösungsmitteln. Diese nähere Untersuchung der fraglichen Substanzen schien mir von besonderem Interesse zu sein, da sie bei *Noctiluca* bisweilen in großen Mengen auftreten und von großer Bedeutung für die Lebensvorgänge dieser Tiere zu sein scheinen und wahrscheinlich auch in Beziehung zu ihrem Leuchtvermögen stehen.

Schon bei einer größeren Anzahl von Protozoen sind Fettkügelchen und fette Öle als Plasmaeinschlüsse beschrieben worden; teilweise wurden allerdings auch stark glänzende Exkretkörperchen als Fette angesehen; oft fehlt nähere Identifizierung der Fette. Bei verschiedenen Ciliaten sind Fette nachgewiesen, bei *Opalina ranarum* von NUSSBAUM, bei *Nassula aurea* von SCHEWIAKOFF, bei *Philestes digitiformis* von FABRE, bei *Trichidinopsis* von ISSEL (III, 1905) (dieser wies sie durch Sudan III-Färbung und durch Osmiumschwärzung nach). Mit *Climacostomum* und *Stentor* machte MEISSNER (III, 1888) Versuche, mit *Paramecium* NIRENSTEIN (III, 1909), welcher eine Fettspeicherung nach reichlicher Fütterung beobachten konnte. Unter den Sporozoen sollen bei Myxosporidien und Coccidien Fettkörnchen vorkommen (THÉLOHAN). Von den Gregarinen sind nach einer Angabe bei von WASIELEWSKI (III, 1896) die Clepsidriniden

häufig durch kleine Fettkügelchen verschiedener Größe und meist gelber Farbe ausgezeichnet; ferner bei den Coelomgregarinen der Insekten, bei *Styllocystis* und bei *Pteroccephalus* werden reichliche Mengen von Fett als Plasmaeinschlüsse beschrieben. Bei Flagellaten wurden Fetttropfen bei *Zygoselmis* und *Oxyrrhis* beobachtet und als Reservesubstanzen in den *Euglena*-Cysten (KLEBS). Bei den Dinoflagellaten (Peridineen) findet man lebhaft gelb oder rötlich (Hämatochrom) gefärbte Fettkügelchen. Bei Trypanosomen hat DOFLEIN (III, 1910) Fett beschrieben, doch stehen noch nähere Fettreaktionen aus. Einen genauen Fettnachweis durch Sudan III-Färbung und durch Osmiumschwärzung lieferte DOFLEIN (III, 1918) an einer Phytomonadine (*Polytomella*), bei denen das Fett in größeren Mengen in den Cysten als Reservestoff auftritt und das sich ebenso bei frisch ausgeschlüpften Exemplaren findet. Es wird wahrscheinlich aus Stärke gebildet. BORGERT (III, 1909) beschreibt das Vorkommen von Fett bei Radiolarien (*Aulacantha*), insbesondere die Erscheinung fettiger Degeneration, wobei sich das gesamte Kernmaterial und vielleicht ein Teil des Protoplasmas in Fett umwandeln soll. Als Diagnostikum für das Fett benutzte er leider nur die Bräunung oder Schwärzung im Osmiumsäuregemisch und die Lösung des Fettes nach Fixierung mit Sublimateisessig in Alkohol (Proz.?). Er wandte dagegen keine der bekannten Fettfärbungen mit Sudan III, Scharlachrot oder Nilblau an, was wohl seine Ursache darin hat, daß ihm nur mit Osmiumsäuregemisch und mit Sublimateisessig fixiertes Material zur Verfügung stand, dagegen kein frisches oder Formol oder Kaliumbichromatmaterial. DOFLEIN fand ferner in bisher noch nicht veröffentlichten Untersuchungen Fettkörnchen bei Amöben und Chryomonadinen. GOLDSCHMIDT (III, 1907) macht eine Angabe über das Vorkommen von Öltropfen bei *Mastigina setosa*, eine Mastigamöbe.

Zu meinen Untersuchungen über das Fett der *Noctiluca* benutzte ich frisches, lebendes Material oder aber frisch konserviertes. Später wollte ich einige Vergleichsfärbungen ausführen und verwandte zu diesem Zwecke Material, welches schon längere Zeit in 3 Proz. Formol gelegen hatte. Bei solchen Individuen waren die Fettfärbungen lange nicht mehr so stark und die Resultate nicht immer so eindeutig, wie sie an frischem Material stets waren. Bei der Bräunung und Schwärzung durch Osmiumsäure kam es natürlich nicht darauf an, an möglichst frisch konserviertem Material zu arbeiten; im Gegenteil nach längerem Liegen im Alkohol wird die Schwärzung immer stärker und schärfer und die Unlöslichkeit der so entstandenen Osmiumverbindungen immer größer.

Ich will nun zunächst die verschiedenen angewandten Lösungsversuche und Färbungen beschreiben und ihre Resultate mitteilen und dann erst die Schlüsse daraus ziehen, was für Stoffe wir vor uns haben, wie sie im *Noctiluca*-Körper verteilt sind und wie sie entstehen.

Zur Feststellung, worum es sich bei diesen stark lichtbrechenden Tropfen handelt, welche im Protoplasmanetz und im Zentralplasma verteilt sind, benutzte ich verschiedene Färbemethoden und Lösungsmittel. Die starke Lichtbrechung und die leicht gelbliche Farbe ließen von vornherein vermuten, daß wir Fetttropfen vor uns haben. Doch kamen neben den eigentlichen Neutralfetten noch die ätherischen Öle und die sog. „Lipoide“ differentialdiagnostisch in Betracht.

Zunächst versuchte ich eine Anzahl der bekannten Fettlösungsmittel. Zu diesem Zwecke brachte ich einige lebende *Noctiluca*-Exemplare, welche sich durch eine größere Anzahl der stärker lichtbrechenden Tropfen und Körnchen auszeichneten, auf einen Objekträger und sog mittels Filtrierpapier das darauf befindliche Wasser möglichst vollständig ab, so daß die Noctilucen fast ganz trocken lagen. Trotz ihrer Zartheit vertrugen die Organismen es wenigstens für kürzere Zeit recht gut; sie blieben am Leben, was man deutlich an dem ausgestreckten Protoplasmanetz im Innern der Zelle erkennen kann, welches sich sofort beim Absterben von der Wand zurück nach dem Zentralplasma hin zusammenzieht. Durch das Absaugen des Wassers hat man den großen Vorteil, daß das Lösungsmittel fast ganz unverdünnt einwirken kann und man andererseits auch die Lösungsmittel etwas besser anwenden kann, welche sich mit Wasser schlecht mischen. In den Zellen selbst bleibt allerdings stets eine geringe Wassermenge enthalten. Die trockengelegten Noctilucen bedeckte ich nunmehr mit einem Deckglas mit Wachsfüßchen, damit sie nicht zerdrückt werden und beobachtete sie unter dem Mikroskop. Während ich unter dem Mikroskop den Vorgang betrachtete, fügte ich mit einer Pipette am Rande des Deckglases das Lösungsmittel hinzu. So konnte ich die ganzen Erscheinungen vor und nach der Einwirkung des Lösungsmittels dauernd unter dem Mikroskop beobachten und kontrollieren. Sämtliche Versuche wurden mehrmals ausgeführt, um eine genügende Sicherheit der Ergebnisse zu erzielen.

Die Neutralfette lösen sich nach GROSSMANN (III, 1913), GLIKIN (III, 1909), SCHUBERG (III, 1910) und der Enzyklopädie (III, 1903 und 1910) in: Absolutem Alkohol (evt. nur heiß), Äther, Chloroform, Schwefelkohlenstoff, Benzol, Tetrachlorkohlenstoff, Xylol, Aceton,

Trichloräthylen, Petroleum, Petroläther, flüchtigen Ölen und anderen Substanzen. Unlöslich sind die Fette dagegen in: Wasser, verdünnten Säuren, verdünnten Alkalien (Verseifung!) und die meisten Fette in kaltem Alkohol (eine Ausnahme bilden z. B. Rhipinusöl, Krotonöl und Olivenkernöl). Ferner wird von ARTHUR MEYER (II, 1883) angegeben, daß sich Neutralfette in Chloralhydratlösung in Wasser (5:2) und in Eisessig nicht lösen, wodurch sie sich von den sog. „ätherischen Ölen“ unterscheiden.

Als spezifische Fettfarbstoffe werden angegeben: Alkannatinktur, Dimethylamidobenzol, Indophenol, Tetramethyldiamidoanthrachinon, Sudan III, Scharlach R., Nilblau-Chlorhydrat, Nilblau-Sulfat und viele andere. Eine Anzahl von diesen Lösungs- und Färbemitteln wandte ich bei *Noctiluca* an.

Zunächst ließ ich *Alcoholus absolutus* einwirken. Infolge der Wasserentziehung trat eine leichte Schrumpfung des gesamten *Noctiluca*-Körpers ein, die Fetttropfen wurden immer kleiner und kleiner; das umgebende Protoplasma kontrahiert sich weiter und verleiht den sich verkleinernden Fetttropfen eine unregelmäßige Oberfläche. Nach etwa 4 Minuten ist auch der letzte Rest der Fetttropfen gelöst und verschwunden. Die Tröpfchen lösen sich also in kaltem absolutem Alkohol außerordentlich leicht.

In 70 Proz. Alkohol trat, wenigstens bei kürzerer Einwirkungszeit, keine Lösung ein.

Als weiteres Fettlösungsmittel benutzte ich das Aceton. Nach Zusatz von Aceton nehmen die Zellen zunächst ein pralles Aussehen an, platzen dann teilweise; infolgedessen schrumpft die Zellmembran zusammen und der Plasmainhalt quillt teilweise hervor. Das Plasmagetz im Innern zieht sich größtenteils zusammen. Auch der Kerninhalt schrumpft zusammen, es treten Entmischungserscheinungen auf. Die „Fetttropfen“ vergrößern sich zunächst etwas und werden durchsichtiger. Dann nehmen sie eine unregelmäßige Gestalt an und werden immer kleiner; sie lösen sich teilweise auf. Dieses Bild zeigt sich nach etwa 5 Minuten. Nach 8 Minuten sind auch die letzten Reste der in der Zelle vorhandenen stärker lichtbrechenden Tropfen gänzlich aufgelöst. Ebenso wie im absoluten Alkohol tritt in Aceton eine leichte und vollständige Lösung der Tröpfchen ein.

Die Einwirkung von *Aether sulfuricus* erwies sich als etwas schwieriger, da sich dieser schlecht mit Wasser mischt. Die im Zellinnern vorhandenen stark lichtbrechenden Tropfen werden immer durchsichtiger und nehmen an Größe zu, d. h. sie breiten sich aus. Das größere Lichtbrechungsvermögen nimmt ab; schließlich

haben sie fast die gleiche Durchsichtigkeit wie die umgebende Flüssigkeit. Mehrere Tropfen sind zusammengeflossen. Die Substanz der Tropfen ist augenscheinlich sehr viel dünnflüssiger geworden; aber sie schienen doch nicht ganz aufgelöst zu werden. Diese Erscheinung glaubte ich darauf zurückführen zu müssen, daß sich der Äther mit dem Wasser schlecht mischt.

Um so das Wasser aus den *Noctiluca*-Körpern besser zu entfernen, behandelte ich sie erst kürzere Zeit mit 70 Proz. Alkohol. Absoluten Alkohol und Aceton darf man hierzu in diesem Falle natürlich nicht verwenden, da sich in ihnen die Fetttropfen bereits auflösen, während dieses in 70 Proz. Alkohol nicht der Fall ist.

Nachdem der 70proz. Alkohol einige Minuten eingewirkt hatte, sog ich ihn mit Fließpapier möglichst vollständig ab und ersetzte ihn durch Aether sulfuricus. Auf diese Weise tritt eine stärkere Einwirkung ein. In vielen Fällen waren die „Fetttropfen“ in kurzer Zeit gelöst; in anderen Fällen flossen sie breit auseinander, vergrößerten sich und wurden durchsichtiger. Zum Teil nehmen sie unregelmäßige, auch birnförmige Gestalt an und zerfließen dann. Zahlreiche Tropfen fließen zu größeren unregelmäßigen Tropfen zusammen. Schließlich füllt die dünnflüssig und durchsichtig gewordene Substanz alle größeren Zwischenräume im Protoplasma aus. Also auch durch Schwefeläther tritt eine Verflüssigung und oft auch Auflösung der Substanz der stark lichtbrechenden Körnchen ein, wenn auch etwas weniger stark als durch absoluten Alkohol und Aceton.

Mit Xylol erhielt ich leider gar keine Resultate, da sich dieser mit Wasser überhaupt nicht mischt. Die geringe in der Zelle zurückbleibende Wassermenge genügte, um eine Einwirkung des Xylols unmöglich zu machen.

Als Differenzialdiagnostikum zwischen Neutralfetten und ätherischen Ölen werden Chloralhydratlösung und Eisessig angegeben. In beiden sollen sich Fette nicht lösen, während ätherische Öle von ihnen gelöst werden. Ich benutzte eine Lösung von 25 g Chloralhydrat in 10 ccm Wasser, welche ziemlich dickflüssig ist. Nach Zusatz kontrahieren sich die Individuen sofort ziemlich stark; ebenso zieht sich der Kerninhalt zusammen. Nach kurzer Einwirkung wird aber das gesamte Protoplasma und der Kern ganz durchsichtig und verschwindet fast vollständig. Namentlich vom Kern ist kaum noch etwas zu erkennen, während die Zellmembran noch schwach angedeutet sichtbar ist. Die stärker lichtbrechenden Tropfen hatten sich bei der ersten Kontraktion des Protoplasmas

in der Gegend des Zentralplasmas angesammelt. Nach dem Durchsichtigwerden des Plasmas breiten sie sich wieder in der ganzen Zelle aus, bleiben jedoch innerhalb der Zellmembran liegen. Auch die „Fetttröpfchen“ sind ein wenig durchsichtiger geworden, wahrscheinlich infolge der geänderten Brechungsverhältnisse des sie jetzt umgebenden Mediums. Sie sind aber noch sehr scharf zu erkennen und stellen die einzigen noch deutlich sichtbaren Reste der Zelle dar.

Nach etwa 15 Minuten langer Einwirkung sog ich längere Zeit destilliertes Wasser unter dem Deckglas durch und entfernte so die Chloralhydratlösung wieder. Das Protoplasma ist als ziemlich undurchsichtige Masse wieder sichtbar. Auch die Tropfen sind undurchsichtiger geworden und besitzen eine etwas granulirte Oberfläche, haben jedoch ihre normal rundliche Gestalt.

Um nun festzustellen, ob wir auch nach der Einwirkung des Chloralhydrat und des nachfolgenden Wassers immer noch Fettstoffe vor uns haben, wandte ich nun die Sudan III-Färbung an, die ich weiter unten noch näher beschreiben werde. Es ergab sich eine deutliche charakteristische Fettfärbung.

Bei diesen eben beschriebenen Versuchen hatte ich die Chloralhydratlösung nur 15 Minuten einwirken lassen. Es lag noch die Möglichkeit vor, daß zwar eine Lösung stattfindet, aber nur eine sehr langsame, welche längere Zeiten erfordert. Deshalb setzte ich vegetative Noctilucen längere Zeit, bis zu 24 Stunden der Einwirkung der starken Chloralhydratlösung aus. Stets blieben die Fetttröpfchen vollständig erhalten in ihrer ursprünglichen Form und Größe, als rundliche Kugeln. Hiernach scheint es sich also um Neutralfette, nicht um ätherische Öle zu handeln.

Als weiteres Differenzialdiagnostikum gegenüber ätherischen Ölen wird Eisessig angegeben. Sofort nach Zusatz des Eisessig tritt eine Kontraktion des Plasmanetzes und der Zellmembran ein. Beide werden stark aufgehellt. Die Fetttröpfchen dagegen treten stark hervor. Doch bald nehmen sie etwas an Flächenausdehnung zu, um dann unregelmäßige Gestalt anzunehmen und immer kleiner zu werden. Nach 7 Minuten ist bereits ein großer Teil von ihnen gelöst und nach 10 Minuten langer Einwirkung sind auch die letzten Reste der Tropfen verschwunden und vollständig gelöst. Nun entfernte ich die Essigsäure, indem ich destilliertes Wasser unter dem Deckglas hindurchzog; aber auch im Wasser tritt keine Ausfällung der gelösten Fettsubstanzen ein. Dagegen sieht man an den Stellen, wo vorher die Fetttröpfchen gelegen haben, kleine rundliche Protoplasamassen. Zur Kontrolle versuchte ich wieder

die Sudan III-Färbung, die aber vollkommen negativ ausfiel, da in den Zellen keinerlei Körnchen oder Tropfen die charakteristische Sudan III-Fettfärbung zeigten.

Da sich meine Befunde betreffs der Löslichkeit der fraglichen Gebilde in Chloralhydratlösung und in Eisessig gegenseitig widersprechen entgegen den Angaben von SCHUBERG (III, 1910), suchte ich festzustellen, auf wen diese Angaben zurückgehen, und fand zunächst die gleichen Löslichkeitsverhältnisse von MAGNUS in der Enzyklopädie (III, 1903 und 1910) angegeben. Beide Autoren scheinen auf ZIMMERMANN, Botanische Mikrotechnik (III, 1892) zurückzugehen, welcher seinerseits die Angabe von ARTHUR MEYER (III, 1883) entnommen hat. In dessen Arbeit über das Chlorophyllkorn finden wir zum ersten Mal die Methode der Löslichkeit in Chloralhydratlösung und in Eisessig als Differenzialdiagnostikum zwischen Fetten und ätherischen Ölen angegeben. In einer späteren Arbeit (III, 1899) über das Reservefett der Bakterien sagt er dagegen: „Eisessig löst die Tröpfchen, wie er manche Fette löst.“ Dementsprechend läßt sich also der Eisessig nicht als Unterscheidungsmittel zwischen ätherischen und fetten Ölen anwenden.

Noch bessere und deutlichere Resultate als die Fettlösungsmittel geben die Fettfärbungen, von denen ich Sudan III und Nilblau anwandte.

Die Sudan III-Methode wurde von DADDI (III, 1896) in die mikroskopische Technik eingeführt und ist heute allgemein bekannt und schon bei den verschiedensten Tiergruppen mit positivem Ergebnis angewandt worden. Ich benutzte eine ähnliche Methode wie sie NIRENSTEIN (III, 1909) zum Nachweis der Fettspeicherung und Fettverdauung bei *Paramaecium* angewendet hat; jedoch mit einigen Abänderungen.

Ich gebrauchte eine konzentrierte Sudan III-Lösung in 70 Proz. Alkohol. Ich benutzte 70 Proz. Alkohol und nicht höher prozentigen, weil in diesem leicht eine ganze oder teilweise Lösung des vorhandenen Fettes stattfinden kann. Wie bei den Lösungsversuchen brachte ich eine Anzahl lebender *Noctiluca*-Individuen mit möglichst vielen Fetttropfen auf einen Objektträger und legte sie fast vollständig trocken. Dann goß ich eine größere Menge Sudan III-Lösung auf die noch lebenden Tiere und bedeckte sie mit einem Deckglas mit Wachsfüßchen. Wenn noch zu viel Wasser auf dem Objektträger ist, oder man zu wenig von der alkoholischen Sudanlösung hinzusetzt, tritt infolge des ziemlich verdünnten Alkohols eine starke Zusammenziehung der Zelle und des Plasmas ein. Die im

Plasma zerstreut liegenden Fetttropfen ziehen sich dabei mit nach dem Zentralplasma hin zusammen. Auf diese Weise erhält man dann ein verkehrtes Bild von der Verteilung des Fettes. Ist das Wasser aber ganz abgesogen und genügende Menge der alkoholischen Lösung hinzugefügt, so tritt eine plötzliche Fixierung des Tieres ein und das Protoplasma zieht sich nur sehr wenig zusammen.

Die Sudan III-Lösung ließ ich 15 Minuten einwirken und wusch dann mit 70 Proz. Alkohol aus, welchen ich nach kurzer Zeit durch Wasser ersetzte. NIRENSTEIN wusch direkt mit Wasser aus, wobei ich jedoch eine Ausfällung des Sudan-Farbstoffes aus der Farblösung in kleinen Körnchen erhielt, welches sehr störend wirkte. Bei Auswaschen mit Alkohol wurde dieses vermieden.

Bereits bei den im Wasser befindlichen gefärbten Noctilucen waren selbst die kleinsten orangerot gefärbten Fetttropfen deutlich zu erkennen. NIRENSTEIN hellt erst noch mit verdünnter Kalilauge auf; hierbei tritt aber, wie er auch selbst angibt, leicht ein Zusammenfließen der kleinen Fetttropfchen zu größeren Tropfen ein, was dann ein falsches Bild von der Verteilung des Fettes erzeugt. Die zarten Noctilucen wurden selbst in ziemlich schwacher KalilaugeLösung. ($\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{2}$ Proz.) in sehr kurzer Zeit aufgelöst. Fügte ich dagegen einen kleinen Tropfen einer etwa 0,1 proz. Lösung zu dem Wasser unter dem Deckglas hinzu, so trat die Auflösung des Plasmas nicht ein, dagegen eine schwache Aufhellung.

Außer an frischen lebenden Zellen probierte ich die Sudan III-Färbung auch an mit 3 Proz. Formol und mit konzentriertem Sublimat fixierten Individuen, wobei Formol-Exemplare auch deutliche klare Bilder ergaben.

Mit Sudan III färbten sich die Fetttropfen im *Noctiluca*-Körper sehr kräftig zinnober- bis orangerot (Tafel 3 Fig. 20—24). Danach scheint es sich um echte Neutralfette zu handeln. Auf die Verteilung des Fettes in der Zelle komme ich zurück.

Weiter benutzte ich das Nilblau als Fettfärbungsmittel, nach den Angaben von EISENBERG (III, 1910) und zwar das Nilblau-Chlorhydrat. Bereits nach wenigen Minuten waren die „Fetttropfen“ tief orange-zinnoberrot gefärbt. Diese Färbung ist besonders intensiv, wenn man eine schwach ammoniakalische Lösung benutzt; dann wird das Protoplasma schwach rötlich gefärbt. Läßt man die Reaktion der umgebenden Flüssigkeit in „sauer“ umschlagen, so tritt sofort eine intensive Blaufärbung des gesamten Protoplasmakörpers

ein, während die Fetttropfen orangerot gefärbt bleiben. Jedoch verlieren diese langsam ihre Farbe wieder.

Verwendet man zur Färbung nicht eine ammoniakalische Nilblaulösung, sondern eine neutrale, so erhalten wir eine Blaufärbung des Protoplasmas, während die Fetttropfen nur schwach gelblich gefärbt sind. Nach 10 Minuten langer Färbung waschen wir mit neutralem (70 Proz.) Alkohol aus; es bleibt das gleiche Bild. Nach Hinzufügen von ein wenig ammoniakalischem Alkohol tritt sofort der Farbumschlag ein, das Protoplasma ist hellweinrot, die Fetttropfen dunkel-orangerot. Eine abermalige Änderung der Reaktion des Alkohols ergibt wieder Blaufärbung des Protoplasmas, während aber jetzt die orangerote Färbung der Fetttropfen längere Zeit erhalten bleibt. Schon EISENBERG gab an, daß die charakteristische Fettfärbung besonders deutlich bei alkalischer Reaktion auftritt. Daher kann man behaupten, daß bei *Noctiluca* die Nilblau-Chlorhydrat-Färbung ein positives Resultat ergeben hat.

Leider konnte ich erst später die neuerdings vielfach angeführte Färbung mit Nilblau-Sulfat ausprobieren (Methode von LOBBAIN SMITH (III, 1906—07)), als mir nur Material zur Verfügung stand, das sich bereits längere Zeit in 3 Proz. Formol befand. Mit diesem alten Material gelang es mir leider nicht, klare Bilder und Resultate zu erzielen. Nach EISENBERG (III, 1910) können aber die gleichen Resultate mit Nilblau-Chlorhydrat erhalten werden, ja dieses soll sogar dem Nilblau-Sulfat noch überlegen sein.

Zum Schluß habe ich nun noch die Behandlung mit Osmiumsäure zu erwähnen. Ältere Autoren haben die Wirkung der Osmiumsäure auf die „Fettkügelchen“ bereits festgestellt, so VIGNAL (I, 1878) und DOFLEIN (I, 1900). Ihre Ergebnisse kann ich im wesentlichen bestätigen. Ich benutzte nicht reine Osmiumsäurelösung oder Dämpfe, sondern die bekannten Fixierungsgemische von FLEMMING in der starken und in der schwachen Modifikation, welche ich $\frac{1}{2}$ bis 24 Stunden einwirken ließ. Nach dem Auswaschen bemerkte man eine Braun- bis Schwarzfärbung, die im Alkohol und nach Einwirkung des Tageslichtes noch bedeutend verstärkt wurde. Die „Fetttropfen“ waren nun intensiv schwarz gefärbt. Ihre Löslichkeit in absolutem Alkohol und in Xylol hatten sie verloren. Zur Einbettung in Paraffin befanden sie sich längere Zeit in diesen Flüssigkeiten als Zwischenmedien; ebenso wie später die Schnitte. Aber auch dadurch war keine Lösung eingetreten. Auf den Schnitten waren die „Fetttropfen“ als dunkel schwarzbraune-schwarze Kügelchen deutlich zu erkennen (Taf. 1 Fig. 9). War jedoch ein anderes

Fixierungsmittel angewendet worden, so war auf den Schnitten nichts mehr zu sehen oder doch nur die Stellen, wo die „Fettropfen“ gelegen hatten.

Im lebenden Zustand sind die Fettropfen deutlich zu erkennen. Durch ihr starkes Lichtbrechungsvermögen fallen sie sofort in die Augen, besonders wenn sie in größerer Zahl vorhanden sind. Namentlich die größeren unter ihnen zeichnen sich schon im lebenden Zustande durch eine gelbe Färbung aus; die kleineren sind nur schwach gelb gefärbt oder erscheinen fast ganz farblos. Bei den kleinsten Körnchen fällt die Unterscheidung von anderen Granulationen und Plasmaeinschlüssen im lebenden Zustand oft schwer. Die „Fettropfen“ haben fast stets eine nahezu kugelige Gestalt. Die Substanz scheint sich in flüssigem Zustande zu befinden und strebt daher danach, die kleinste Oberfläche anzunehmen, nämlich die kugelige.

Nachdem ich die Ergebnisse der verschiedenen Lösungs- und Färbungsversuche an den stark lichtbrechenden Tropfen im *Noctiluca*-Körper mitgeteilt habe, müssen wir nun versuchen, aus diesen Ergebnissen Schlüsse zu ziehen, um über die Beschaffenheit dieser Substanzen Auskunft zu erhalten. Differentialdiagnostisch kommen vier verschiedene Gruppen von Substanzen in Betracht: Die echten oder Neutralfette, die ätherischen Öle, die Cholesterin-Ester und schließlich die Lipoide im engeren Sinne. Bei der Beurteilung unserer Ergebnisse müssen wir die größte Vorsicht walten lassen, denn die verschiedenen Gruppenreaktionen sind an reinen Substanzen ausprobiert. In der Natur haben wir aber sicher nur in den seltensten Fällen „reine“ Substanzen vor uns, sondern wohl stets einige Beimengungen gewisser anderer Substanzen. So können den Lipoiden geringe Fettmengen beigemischt sein oder umgekehrt. Diese geringen Beimengungen können aber schon genügen, um die Gruppenreaktion anders ausfallen zu lassen, eine andere Färbung zu erzeugen. In der Natur liegen die Verhältnisse stets sehr viel komplizierter, als wir sie uns im Schema zurechtgelegt haben.

Die ätherischen Öle sind höchst komplizierte Verbindungen, die eine große Anzahl von Einzelverbindungen aus den verschiedensten Klassen enthalten (15 und mehr). Wir haben chemisch sehr indifferente Stoffe vor uns, die nur darum unter einem Namen zusammengefaßt werden, weil sie eine Anzahl physikalischer Eigenschaften gemeinsam haben.

Nach Angabe von ARTHUR MEYER (III, 1893) sollen sich, wie

oben bereits erwähnt, die ätherischen Öle in einer Lösung von 5 g Chloralhydrat in 2 ccm Wasser lösen. Nun werden aber die Tropfen im *Noctiluca*-Körper im Chloralhydrat nicht aufgelöst, sondern sie bleiben selbst nach 24stündiger Einwirkung erhalten. Dieses spricht dagegen, daß wir hier ätherische Öle vor uns haben. In dem Werke von GILDEMEISTER und HOFFMANN (III, 1899) finde ich leider keine näheren Angaben über diese Löslichkeitsverhältnisse. Die ursprünglich angegebene Unlöslichkeit der Fette in Eisessig fällt nach den späteren Ansichten von ARTHUR MEYER (III, 1899) fort.

Die bisher bekannten ätherischen Öle stammen fast ausnahmslos aus dem Pflanzenreiche, wo sie eine große Verbreitung besitzen und eine bedeutende Rolle spielen, während sie im Tierreich sehr selten oder gar nicht vorkommen. Die einzige Angabe in der Literatur finde ich bei KRUKENBERG (II, 1880), der bei Spongien ätherische Öle nachgewiesen haben will, worauf er auch den eigentümlichen Geruch der Spongien zurückführt. KRUKENBERG benutzte jedoch nur die ziemlich rohe Methode des „transparenten Fleckes“, den ein Ätherextrakt auf Papier ergibt und welcher über einem heißen Dampfbade wieder verschwindet. In der umfangreichen Monographie über die ätherischen Öle von GILDEMEISTER und HOFFMANN (III, 1899), in der alle ätherischen Öle einzeln beschrieben sind, finden wir lediglich ätherische Öle aus dem Pflanzenreiche, während kein einziges tierisches Produkt dargestellt ist. Sie nehmen an, daß die ätherischen Öle während des Lebensprozesses gebildete Ausscheidungen sind, die für den Stoffwechsel keine Bedeutung mehr haben und höchstens dazu benutzt werden, um Insekten anzulocken oder als Schutzmittel zu wirken. Fast die gleiche Ansicht äußert GROSSMANN (III, 1913). Wenn wir von diesen Gesichtspunkten aus die stark lichtbrechenden Tropfen im *Noctiluca*-Körper beurteilen, so wird die Annahme wahrscheinlicher, daß es sich in diesem Falle nicht um ätherische Öle handelt; denn wir werden noch sehen, daß wir bei *Noctiluca* höchst wahrscheinlich Nahrungs- und Reserve-substanzen vor uns haben und keine sekundären Abbauprodukte.

Der Begriff der „Lipoiden“ wird von den verschiedenen Autoren sehr verschieden gefaßt. BANG (III, 1907) faßt den Begriff am allerweitesten und definiert die Lipoidstoffe als „die Zellbestandteile, welche durch Äther oder ähnliche Lösungsmittel extrahiert werden können“. Es werden somit unter diesem Begriff zusammengefaßt: „Neutralfette und Fettsäuren, Farbstoffe, besonders Lipochrome, Cholesterin und Cholesterin-Ester, Phosphatide, Cerebroside, Cerebrinoside (Protagon) nebst verschiedenen weniger allgemein vor-

kommenden Körpern wie aromatischen Verbindungen, Alkaloiden usw.“ Die meisten Autoren fassen den Begriff der Lipoiden aber sehr viel enger und schließen die Neutralfette und Fettsäuren aus und benutzen den Ausdruck nur für die Cholesterine, Lecithine, Myelin und ähnliche Substanzen. Schließlich wird der Begriff der Lipoiden noch enger gefaßt und auch noch die Cholesterinverbindungen ausgeschaltet. Man spricht dann meistens von „Lipoiden im engeren Sinne“.

Zur Unterscheidung der verschiedenen Gruppen hat KAWAMURA (III, 1911) Gruppenreaktionen zusammengestellt: Neben optischen Methoden der Doppel- bzw. Einfachbrechung des Lichtes vor allem Färbemethoden mit Neutralrot, Nilblau und Sudan. Mit Nilblau sollen sich Glycerinester (= echte Fette) rot, Cholesterinester rötlich, und die Phosphatide und Cerebroside, also die Lipoiden im engeren Sinne, bläulich oder blau; mit Sudan die Glycerinester rot, Cholesterinester gelbrot und Lipoiden i. e. S. schwach gelbrot färben. Wir haben gesehen, daß sich die fraglichen Substanzen bei *Noctiluca* sowohl mit Sudan, wie mit Nilblau sehr intensiv zinnoberrot färben. Das würde mit ziemlicher Wahrscheinlichkeit dafür sprechen, daß sie nicht aus Lipoiden i. e. S. und auch wohl nicht aus Cholesterinverbindungen bestehen.

Nehmen wir nun außer den in der Pathologie üblichen Färbungsmethoden noch die verschiedenen Lösungsmittel zu Hilfe: Um Lecithin kann es sich nicht handeln, da die Substanzen bei *Noctiluca* in Aceton bei gewöhnlicher Temperatur löslich sind, während nach Angabe von BANG (III, 1907 u. 1911) das Lecithin in kaltem Aceton unlöslich ist (höchstens in heißem). Ebenso sind andere Lipoiden ausgeschlossen, so das Kephalin, das Cuorin, das Amidomyelin, das Sphingomyelin, das Neottin, das Cerebrin und Homocerebrin u. a., welche entweder in Aceton oder in Alkohol unlöslich oder doch nur schwer löslich sind (BANG III, 1911 und GLIKIN III, 1909). Die Angaben über die Löslichkeitsverhältnisse der einzelnen Stoffe sind leider teilweise ziemlich unvollständig in den bekannten Handbüchern der Biochemie usw.; teilweise fehlen sie sogar ganz, wie in der Bearbeitung der Fette von BRAHM (III, 1911) in ABDERHALDEN'S biochemischem Handlexikon.

Die Cholesterinverbindungen sind durch die erwähnten Lösungsmittel noch nicht ausgeschlossen. EMMERLING (I, 1909) untersuchte die Eiweißspaltungsprodukte von *Noctiluca*. Zu diesen Hydrolyseversuchen extrahierte er vorher mit heißem Äther. Dieser Ätherextrakt ergab „eine salbenartige Masse mit den Reaktionen des

Cholesterins“. Leider fehlen jegliche nähere Angaben, ob dieser salbenartige Rückstand näher untersucht worden ist und welche „Reaktionen des Cholesterins“ vorhanden waren, ob es Reaktionen waren, die nur den Cholesterinverbindungen zukommen, oder auch anderen fettartigen Stoffen. Auf eine briefliche Anfrage konnte mir der Verfasser leider auch keine näheren Angaben mehr machen. Ich halte es für sehr gut möglich, daß die „salbenartige Masse“ in der Hauptsache aus Neutralfetten bestanden hat mit geringen Beimengungen von Cholesterinverbindungen und Lipoiden, welche sicher in jeder Zelle vorkommen und welche dann vielleicht „die Reaktionen des Cholesterins“ bewirkt haben. Auf alle Fälle möchte ich aus diesen kurzen und ungenauen Angaben von EMMERLING keine Schlüsse auf die Zusammensetzung der stark lichtbrechenden Körnchen ziehen.

Bei KAWAMURA (III, 1911) findet sich eine Angabe, wonach sich osmierter Cholesterinester in den Geweben in Xylol und Toluol lösen soll, während dieses bei osmierten Fetten nicht der Fall ist. Ich habe oben bereits dargestellt, daß ich bei *Noctiluca* gefunden habe, daß sich auf Schnitten von Individuen, welche mit FLEMMING'schem Gemisch fixiert und hinterher nicht mit H_2O_2 behandelt waren, das osmierte Fett auch dann nicht auflöste, wenn es längere Zeit in absolutem Alkohol und in Xylol gewesen war, sondern daß es noch deutlich schwarz gefärbt in den Präparaten zu sehen war (Taf. 1 Fig. 9).

Ferner sollen sich die Cholesterinester in den Geweben in frischem Zustande mit Sudan und mit Nilblau gelbrot bzw. rötlich färben. Beide Färbemittel ergaben aber bei *Noctiluca* im frischen Zustande eine intensiv rote-zinnoberrote Färbung. Nach diesen Befunden ist die Wahrscheinlichkeit auch nicht sehr groß, daß es sich bei *Noctiluca* um Cholesterinverbindungen handelt.

Um diese Frage endgültig zu entscheiden, benutzte ich die optische Methode der Doppel- bzw. Einfachbrechung. Sie wurde von KAISERLING zur Differentialdiagnose zwischen Fetten und Fettsäuren einerseits und Cholesterinverbindungen andererseits eingeführt. Nur diese letzteren sind doppelbrechend. Im polarisierten Licht bei „gekreuzten Nicols“, d. h. bei aufeinander senkrecht stehenden Polarisierungsebenen des Polarisators und des Analysators erscheint das Gesichtsfeld dunkel; die Doppelbrechung wird durch Aufleuchten erkennbar, Sphärokristalle zeigen das charakteristische dunkle Achsenkreuz.

Während meiner Untersuchungen an lebenden Noctilucen hatte ich leider keinen Polarisationsapparat zur Verfügung. Später habe

ich jedoch diese Untersuchung nachgeholt und zwar an mit Formol fixiertem Material. Solches soll uns jene optischen Differenzen meist noch ganz gut zeigen. Die stark lichtbrechenden Tropfen der *Noctiluca* leuchteten bei gekreuzten Nicols nicht auf und zeigten nicht jene charakteristischen Bilder der doppelbrechenden Substanzen. Wenn auch leider die Untersuchung an lebendem Material fehlt, so können wir doch wohl mit ziemlicher Sicherheit sagen, daß wir bei *Noctiluca* keine Cholesterinverbindungen vor uns haben.

So bleiben nur noch die eigentlichen Fette, die Neutralfette, welche Glycerinester der verschiedenen Fettsäuren darstellen. Dafür spricht die intensive zinnoberrote Färbung mit Sudan III und Nilblau; auch die Löslichkeit in den verschiedenen Lösungsmitteln steht mit dieser Annahme sehr gut im Einklang.

In den gewöhnlichen tierischen Fetten sind hauptsächlich drei Bestandteile enthalten: das Palmitin, das Stearin und das Olein. Die beiden ersteren haben einen ziemlich hohen Schmelzpunkt, sind also bei gewöhnlicher Temperatur fest, während das Olein flüssig ist. Unsere Beobachtungen am Lebenden haben uns bereits zu der Vermutung geführt, daß die „Fettropfen“ der *Noctiluca* sich in einem flüssigen Zustande befinden.

ALTMANN (III, 1894 p. 17) stellt fest, daß das Osmium nicht ein Reagens auf Fette im allgemeinen, sondern nur auf freie Ölsäure und Olein ist. HANDWERCK (III, 1898) hat das Verhalten der einzelnen Fettkörper zu Osmiumsäure und zu Sudan näher untersucht und kommt zu dem Ergebnis, daß Palmitin, Palmitinsäure, Stearin und Stearinsäure im festen Aggregatzustand keine Osmiumreaktion geben. Chemisch-reine Palmitin- und Stearinsäure, sowie deren Glykoside vermögen OsO_4 nicht zu reduzieren. Das OsO_4 sei aber ein feines Reagens auf Ölsäure und Olein. Ebenso soll das Verhalten gegenüber Sudan III sein. Palmitin- und Stearinsäure färben sich nicht rot; in geschmolzenem Zustande aber granatrot. Das Olein und die Ölsäure tun dies bereits im kalten.

Alle unsere Lösungs- und Färbungsversuche und die daran geknüpften Betrachtungen führen zu der Annahme, daß die stark lichtbrechenden Körper der *Noctiluca* aus Neutralfetten bestehen und zwar hauptsächlich aus Glycerinester der Ölsäure oder ähnlichen Substanzen.

Wir haben bereits erwähnt, daß die Fettropfen auch im lebenden Zustand scharf und deutlich zu erkennen sind, und daß sie fast stets eine ziemlich rundliche, kugelige Gestalt besitzen. Sehr viel

schärfer und deutlicher treten die Fettkügelchen selbstverständlich nach der Färbung mit Sudan III hervor. Deshalb wollen wir auch mit Sudan gefärbte Präparate dazu benutzen, um einiges über die Größe und die Verteilung dieser Gebilde zu erfahren (Taf. 2 Fig. 10 bis 14). Die Größe schwankt außerordentlich; bisweilen sind sie sehr klein und fein zerteilt (Fig. 10). Dann haben sie nur einen Durchmesser von $\frac{1}{2}$ —2 μ . Am häufigsten findet man Tropfen in der Größe von 1—5 μ ; doch nicht selten nehmen sie noch bedeutend an Umfang zu (Fig. 11—14). Der größte, den ich beobachten konnte, hatte etwa einen Durchmesser von 30—35 μ (Fig. 13). Diese großen Fetttropfen sind nicht etwa erst postmortal entstanden, durch Zusammenfließen von mehreren kleineren Tropfen infolge der Einwirkung der schwachen Kalilauge oder anderer Reagentien, sondern waren bereits im lebenden Zustand in der gleichen Größe zu sehen.

Die Fetttropfen haben stets eine gleichmäßige homogene Beschaffenheit. Nur nach der Behandlung mit Alkalien (teilweise Verseifung) oder bei einigen anderen Reagentien erhalten die Fettkugeln eine granuliertte Oberfläche. Nach Färbung mit Nilblau oder Sudan III erscheinen die größeren Tropfen infolge ihrer Größe und Dicke meist ziemlich intensiv rot, während die kleineren durchsichtig sind, und mehr zinnober-gelbrot aussehen.

Die meisten und vor allem die größeren Fetttropfen befinden sich im oder in der Nähe des Zentralplasmas (Fig. 9, 12, 25). Doch sind sie, namentlich die kleineren auch häufig im Plasmanetz fein verteilt (Fig. 10). Daneben befinden sich viele feine Tröpfchen in dem peripheren Plasma, oft sogar in die Plasmahaut eingelagert. Wir haben bereits bei der Betrachtung der Zellmembranen gesehen, daß beim Absterben der Organismen diese feinen Fetttropfen an oder in der Plasmahaut liegen bleiben, während sich das übrige Plasma nach dem Innern zurückzieht. Fig. 10 gibt ungefähr ein normales Bild von der Verteilung des Fettes im *Noctiluca*-Körper; die vorhandenen Mengen sind jedoch sehr häufig bedeutend geringer, bisweilen gelingt es sogar schwer, mit Sudanlösung geringe Körnchenmengen nachzuweisen. Im Gegensatz hierzu stellen die Fig. 11—14 Individuen dar, welche ausnahmsweise sehr große Fettmengen besaßen oder sich durch die Größe ihrer Fetttropfen auszeichneten. In Fig. 12 liegen sehr große Fettkugeln im Zentralplasma eingebettet. Fig. 13 stellt einen anormalen Fall dar, bei dem auffallend große Tropfen im peripheren Plasma liegen; gleichzeitig sind es die größten Fettgebilde, welche ich überhaupt bei *Noctiluca* beobachten konnte. Es ist aber der einzige Fall dieser Art. Auf

Fig. 14 sehen wir schließlich so große Fettmengen im Innern des *Noctiluca*-Körpers, daß diese die Gesamtmenge des Protoplasmas an Volumen bedeutend übertreffen.

Ich möchte noch besonders hervorheben, daß sämtliche Fettzeichnungen mit dem Zeichenapparat hergestellt sind, daß also sowohl die Zahl wie die Größe der Fetttropfen genau den tatsächlichen Verhältnissen entspricht.

Die Fettkügelchen findet man sowohl in den gewöhnlichen agamen Stadien, wie auch in den sog. „Ruhestadien“, welche die Organellen zurückgebildet haben und sich für die Teilung und Schwärmerbildung vorbereiten. Gerade bei diesen Stadien ohne Organellen kommt das Fett meist in größeren Mengen vor, was bereits DOFLEIN (I, 1900) beobachtet hat. Bei der Teilung werden die Fetttropfen auf die beiden Tochtertiere verteilt und bei der Schwärmerbildung bekommt jeder einzelne Schwärmer einige Tropfen mit. In den kleinen Schwärmern fallen die verhältnismäßig großen, stark lichtbrechenden Fetttropfen deutlich ins Auge (Taf. 4 Fig. 36—45).

Bei den zur Schwärmerbildung führenden aufeinanderfolgenden Kernteilungen befindet sich die größte Anzahl der Fettkörnchen in der Nähe der Kernspindeln. Die Körnchen sind meist ziemlich klein, von etwa 1—4 μ Durchmesser, während größere nur sehr selten vorkommen. DOFLEIN (I, 1900) stellte an mit Osmiumsäure konserviertem Material fest, daß sich während der Teilung die Fettgranula ringförmig um die Kernspindeln anordnen, entsprechend den vorhandenen physikalischen Kräften, entsprechend dem Druckgefälle. Die gleichen Beobachtungen konnte ich sehr gut am Lebenden machen (Taf. 4 Fig. 34a), ich sah die ringförmige Gruppierung der Fetttropfen während der Metaphase; dieser Ring zog sich mit dem Auseinanderweichen der Tochttersphären in eine Spirale auseinander, entsprechend den nun geänderten Druck- und Zugkräften. Auch im lebenden Zustande waren die Spindelfasern, welche die Richtung dieser Kräfte zum Teil veranschaulichen, deutlich zu erkennen. Diese Dinge werden uns bei der Besprechung der Kernteilung noch näher beschäftigen.

Die einzelnen Fetttropfen, welche auf den feinen Fäden des Plasmanetzes liegen, überragen diese oft um ein beträchtliches; d. h. sie haben einen sehr viel größeren Durchmesser als der Querschnitt des Plasmafadens (Taf. 3 Fig. 19, 22, 24). Trotzdem liegen sie aber nie frei auf diesen Plasmafäden, sondern sind stets von einer wenn auch oft nur ganz dünnen Plasmahaut umgeben. Bei den Sudanpräparaten (Taf. 2 Fig. 10—14) ist dieses nicht immer deutlich zu

erkennen, weil hinterher kein besonderer Plasmafärbstoff angewandt wurde. Aber auch dann ist nur sehr wenig zu sehen, weil eben das Plasmahäutchen so außerordentlich dünn und fein ist. Im Dunkelfeld gelang es manchmal, auch diese geringen Plasmamengen um die Fetttropfen herum zum Aufleuchten zu bringen. Die Fetttropfen leuchten im Dunkelfeld besonders hell und stark; sie sind dann von einem feinen, meist etwas unregelmäßigen Ring umgeben (Taf. 3 Fig. 19). Von dem Vorhandensein dieser dünnen Plasmahäutchen kann man sich am besten überzeugen durch Anwendung der Fettlösungsmittel. Denn nachdem die Fetttropfen vollständig fortgelöst sind, befindet sich an dieser Stelle nicht einfach ein Nichts, sondern vielmehr ein dünnes Plasmahäutchen, eine feine Cyste. Bei der Beschreibung des Lösungsversuches mit Eisessig habe ich bereits kurz darauf hingewiesen.

Wie entsteht nun dieses Fett? Über *Noctiluca* liegen noch keine Beobachtungen oder Vermutungen über Fettverdauung oder Fettspeicherung vor. Jedoch wurden mit anderen Protozoen insbesondere mit Ciliaten einige wenige Versuche gemacht, die ich hier kurz zusammenstellen möchte.

GREENWOOD (III, 1886) untersuchte Amöben und kommt zu dem Ergebnis, daß Fetttropfen von ihnen nicht verdaut werden; daß aber vielleicht eine geringe Fettverdauung bei *Actinosphaerium* stattfindet. FABRE-DOMERGUE (III, 1888), fütterte Paramäcien mit verdünnter Milch und beobachtete, daß die Fetttropfen unverändert entleert werden. Trotzdem bestreitet er nicht eine geringe Ausnutzung des Fettes; er vermutet, daß eine Verseifung stattgefunden hat. MEISSNER (III, 1888) fütterte Infusorien (*Climacostomum* und *Stentor*) und Amöben mit einer Fettemulsion von Olivenöl oder verdünnter Milch, welche durch Alkannatinktur vorher rot gefärbt war. Die Fetttropfen wurden häufig aufgenommen, aber nicht verändert, und bei den Infusorien oft nach kurzer Zeit wieder ausgestoßen.

In neuerer Zeit hat NIRENSTEIN (III, 1909) nähere Versuche an Paramäcien über Fettverdauung und Fettspeicherung gemacht. Er sah die verfütterten Fetttropfen in der wäßrigen, schwach alkalisch reagierenden Vakuolenflüssigkeit verschwinden und beobachtete eine Ablagerung völlig ungefärbter Fettkörnchen im Endoplasma bei Verfütterung einer mit Sudan intensiv gefärbten Ölemulsion und zieht daraus den Schluß, daß in den Nahrungsvakuolen eine Fettverdauung vor sich geht, indem es hier in seine wasserlöslichen Komponenten zerlegt wird, und daß diese dann nach ihrer Aufnahme

im Endoplasma wieder zu Neutralfetten synthetisiert werden. Das aufgespeicherte Fett entstammt nicht immer direkt der Nahrung, sondern kann sich auch bei reiner Kohlehydratnahrung oder auf Kosten von Eiweiß ansetzen. Die Fettkörnchen bei *Paramacium* haben die Bedeutung eines Reservestoffes.

STANIEWICZ (III, 1910) hat in dem darauffolgenden Jahre diese Beobachtungen von NIRENSTEIN einer eingehenden scharfen Kritik unterzogen. Er kommt auf Grund seiner eigenen Untersuchungen und Experimente an Infusorien (hauptsächlich *Stentor Roeselii* und *Paramacium caudatum*) zu der Behauptung, daß die Infusorien wohl Fett aufnehmen, aber nicht imstande sind, es zu verdauen; es also nicht abbauen können oder in eine genügend feine Emulsion verwandeln, welche eine direkte Assimilation möglich machte. Er konnte nämlich an den aufgenommenen vorher mit Sudan oder anderen Farbstoffen gefärbten Fettkügelchen keinerlei Veränderungen wahrnehmen. Diese wurden vielmehr nach einiger Zeit wieder unverdaut ausgestoßen. Trotzdem findet sich nach reichlicher Ernährung der Infusorien mit Eigelb, Milch und anderen Substanzen eine ziemlich vermehrte Anzahl von Fetttropfchen im Endoplasma. STANIEWICZ nimmt an, daß dieses Fett aus anderen Substanzen aufgebaut ist, welche die Infusorien verdauen könne, in erster Linie aus Eiweißkörpern und Kohlehydraten.

DOFLEIN (III, 1918) hat eingehende Untersuchungen über den Stoffwechsel kleiner Flagellaten, von Phytomonadinen (*Polytomella agilis*) gemacht. Besonders in den Cysten traten bisweilen größere Mengen Fett auf, welche durch Sudan III und Osmiumsäure nachgewiesen wurden. Gleichzeitig mit der Zunahme des Fettes hat die Menge und Größe der Stärkekörner abgenommen. So kommt DOFLEIN zu dem Schluß, „daß in dem Cystenkörper ein eigenartiger Stoffwechsel vor sich geht, bei welchem aus Stärke auf irgendwelchen Umwegen Fett entsteht. Daß ein ähnlicher Zusammenhang im normalen Stoffwechsel des freilebenden Mastigophors eine Rolle spielt, können wir daraus entnehmen, daß in ihm stets neben der Stärke Fett in größeren und kleineren Tropfen nachweisbar ist“.

Bei Protozoen haben wir bisher keinen einzigen sicher verbürgten Fall von Fettverdauung. Das nachgewiesene Fett scheint meistens aus Kohlehydraten oder aus Eiweiß im Protoplasma synthetisch aufgebaut zu werden. Die Kritik von STANIEWICZ (III, 1910) an NIRENSTEIN müssen wir aber, meiner Ansicht nach, selbst wieder kritisch aufnehmen. Sicher ist dadurch das Nichtvorhandensein einer Fettverdauung noch nicht bewiesen. STANIEWICZ benutzte zu seinen

Versuchen verschiedenes tierisches und pflanzliches Fett, so Olivenöl, Kokosnußöl, Kabeljaufett und Butter. Es wäre doch möglich, daß diese Substanzen nicht ohne weiteres verdaut werden, während andere Fette ausgenutzt werden können; jene machen auch sicher nicht die gewöhnliche Nahrung der Paramäcien aus. Meist verfütterte er diese Stoffe in gefärbtem Zustande (mit Sudan, Scharlach R. usw.). Diese Farbstoffe können schon genügen, um diese Substanzen „ungenießbar“ zu machen. Auf alle Fälle wäre eine nochmalige gründliche Untersuchung sehr wünschenswert.

Bei Aktinien nimmt ARNDT (III, 1913) an, daß das reichlich vorhandene Fett direkt als Fett aus der aufgenommenen Nahrung von den Entodermzellen übernommen oder im Aktinienkörper aus dem Nahrungseiweiß entstanden sei; dagegen nicht aus Kohlehydraten, da der sichere Nachweis einer Kohlehydratverdauung bei Cölenteraten überhaupt noch fehlt.

Betrachten wir noch kurz die neueren Ansichten der (menschlichen) Physiologie über Fettverdauung und Fettspeicherung (vgl. TIGERSTEDT, III, 1911). ALTMANN und PFLÜGER haben die Annahme begründet, daß bei höheren Tieren eine direkte Resorption der feinen Fetttropfen nicht stattfindet, sondern erst nach Zerlegung als Fettsäuren oder als Seifen. Dennoch ist die Emulsionierung von Wichtigkeit, da hierdurch den Lipasen eine größere Oberfläche für ihre Wirkung geboten wird. Die Lipasen zerlegen die Fette in Glycerin und Fettsäuren.

Daß bei den höheren Tieren die größere Menge des vorhandenen Reservefettes direkt aus dem Fett der aufgenommenen Nahrung stammt (unter Zerlegung!), haben die Versuche von VOIT und PETTENKOFER, HOFMANN und MUNK einwandfrei erwiesen. Daneben wirken auch Kohlehydrate als Fettbildner, während nach den umfangreichen Versuchen von PFLÜGER und KUMAGAWA es nicht mehr anzunehmen ist, daß auch Eiweiß sich an der Bildung von Fett beteiligen kann oder höchstens in sehr geringem Umfange.

Nach unseren heutigen Kenntnissen erfolgt die Fettbildung bei Metazoen zum großen Teil direkt aus dem aufgenommenen Fett der Nahrung, wahrscheinlich unter Zerlegung (in Glycerin und Fettsäuren) und neuem Aufbau. Das Reservefett kann jedoch auch aus Kohlehydraten, bei manchen Tieren auch aus Eiweiß gebildet werden. Bei Protozoen ist bisher eine Fettverdauung noch nicht einwandfrei nachgewiesen, wenn sie auch darum nicht ausgeschlossen ist; Fettbildung nach reiner Kohlehydrat- oder Eiweißnahrung wurde dagegen beobachtet.

Wie entstehen die oft recht beträchtlichen Fettmengen bei *Noctiluca*? Ein sicheres, abschließendes Urteil läßt sich heute noch nicht darüber bilden; denn nur durch eine ausschließliche künstliche Ernährung mit reinen Fetten, Kohlehydraten oder Eiweiß läßt sich der sichere Nachweis erbringen, daß das Reservefett durch Fettverdauung entsteht, oder aus dem aufgenommenen Kohlehydrat oder aus dem Eiweiß. POUCHET (I, 1890 p. 110) machte allerlei künstliche Ernährungsversuche mit zerkleinertem getrocknetem Fischfleisch mit Milch, Blut, Stärkemehl und Lycopodiumsporen. Alle Versuche mißlangen, nur zerkleinertes gekochtes Eigelb wurde aufgenommen. Im Zustande der Verdauung sollen viele stark lichtbrechende Tropfen und Körner im Protoplasma entstehen, bald sieht man größere Tropfen in der Nachbarschaft des Kernes, sie haben lachsgelbe Farbe und werden durch Osmiumsäure geschwärzt. Es handelt sich also offenbar um die Fetttropfen. Eine künstliche Ernährung hoffe ich bei *Noctiluca* bei einem späteren Aufenthalt am Meere einmal durchzuführen, wenn sie auch große Schwierigkeiten haben wird¹⁾. Man kann jedoch aus der Art der normalen Nahrungsstoffe und aus der Beschaffenheit, wie diese wieder ausgestoßen werden, Schlüsse ziehen über die größere oder geringere Wahrscheinlichkeit der einzelnen Annahmen.

Sehr interessant in dieser Beziehung ist nun der Fall, welcher in den Fig. 8 a—f (Taf. 1) dargestellt ist. Unter den frisch aus dem Meere gefangenen Tieren fand ich ein Exemplar, welches einen für seine Größe riesigen Nahrungskörper aufgenommen hatte. Die sonst ziemlich rundliche Gestalt hatte sich ganz verändert und wurde durch den Nahrungskörper in die Länge gepreßt (Fig. 8 a). Dieser war dicht angefüllt mit zahllosen großen und kleinen goldgelben stark lichtbrechenden Fetttropfen. Diese Fetttropfen verdeckten die übrige Organisation des Nahrungstieres, so daß es sich

¹⁾ Anmerkung während der Korrektur. Während eines kurzen Aufenthaltes in diesem Herbst (1920) an der Biologischen Anstalt in Helgoland ist es mir gelungen, die künstliche Ernährung bei *Noctiluca* in ähnlicher Weise wie POUCHET durchzuführen. Ich konnte die Tiere mehrere Wochen mit gekochtem Hühnereigelb ernähren. Am besten gelangen diese Versuche, wenn ich ausschließlich die Fettsubstanzen des Hühnereigelbes verwandte, welche sich als kleine gelbe Kügelchen an der Wasseroberfläche ansammelten. Nach wenigen Tagen waren eine große Anzahl der Noctilucen dicht mit den bekannten kleinen Fetttröpfchen angefüllt. Dies kann man wohl als einen sicheren Beweis dafür ansehen, daß tatsächlich eine Ausnutzung des Fettes der Nahrung stattfindet, und daß die im *Noctiluca*-Körper vorhandenen Fettsubstanzen auf alle Fälle auch nach ausschließlicher Ernährung mit Fett gebildet werden können.

nicht entscheiden ließ, zu welcher Gruppe es gehörte. Ich vermute, daß es ein Wurm gewesen ist, doch könnten es auch Reste einer Crustacee sein. Nach 4 Stunden war der Nahrungskörper zusammengebogen und verkleinert; er liegt in einer deutlichen Nahrungsvakuole, an deren Oberfläche zahlreiche kleine Fetttropfen sichtbar sind. Die äußere Gestalt der *Noctiluca* ist wieder ziemlich normal geworden (Fig. 8 b). Nach weiteren $4\frac{1}{2}$ Stunden ist der Rest des Nahrungskörpers ausgestoßen und liegt neben dem Tier in dem Kulturgläschen. Sein äußerer Umfang ist verkleinert und zusammengepreßt; doch birgt er im Innern noch zahlreiche dicke Fetttropfen. Die Ausnutzung der Nahrungsstoffe ist auf alle Fälle eine sehr unvollkommene gewesen, was zum Teil wohl auf die abnorme Größe des Nahrungskörpers zurückzuführen ist. Trotzdem sieht man im Innern der *Noctiluca*, vor allem in der Nähe des Zentralplasmas, wo sich vorher der Nahrungskörper befunden hatte, zahlreiche größere und kleinere Fetttropfen, und die Wahrscheinlichkeit ist sehr groß, daß eine direkte Ausnutzung des Fettes der Nahrung stattgefunden hat. Fig. 8 d—f zeigen dasselbe Individuum zu verschiedenen Zeiten am folgenden Tage. Man erkennt deutlich die Verteilung der Fettkörnchen. Diese Stadien werden uns noch in anderem Zusammenhang interessieren.

Die Nahrung der *Noctiluca* besteht meistens aus pflanzlichen Organismen, Planktonalgen, insbesondere Diatomeen. Durch diese Nahrung werden hauptsächlich Kohlehydrate aufgenommen; doch wird häufig auch tierische Nahrung aufgenommen, so daß außerdem sicher eine Eiweißverdauung vorkommt. POUCHET'S Versuche scheinen gleichfalls dafür zu sprechen, daß eine Eiweißverdauung stattfindet, wenn auch im Eigelb neben Eiweißkörpern noch verschiedene andere Substanzen vorhanden sind. Welche Stoffe nun die Bildung und Ablagerung von Fetttropfen bewirkt, kann man nicht sagen.

Zum Schluß bleibt uns noch die Frage zu erörtern, welche Bedeutung die Fetttropfen im *Noctiluca*-Körper besitzen. DOFLEIN (I, 1900 p. 3) hatte bereits die Ansicht ausgesprochen, daß es sich um „Reservefett“ handelt. Die Beobachtung, daß vor allem die tentakel- und peristomlosen Stadien in besonders hohem Maße Fetttropfen enthalten, lassen diese Annahme sehr wahrscheinlich erscheinen. Denn diese organellenlosen Stadien vermögen keine Nahrungskörper aufzunehmen und sind daher auf die vorhandenen Stoffe angewiesen. Auch die Erscheinung, daß bei der Schwärmerbildung die jungen Schwärmer alle einige Fetttropfen mitbekommen, ist dadurch sehr verständlich. Um weiteres Beweismaterial für

diese an sich schon ziemlich wahrscheinliche Annahme zu erhalten, suchte ich ein vegetatives agames Individuum aus, welches zahlreiche kleine Fetttröpfchen im Protoplasma enthielt, welche im lebenden Zustand deutlich zu erkennen waren. Dieses Individuum setzte ich in ein kleines Glasschälchen, ohne Hinzufügung von irgendwelchen Organismen, welche als Nahrung hätten dienen können, und beobachtete es längere Zeit hindurch. Schon nach wenigen Tagen nahmen die Fettropfen an Zahl ab. Nach 10 Tagen ist ihre Anzahl sehr gering geworden. Nach 14 Tagen des Hungerns stirbt das Tier ab. Dieser Versuch beweist, daß diese Fetttröpfchen aufgebraucht werden, wenn andere Nahrungsstoffe fehlen.

Es wird sich aber nicht nur um Reservesubstanzen handeln, sondern es besteht die Möglichkeit, daß wir auch direkte Bestandteile der aufgenommenen Nahrung vor uns haben. In diesen Fällen müßte aber das Nahrungsfett ohne Zerlegung, also in feiner Verteilung als Emulsion, von der *Noctiluca*-Zelle aufgenommen sein. Denn wenn es erst zerlegt wird in Glycerin und Fettsäuren und dann erst wieder zu Neutralfett synthetisiert wird, dann müßte man dieses richtigerweise schon als „Reservematerial“ ansprechen.

DOFLEIN (I, 1900 p. 4) hat noch die Vermutung ausgesprochen, daß das Fett als leichtere Substanz vielleicht auch mitwirke, die Schwebefähigkeit der tentakel- und geißellosen Stadien zu erhöhen. Ich glaube aber kaum, daß dies eine wesentliche Funktion der Fetttröpfchen ist. Die Noctilucen besitzen an und für sich schon ein geringeres spezifisches Gewicht als das umgebende Seewasser. Infolgedessen schweben sie an der Oberfläche und werden höchstens passiv durch Wasserbewegungen in tiefere Regionen gebracht. MASSART (I, 1893) stellte ein spezifisches Gewicht von 1,014 fest, während das des Meerwassers etwa 1,024—1,028 beträgt. MASSART machte allerdings auch die Fettropfen für das geringe spezifische Gewicht des Gesamtkörpers verantwortlich. Mir scheint diese Annahme nicht sehr wahrscheinlich, schon allein wegen des außerordentlich wechselnden Vorkommens des Fettes im Protoplasma, und weil Zellen ohne größere Fettmengen ebensogut an der Oberfläche schwimmen, wie solche mit viel Fett. Ich glaube eher annehmen zu müssen, daß der Zellsaft das geringe spezifische Gewicht bewirkt.

Wir werden später noch sehen, daß auch das Leuchten der *Noctiluca* mit Fettsubstanzen in Verbindung gebracht wird. Es handelt sich hierbei wohl kaum um eine physiologische Funktion der Organismen, die für das Leben dieser Tiere irgendwelche Be-

deutung besäße, sondern höchstens eine Nebenerscheinung des Stoffwechsels.

Es bleibt noch eine letzte Möglichkeit: Die Fettsubstanzen, wenigstens sofern sie in größeren Mengen auftreten, könnten eine „fettige Degeneration“ darstellen, entsprechend den Erscheinungen, welche BORGERT (III, 1909) bei tripyleen Radiolarien beschrieben hat, und welche bei höheren Tieren eine weite Verbreitung besitzen. Nach allem, was wir bisher über die Verbreitung und Entstehung des Fettes bei *Noctiluca* gehört haben, besitzt diese Annahme kaum irgendwelche Wahrscheinlichkeit.

Legen wir die Terminologie von KAWAMURA (III, 1911 p. 122) zugrunde, so handelt es sich nicht um eine „pathologische Fettspeicherung (Steatosis pathologica)“, sondern um eine „normale Fettspeicherung (Steatosis physiologica)“ und zwar eine „Glycerinestersteatose“.

VI. Biologie und Physiologie.

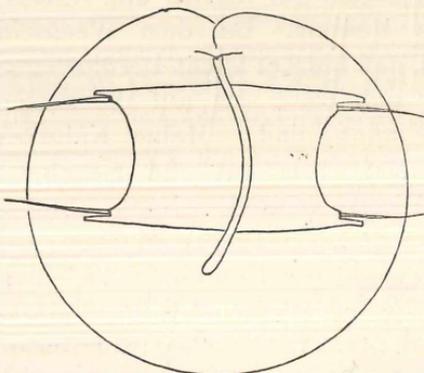
a) u. b) Lebensbedingungen und Ernährung.

Ich nahm ursprünglich an, daß solche Planktonorganismen wie die *Noctiluca* außerordentlich empfindlich in der Kultur seien und stets reines frisches Wasser beanspruchten. Es stellte sich aber heraus, daß sich die Noctilucen ziemlich leicht halten lassen, über mehrere Wochen. Ich benutzte zur Kultur meist kleine Glasklötze mit Vertiefung, die ich mit etwas frischem Seewasser und entweder mit einzelnen Exemplaren oder mit einer größeren Anzahl von Noctilucen beschickte. Teilweise wechselte ich täglich das Wasser, teils ließ ich sie immer im gleichen Medium. Bei dem Wechseln des Wassers ergab sich der Übelstand, daß hierbei leicht Berührungen mit der Gefäßwand oder der Pipette entstehen, die auf die zarten *Noctiluca*-Körper von ungünstigem Einfluß sind. Meine Kulturen ohne Wasserwechsel hielten sich meist ebensogut und manchmal sogar noch besser, als die mit Wasserwechsel. Nach einigen Tagen traten meist in den Kulturen Bakterienansammlungen auf und es entwickelte sich eine größere Anzahl von Ciliaten und kleinen Flagellaten. Merkwürdigerweise hatte ihr Vorhandensein keineswegs einen ungünstigen Einfluß auf das Leben der Noctilucen. Selbst wenn sich tote, sich zersetzende Organismen am Boden befanden (was natürlich meistens vermieden wurde), wurden die Noctilucen keineswegs sichtlich ungünstig beeinflusst. Sie sind also nicht sehr empfindlich gegen nicht ganz frisches Wasser. Ich machte

sogar die interessante Beobachtung, daß die Noctilucen die betreffenden Ciliaten gefressen hatten.

Als Nahrungskörper beobachtete ich in den Nahrungsvakuolen der Noctilucen meistens Diatomeen, so vor allem die großen *Biddulphia* und *Coscinodiscus*, welche in den Monaten August und September bei Helgoland die Hauptmenge des Phytoplanktons ausmachten. Daneben kamen aber viele andere Planktonalgen vor. Häufiger waren auch Copepoden, Crustaceenlarven, kleine Würmer und sogar Fisch-eier gefressen worden. In einem Falle sah ich, daß eine andere kleine *Noctiluca* als Nahrung aufgenommen war; also wieder eine Beobachtung für die Tatsache, daß sich die gefräßigen Noctilucen bisweilen gegenseitig auffressen. In einem anderen Falle waren junge *Noctiluca*-Schwärmer als Nahrungsbestandteil aufgenommen worden.

Versuche, die Noctilucen in den Kulturen mit Planktonalgen zu füttern, sind mir bisher immer mißlungen. Fügte ich in den Kulturgläsern frisch gefangene Diatomeen zu den Noctilucen, so sanken die Planktonalgen bereits nach kurzer Zeit zu Boden. Nun haben die Noctilucen, welche vermöge ihres geringen spezifischen Gewichtes stets passiv an der Oberfläche des Wassers schwimmen, keinerlei Möglichkeit, die Diatomeen usw. zu ergreifen, da sie nicht aktiv in die Tiefe zu wandern vermögen. Aber selbst wenn die *Biddulphien* längere Zeit auf oder direkt neben den Noctilucen lagen, wollten diese in meinen Kulturen die Planktonalgen nicht aufnehmen. So konnte ich leider keine näheren Beobachtungen über die Aufnahme der Nahrung machen, ein Vorgang, der bisher noch nicht näher erforscht ist. In



Textfig. D.

einem Falle sah ich unter den frischgefangenen Exemplaren eine *Noctiluca* mit einer großen *Biddulphia sinensis*, über welche sie den Tentakel gestreckt hatte (Textfigur D). Die Nahrungsaufnahme selbst konnte ich nicht verfolgen, doch vermute ich, daß hierzu der Tentakel benutzt wird.

Die Ausstoßung der Nahrungsreste konnte ich dagegen in einer großen Anzahl von Fällen beobachten. Besonders interessant ist

dieser Vorgang, wenn es sich um sehr große Nahrungskörper handelt, deren Reste ausgestoßen werden, so von großen Crustaceenpanzern

oder den *Biddulphia*-Schalen. Das Cytostom und das Peristom sind weit trichterförmig geöffnet. Der Nahrungsrest wird ganz langsam aus dem Peristom herausgepreßt, anscheinend durch eine geringe Kontraktion des umgebenden Protoplasmas. Der Tentakel ist während dessen in dauernd schlängelnder Bewegung, ohne aber selbst den Nahrungskörper irgendwie ergriffen zu haben. Infolge der lebhaften Tentakelbewegung rotiert das Individuum bisweilen langsam um seine Achse. Nach ungefähr einer halben Stunde ist der Vorgang selbst bei den großen Nahrungsresten beendet. Wenn mehrere große *Biddulphia*-Individuen aufgenommen waren, wurden sie meist nacheinander nach Verdauung des Weichkörpers wieder ausgestoßen in einem Zwischenraum von ungefähr einer Stunde.

Die Nahrungsbestandteile liegen im *Noctiluca*-Körper stets in einer Nahrungsvakuole, deren Flüssigkeitsmenge bisweilen aber sehr gering ist, so daß die Nahrung dann nur von einem dünnen Plasmahäutchen umgeben zu sein scheint (vgl. Taf. 1 Fig. 8 a u. b). In anderen Fällen ist die Flüssigkeitsmenge in der Nahrungsvakuole sehr viel bedeutender (Taf. 1 Fig. 1 und Taf. 3 Fig. 24). METCHNIKOFF (IV, 1889) teilt bereits mit, daß die Nahrungsvakuolenflüssigkeit bei *Noctiluca miliaris* neutral reagiere. Ich machte Vitalfärbungen mit Neutralrot in schwachen Lösungen. Hierdurch färbte sich der *Noctiluca*-Körper intensiv rot und zwar in der Hauptsache die Zellflüssigkeit, aber auch das Protoplasma, besonders stark der Tentakel; der Kern bleibt ungefärbt und auch die Nahrungsvakuolen waren ziemlich schwach rot gefärbt. Es lag jedoch kein gelber Farbton vor, so daß die Reaktion der Vakuolenflüssigkeit jedenfalls nicht sauer zu sein scheint.

Die Nahrungsvakuolen sind stets von einem dünnen Häutchen umgeben, an das sich mehr oder weniger große Protoplasamassen anschließen. Besonders deutlich tritt dieses umgebende Protoplasma im Dunkelfeld hervor (Taf. 3 Fig. 24).

Die Ausnutzung der aufgenommenen Nahrungsbestandteile ist meist sehr unvollkommen. Bereits bei dem gelegentlich der Besprechung der Fettverdauung erwähnten Fall (Taf. 1 Fig. 8 a—f) sahen wir, daß in den ausgestoßenem Nahrungsrest (Fig. 8c) noch sehr bedeutende Nahrungsstoffe, insbesondere Fetttropfen enthalten sind. Auch die ausgestoßenen Diatomeenschalen enthalten oft noch sehr beträchtliche Mengen von Protoplasma und Chlorophyll. Eine teilweise Ausnutzung dieser Bestandteile findet aber trotzdem sicher statt. Wir sehen, daß mit einer gewissen Verschwendung gearbeitet

wird, was bei der großen Gefräßigkeit der Noctilucen von keiner Bedeutung ist.

Daß höchstwahrscheinlich nur ein Teil der aufgenommenen Nahrungsstoffe als Fett gespeichert wird, haben wir oben bereits eingehend geschildert.

Die Verbreitung und das Vorkommen der *Noctiluca* ist von BÜTSCHLI (I, 1885 a) dargestellt worden. *Noctiluca* ist ein Kosmopolit. Ich möchte an dieser Stelle noch auf die weniger bekannte Zusammenstellung von HAMBURGER (I, 1913) im „Nordischen Plankton“ hinweisen, wo alle bisher gemachten Fundorte in den nordischen Meeren zusammengestellt wird.

Während *Noctiluca* in allen Meeren, hauptsächlich in den Küstenregionen in derselben Art vorkommt, also sehr große Verbreitung besitzt, ist im Gegensatz hierzu *Leptodiscus* nur, wenigstens soweit mir bekannt, von R. HERTWIG (I, 1877) bei Messina und LOHMANN (I, 1903) bei Syrakus gefunden worden.

LOHMANN (I, 1920) hatte in aller neuester Zeit eine neue sehr interessante Protozoenform beschrieben, die er anfänglich für eine *Leptodiscus*art hielt und die in der Tat Beziehungen zu den Cystoflagellaten aufweist. Es handelt sich um glocken- oder trichterförmige Protozoen mit freien, oft gelapptem Rande; sie besitzt also eine medusenähnliche Gestalt, die äußerlich einige Ähnlichkeit mit *Craspedotella* KOFOID hat. Nähere Untersuchung zeigte aber, „daß zwischen den Randläppchen je eine kurze, feine Geißel stand“. Nach diesen Befunden kann man die Form wohl nicht ohne weiteres an die Cystoflagellaten anschließen. Die systematische Stellung wird sich erst entscheiden lassen, wenn diese Organismen näher erforscht sein werden. LOHMANN fand sie in der Irmvinger See, im Golfstrom und im Guineastrom und ist der Ansicht, daß diese Tiere gar nicht selten sind.

c) Inanitionserscheinungen.

Vegetative Individuen, welche längere Zeit in größerer Anzahl im kleinen Kulturgläschen gehalten wurden, ohne daß ihnen dort Nahrung zur Verfügung stand, zeigen nach etwa 10—14 Tagen deutliche Veränderungen; es entstehen Hungerformen, Inanitionserscheinungen.

POUCHET (I, 1890 p. 122) gibt an, daß in seinen Kulturen nach 42 Tagen eine große Anzahl Individuen das Protoplasma stark reduziert und den Tentakel und die „hintere Furche“ zurückgebildet hatten. Diese Angaben scheinen unseren nachfolgenden Beobachtungen zu entsprechen.

Läßt man die Noctilucen hungern, so findet man nach einigen Tagen keinerlei Nahrungsvakuolen oder Nahrungsreste mehr in der Zelle; die Nahrungsreste und unverdauliche Substanzen sind ausgestoßen worden. In diesen Hungerkulturen wurde ein Kannibalismus niemals beobachtet, wie ich überhaupt ein sich gegenseitiges Auffressen nur in einem einzigen Falle gesehen habe. Die Nahrungsstoffe selbst sind vollständig verarbeitet und verbraucht worden. Nachdem die Nahrungssubstanzen selbst aufgebraucht sind, müssen die Reservesubstanzen für den Stoffwechsel herangezogen werden. Wir sahen oben, daß die Fetttropfchen, welche im Protoplasma der *Noctiluca*-Zelle zerstreut liegen, höchstwahrscheinlich Reservestoffe darstellen. Läßt man die Tiere hungern, so verschwinden nach 8—14 Tagen diese Fetttropfchen immer mehr und schließlich sind nur noch ganz wenige oder gar keine mehr vorhanden. Da sowohl Nahrungskörper wie auch die Fettkügelchen im Protoplasma verschwunden sind, ist dieses außerordentlich viel durchsichtiger geworden.

Das Protoplasma selbst ist sehr stark verringert, sowohl das Zentralplasma wie das Plasmanetz im Innern des Körpers. Es gehen viel weniger Protoplasmastrahlen vom Zentralplasma zur Peripherie. Die einzelnen Plasmastränge und Strahlen sind bedeutend dünner geworden. Das Protoplasma hat augenscheinlich an Substanz abgenommen. Die mit Zellsaft angefüllten Zwischenräume zwischen den Protoplasmasträngen, die man auch als Vakuolen bezeichnen kann, haben entsprechend an Umfang zugenommen. Diese Erscheinung ist wohl dadurch zu erklären, daß nun das Protoplasma selbst für den Stoffwechsel der Zelle als Energiequelle herangezogen wird, da keinerlei Reservesubstanzen mehr vorhanden sind, und eine allmähliche Zersetzung des Protoplasmas greift Platz.

Eine bedeutendere Größenabnahme der Zellen selbst konnte ich nicht feststellen. Ich glaube das darauf zurückführen zu müssen, daß die Zellflüssigkeit, die den größten Teil des Zellinnern erfüllt, zugenommen hat.

Auch der Kern ist bedeutend durchsichtiger geworden und infolge des geringeren und durchsichtigeren Zentralplasmas, welches den Kern teilweise umgibt, sehr viel deutlicher zu sehen. Manchmal kann man in den Kernen solcher Hungerformen im lebenden Zustand die Nucleolen erkennen, die im Normalzustande kaum oder meist gar nicht sichtbar sind; bisweilen sind die Nucleolen von einem hellen Hof umgeben, der sich ebenso zwischen Kernmembran und eigentlichem Kerninhalt befindet. Es sind offenbar geringe Ent-

mischungserscheinungen der flüssigeren und festere Kernsubstanzen eingetreten, oder aber es hat eine Flüssigkeitsaufnahme aus dem umgebenden Plasma bzw. aus dem Zellsaft in den Kern stattgefunden. Es handelt sich hierbei nicht etwa um Absterbeerscheinungen; die Tiere waren noch lebend, was man an dem gut ausgestreckten Protoplasmanetz erkennen kann.

An den ausgespannten Protoplasmafäden und -strängen bemerkt man häufig größere Tropfen Protoplasma, welche bereits oben bei Besprechung der Plasmastrukturen Erwähnung fanden (Taf. 3 Fig. 23). Ich nehme an, daß diese Plasmotropfen aus den Seitenverzweigungen der Fäden entstanden sind, welche sich in Tropfenform zusammengezogen haben. In größerer Anzahl tritt diese Erscheinung nur bei Inanitionsstadien auf, während normale Zellen sie fast nie zeigen.

Läßt man die Tiere nun noch weiter hungern, so treten weitere Umbildungsvorgänge ein. Nachdem bisher das innere, flüssigere Protoplasma für den Stoffwechsel ausgenutzt ist, werden jetzt auch die peripheren festeren Protoplasmasubstanzen teilweise wieder verflüssigt und verbraucht. Die Zellmembran ist sehr viel dünner geworden und weniger widerstandsfähig. Schon auf geringen Druck zerreißt sie, legt sich in Falten und die Tiere gehen ein, während normale Formen keineswegs so empfindlich sind.

Die Organellen der Zellen, welche höher differenzierte, in festere Gele umgewandelte Plasmasubstanzen darstellen, werden nunmehr zum großen Teil zurückgebildet. Zuerst wird bei den Hungerformen das Staborgan reduziert. Dieses ist leicht verständlich, da das Staborgan nur eine verdickte Stelle der Zellmembran darstellt, welche ihrerseits dünner geworden ist, und da ferner das Staborgan durch zahlreiche Protoplasmafäden gebildet wird, welche vom Zentralplasma an die betreffenden Stellen der Peripherie ansstrahlen; diese Plasmafäden sind ja ebenfalls stark reduziert. Häufig wird auch der Tentakel, Zahn und Lippe zurückgebildet. Eine Peristomeinsenkung ist kaum noch vorhanden. Dagegen war das Cytostom in fast allen Fällen noch sichtbar.

Ließ ich die Tiere nun noch länger hungern (3 Wochen und darüber), so starben sie ab. Nachdem sämtliche Energiequellen aufgebraucht sind, muß der Hungertod einsetzen. Die Inanitionsformen durch Zurückbringen unter günstigere Lebensbedingungen wieder zur Reorganisation zu bringen, ist mir niemals gelungen; wie ich auch sonst bisher eine künstliche Ernährung noch nicht durchführen konnte.

Fassen wir unsere Ergebnisse der Hungerversuche bei *Noctiluca*

zusammen, so finden wir, daß im Hungerzustande zuerst die vorhandenen Nahrungsstoffe und Reservesubstanzen aufgebraucht werden und erst dann das Protoplasma im Innern der Zelle in Angriff genommen wird. Auch der Kern zeigt geringe Veränderungen. Nach dem flüssigeren Innenplasma wird das festere periphere Plasma als Energiequelle für den Stoffwechsel benutzt, sowohl Bestandteile der Zellmembran wie auch der Organellen, Staborgan, Tentakel, Zahn und Lippe.

Eine ähnliche Rückbildung der Organellen findet vor der Teilung und Knospenbildung statt. Es wäre demnach noch die Erklärungsmöglichkeit vorhanden, daß es sich um beginnende Teilungs- bzw. Knospenbildungsvorgänge handelt; daß aber die ungenügend ernährten Zellen nicht mehr die Kraft besitzen, die Teilungen durchzuführen. Wenn man sämtliche beobachtete Erscheinungen in Betracht zieht, scheint mir aber die Annahme eine sehr viel größere Wahrscheinlichkeit zu haben, daß es sich hier um Rückbildungen infolge ungenügender Ernährung handelt, infolge größeren Stoffverbrauchs als Stoffneubildung.

Sind in der Literatur schon ähnliche Erscheinungen bei anderen Protozoen beschrieben worden? Die unter dem Namen der „Depression“ oder der „Degeneration“ geschilderten Vorgänge haben mit den Hungerzuständen der *Noctiluca* kaum etwas Gemeinsames. Der Begriff der Degeneration wurde von MAUPAS (IV, 1888), der der Depression von CALKINS (IV, 1902 bis 1904) aufgestellt. R. HERTWIG (IV, 1900 u. 1904) beschrieb eingehend die Degenerationserscheinungen bei *Actinosphaerium* und POPOFF (IV, 1907 u. 1909) bei *Paramaecium* und anderen Infusorien.

Die einen Autoren sehen in den Depressionserscheinungen einen physiologischen Prozeß, der notwendig zu dem Lebenszyklus jedes Individuums gehört, während andere Forscher annehmen, daß die Depressions- und Degenerationserscheinungen auf ungünstige äußere Bedingungen zurückzuführen seien. So soll die Anhäufung von Exkretstoffen eine Ursache sein; in vielen Fällen treten die Erscheinungen bei Überfütterung auf. Das ist gerade die gegenteilige Ursache wie bei den Inanitionserscheinungen. Während der Depressionsperiode selbst ist allerdings auch keine Nahrungsaufnahme zu konstatieren; die Stoffwechselfvorgänge im Infusorienkörper kommen fast ganz zum Stillstand. Die im Körper noch vorhanden gewesene Nahrung ist nur unvollständig verdaut worden. Während dieser Vorgänge werden in der Zelle Fett- und Dottersubstanzen angehäuft. Die Kerne vergrößern sich meist sehr bedeutend und

nehmen teilweise (bei *Actinosphaerium*) an Zahl zu. Auch die bei der Besprechung des Stoffwechsels erwähnte Arbeit von BORGERT (III, 1909) wäre hier anzuführen. Das Protoplasma wird in allen diesen Fällen dunkel und undurchsichtig. Es tritt eine Anhäufung der Fettsubstanzen in der Zelle ein; während bei den Inanitionserscheinungen diese Stoffe aufgebraucht werden.

Die Erscheinungen, welche MAUPAS (IV, 1888 u. 89) unter dem Namen der „senilen Degeneration“ insbesondere bei *Stylonychia* beschrieben hat, entsprechen schon etwas mehr den Inanitionsvorgängen. Bei der Degeneration tritt ein Verlust der Bewimperung ein. Eine der Ursachen soll der Hunger sein, welcher auch den Anlaß zur nachfolgenden Conjugation geben soll. Ähnlich sind die Beobachtungen von POPOFF (IV, 1907) an *Stylonychia*.

Nähere Untersuchungen über den Einfluß der Nahrung und des Hungers bei Ciliaten-Infusorien haben JOUKOWSKY (IV, 1898), KASANZEFF (IV, 1901) und WALLENGREN (IV, 1901) gemacht. JOUKOWSKY fand, daß die Größe von *Pleurotricha* im Hungerzustande von 200 μ auf 15—30 μ herabsinkt. Genauere Untersuchungen über Inanitionserscheinungen finden wir in den gleichzeitig erschienenen Arbeiten von KASANZEFF und WALLENGREN, welche beide hauptsächlich mit *Paramaecium* experimentierten.

Die Untersuchungen von WALLENGREN interessieren uns hier besonders, im Vergleich mit den Vorgängen bei *Noctiluca*. WALLENGREN hat bei *Paramaecium* die Erscheinungen des Hungerzustandes beschrieben: Zuerst verschwinden die Nahrungsvakuolen und die Nahrungsballen, dann die „endoplasmatischen kleinen Körnchen“; darauf nimmt das Entoplasma selbst an Menge ab und dadurch auch die Größe der Individuen. In der sog. zweiten Hungerperiode wird das Entoplasma stark vakuolisiert und das Ectoplasma mehr und mehr resorbiert, dann verschwinden die Trichocysten und Cilien teilweise. Schließlich treten auch im Kern (Macronucleus) durchgreifende Veränderungen ein. Abweichend von den *Noctiluca*-Hungerformen wäre hier nur die Abnahme der Körpergröße, das Auftreten der Vakuolen im Plasma und die Kernveränderungen. Daß sich bei *Noctiluca* die Verminderung des Entoplasmas nicht äußerlich in der Verminderung der Körpergröße bemerkbar macht, glaubten wir schon oben auf die großen Mengen flüssigen Zellsaftes zurückführen zu können. Die gleiche Ursache bedingt den Unterschied betreffs der Vakuolisierung des Protoplasmas. Das Plasma der *Noctiluca* ist bereits im normalen Zustande sehr stark vakuolisiert, folglich wird eine teilweise Verflüssigung und Zerfall des Proto-

plasmas nicht als neue Vakuolenbildung sichtbar sein, sondern der vorhandene Zellsaft wird sich nur entsprechend vermehren (und vielleicht in seiner chemischen Zusammensetzung etwas verändern). Nur die Vorgänge im Kern sind grundverschieden. Hierbei darf man jedoch nicht vergessen, daß bei *Paramaecium* nur der Macronucleus durchgreifende Veränderungen erfährt, welcher keinen vollwertigen Kern darstellt, während der Micronucleus fast unberührt bleibt.

Die bei beiden Organismen gefundenen Stadien der Inanitionserscheinungen entsprechen auch durchaus den Vorstellungen, welche wir uns nach dem Stoffwechsel der höheren Tiere gebildet haben.

d) Das Leuchten.

Eine genauere Untersuchung einer leuchtenden *Noctiluca* bei stärkerer Vergrößerung hat bisher nur QUATREFAGES (I, 1850c) unternommen, dessen Abbildung (Taf. 5 Fig. 6) in sehr vielen Lehrbüchern und zusammenfassenden Arbeiten über die Lichtproduktion wiedergegeben wird. Mir erschien diese Abbildung ziemlich grob, deshalb versuchte ich diese Beobachtungen von neuem anzustellen und möglichst brauchbare Abbildungen anzufertigen. Die Beobachtung der leuchtenden Noctilucen bei stärkerer Vergrößerung ist keineswegs sehr leicht, da die Individuen in der Regel kein dauerndes Leuchten aufweisen, sondern nur auf Reizung hin einen kurzen Lichtblitz erzeugen. Deshalb ist es schwierig, die Organismen gerade in diesem Augenblick bei stärkerer Vergrößerung unter das kleine Gesichtsfeld zu bringen. Auch die Augen werden durch die geringen Lichtintensitäten einzelner leuchtender *Noctiluca*-Exemplare bei stärkerer Vergrößerung sehr bedeutend angestrengt. Nach einiger Übung gelang es mir jedoch, dieser Schwierigkeiten Herr zu werden. Die erhaltenen Abbildungen gebe ich auf Taf. 3 Fig. 26—29 wieder.

VIGNAL (I, 1878) behauptet, daß auch die ungeritzte *Noctiluca* dauernd ein schwaches, weißliches Licht aussende. Andere Autoren haben dieses bestritten und auch meine Beobachtungen zeigten, daß normale Individuen nur auf äußeren Reiz hin Licht aussenden, sonst aber vollkommen dunkel bleiben. Anders bei absterbenden Noctilucen, die ein dauerndes Leuchten aufweisen. Die Intensität dieses Dauerlichtes ist allerdings nicht so groß wie die der kurzen Lichtblitze der gereizten normalen Individuen. Das Absterben der Organismen kann man aber auch als einen Reiz, und zwar sogar als einen sehr starken Reiz auffassen; denn infolge der eingetretenen Beschädigungen kontrahiert sich das Protoplasma und zieht sich

nach dem Zentralplasma hin zusammen. ROBIN (I, 1878) erwähnt eine Auffassung, welche Kontraktionen als Ursache des Leuchtens bei niederen Organismen ansieht. Hierbei wird jedoch Ursache und Begleiterscheinung verwechselt. Mit den Fingern zerriebene *Noctiluca* leuchten noch ungefähr 2 Minuten hinterher.

Über die Frage, ob nur die Körperoberfläche oder das gesamte Plasma, also auch das Zentralplasma und das Plasmanetz, leuchten, darüber herrschten bei den früheren Autoren Meinungsverschiedenheiten. Letztere Ansicht vertrat VIGNAL (I, 1878). PLATE (I, 1889) dagegen behauptet, daß das Leuchten nur in dem peripheren Körperplasma auftrete. Ebenso nimmt BÜTSCHLI (I, 1885 a) an, daß vornehmlich die Wand leuchte; denn im anderen Falle müßte bei einer kräftigen *Noctiluca* das ganze Plasmanetz deutlich leuchtend hervortreten.

Ich fand, daß in einzelnen Fällen allerdings in der Hauptsache das periphere Plasma leuchtet; in der Mehrzahl der Fälle jedoch erkennt man außer der diffus leuchtenden Oberfläche der *Noctiluca* im Innern des Körpers eine stark leuchtende Stelle, die sich im durchfallenden Licht als der Ort des Zentralplasmas erweist (Taf. 3 Fig. 27). Das Zentralplasma ist also auf alle Fälle ebenfalls imstande zu leuchten; ich nehme an, daß es eine allgemeine Eigenschaft des *Noctiluca*-Protoplasmas ist, oder der in ihm enthaltenen Einschlüsse. Auch die Peristomwand, die sich in das Körperinnere ein senkt, leuchtet häufig ziemlich intensiv (Taf. 3 Fig. 28). Das im Innern der Zelle ausgespannte Plasmanetz ist meist so fein, daß sein Licht sehr leicht infolge des stärkeren Leuchtens der Gesamtoberfläche nicht so hervortritt oder an der Zellmembran reflektiert wird.

Ich bin zu der Überzeugung gelangt, daß ein großer Teil des von dem inneren Plasma ausgehenden Lichtes an der äußeren Zellmembran reflektiert wird, und diese Reflexion bedingt den weißen Grund, auf dem kleine, weiße leuchtende Pünktchen erscheinen und verschwinden, wie QUATREFAGES (I, 1850 c) die Erscheinung des Leuchtens bei 60facher Vergrößerung geschildert hat. Eine deutliche Reflexion des Lichtes erkennt man auch an der ziemlich senkrecht stehenden Peristomwand, welche dadurch hell aufleuchtet (Taf. 3 Fig. 28). Ein ganz ähnliches Bild kann man erzeugen, indem man eine *Noctiluca* im auffallenden Licht betrachtet. Mikrophotogramme solcher (konservierter?) Individuen im auffallenden Licht scheinen mir auch die Abbildungen darzustellen, welche THESING (V, 1912) in seinem Aufsatz über das „Meeresleuchten“ gibt. Leider konnte mir weder der Verfasser noch der Verlag

nähere Angaben über den Ursprung der betreffenden Photographien machen. Die Druckstöcke seien seinerzeit in England gekauft.

Dieses reflektierte Licht erzeugt einen ziemlich gleichmäßigen, weißen Untergrund, auf dem dann die einzelnen helleren, blitzartigen leuchtenden Punkte erscheinen und wieder verschwinden (Taf. 3 Fig. 29). Bei stärkerer Vergrößerung erweisen sich die leuchtenden Partien des *Noctiluca*-Körpers als zusammengesetzt aus zahllosen einzelnen kleinen, nebeneinander gereihten Pünktchen. Sie sind aber nicht so grob und groß, wie sie QUATREFAGES abgebildet hat. Auch auf meinen Abbildungen (Taf. 3 Fig. 26—29) sind die Lichtpunkte noch reichlich grob dargestellt, und zwar aus technischen Gründen. In Wirklichkeit handelt es sich um sehr viel kleinere, ganz feine Pünktchen; infolgedessen scheint das Leuchten bei etwas schwächerer Vergrößerung diffus über die ganze Oberfläche des Tieres verteilt zu sein. Oft leuchten einzelne wenige stärkere Lichtblitze für einen kurzen Augenblick auf, welche aber auch ihrerseits aus vielen einzelnen Pünktchen zusammengesetzt zu sein scheinen. Bei dem schwachen Dauerlicht der absterbenden Individuen erscheinen die Pünktchen besonders fein und klein; vielleicht nur wegen der Intensität des ausgesandten Lichtes.

Die Angaben der verschiedenen Beobachter über die Farbe des *Noctiluca*-Lichtes weichen sehr weit voneinander ab. GIGLIOLI (I, 1870) unterschied sogar drei verschiedene Arten nach den verschiedenen Farben des von ihnen ausgesandten Lichtes: *N. miliaris* soll trüb grünliches oder azurblaues Licht produzieren; *N. homogenea* grünliches und *N. pacifica* weißliches. Diese Trennung in verschiedene Arten hat man längst als willkürlich und ungenügend fallen lassen. Nach QUATREFAGES (I, 1850 b) soll das Leuchten der Meereswogen aus grünlichen und bläulichen Sternen bestehen; im Kulturgläse erhielt er ein schönes reines Blau; fortgesetzte Reizung, Schütteln usw. verursachte eine Abschwächung des Lichtes und eine Änderung der Farbe; sie wird mehr und mehr weiß. Rötliches Licht wurde dagegen niemals beobachtet.

BÜTSCHLI (I, 1885 a) führt diese Verschiedenheiten der Angaben auf die geringe Intensität der Farbe zurück; ein schwaches Blau und Grün seien auch nur schwer voneinander zu unterscheiden. Das ist sicher eine Hauptursache. Weiter spielt es eine große Rolle, ob die Beobachtungen mit vollständig dunkel adaptierten Augen gemacht worden sind oder nicht (PÜTTER, V, 1912). Eine vollständige Dunkeladaptation tritt bekanntlich erst nach ungefähr 30 minutenlangem Aufenthalt im Dunkeln ein. Die Helligkeitswerte der Farben sind

für das dunkeladaptierte Auge andere als für das helladaptierte. Auch die Kontrastwirkung ist vom Einfluß auf die Intensität und die Farbe der Lichtwahrnehmung. Im Dämmerlicht wird das Leuchten lange nicht so hell erscheinen, wie im vollständig Dunkeln, und entsprechend erscheinen die Farben etwas anders. Unter dem Mikroskop bei stärkerer Vergrößerung erscheint die Farbe der leuchtenden Noctilucen wegen der geringen Lichtstärke farblos, fast rein weiß. Auch der sog. „simultane Farbenkontrast“ ist von Bedeutung. In der schwachen Dämmerung des letzten Tageslichtes schienen mir die Farben der leuchtenden Noctilucen bläulich zu sein; während sie bei dem abgeblendeten Schein einer elektrischen Glühbirne (Metallfaden) ein mehr grünliches Licht auszusenden schienen. In freier Natur sind auch die Strahlen des Mondes von Einfluß auf die scheinbare Farbe des Meerleuchtens.

Über den Einfluß des Wetters auf das Meeresleuchten ist schon viel geschrieben worden. Ein direkter Einfluß auf das Leuchten als solches scheint mir aber nicht vorzuliegen, auch nicht bei Gewittererscheinungen. Aber ein indirekter Einfluß ist insofern vorhanden, als sich bei ruhigerem Wetter die Noctilucen in größerer Zahl an der Meeresoberfläche ansammeln und an warmen, ruhigen Tagen auch anscheinend intensiver vermehren. Entsprechende Winde müssen wehen, um die Noctilucen in den betreffenden Gebieten zusammen zu treiben. Ich versuchte durch Ausfragen der eingeborenen Helgoländer festzustellen, bei welchen Winden besonders häufig Meeresleuchten aufträte. Ich mußte dabei aber die gleiche Erfahrung machen, wie bereits EHRENBETG (I) im Jahre 1834: die einen versicherten, daß das Meerleuchten nur bei Nordwind, andere nur bei Südwind aufträte, während noch andere Westwind für erforderlich hielten oder sagten, daß fast vollständige Windstille unbedingt nötig sei. Auf diese Angaben betreffs der Windrichtung konnte ich also keinerlei Wert legen. Gegenüber dem Jahre 1834 kommt übrigens noch hinzu, daß in jetzigen Zeiten in Helgoland das Meeresleuchten überhaupt nur sehr schwer zu beobachten ist da durch die elektrische Orts- und Strandbeleuchtung, welche die ganze Nacht hindurch brennt, das viel schwächere Licht des Meerleuchtens nur von wenigen Stellen aus gesehen werden kann, so daß viele Helgoländer das Meerleuchten nur selten oder gar nicht zu Gesichte bekommen. So muß ich mich auf meine eigenen wenigen Beobachtungen beschränken und auf Aufzeichnungen der Biologischen Anstalt in Helgoland, wo regelmäßig die Hauptzusammensetzung des Planktons notiert wird und andererseits auch genaue metereolo-

gische Daten. Hierbei stellte ich fest, daß in den Sommermonaten des Jahres 1919 das Meerleuchten (entsprechend zahlreichem Vorkommen von *Noctiluca* im Plankton) hauptsächlich bei Nordwestwind auftrat, zum Teil auch bei Nord und Nordost. Die Windstärke war meist ziemlich gering (durchschnittlich 0—4). Die Angaben des Barometers, der mittleren Temperatur und der Bewölkung ließen keine Verallgemeinerung zu. Obige Angaben gelten selbstverständlich nur für Helgoland.

Zum Schluß möchte ich noch kurz auf die Ursache des Leuchtens von *Noctiluca* eingehen. Seit den vortrefflichen Untersuchungen von RADZICZEWSKI (V, 1880) wissen wir, daß eine Reihe von organischen Verbindungen auch im Reagenzglas zu leuchten vermögen. So leuchten fast alle ätherischen Öle, die aromatischen Kohlenwasserstoffe, die fetten Öle und ihre einzelnen Bestandteile, diejenigen Alkohole, welche mehr als vier Kohlenstoffatome besitzen, Cholesterine, Gallensäuren und Protagon (Lecithin). Das Leuchten dieser einzelnen Stoffe soll sich etwas in der Farbe unterscheiden; in Amylalkohol gelöstes Lophin und Protagon in Toluollösung liefern ein grünes Licht, Terpentinöl ein gelbliches, die Fette ein fast ganz weißes. Nach unseren obigen Betrachtungen über die Farbe des *Noctiluca*-Lichtes sind wir wohl nicht berechtigt, irgendwelche Schlüsse auf die Natur der verursachenden Substanz zu machen.

Das Leuchten soll nur bei alkalischer Reaktion und bei Anwesenheit von Sauerstoff vor sich gehen. Die Färbung der lebenden Noctilucaen mit Neutralrot hat uns ergeben, wie wir schon im Abschnitt über den Zellsaft gesehen haben, daß die Reaktion der Zellflüssigkeit neutral oder schwach alkalisch ist, auf alle Fälle nicht sauer, so daß die erste Voraussetzung gegeben ist.

Die Versuche der älteren Autoren (QUATREFAGES, VIGNAL, PRING u. a.), welche die Organismen unter Luftabschluß hielten und trotzdem zum Leuchten brachten, beweisen uns gar nichts; denn RADZICZEWSKI hat uns gezeigt, daß nur ganz geringe Mengen sowohl von leuchtender Substanz wie von Sauerstoff zum Leuchten erforderlich sind. Er gibt an, daß in einer Stunde für 0,000379 g Lophin 0,000607 g Sauerstoff nötig sind, um 25 ccm Flüssigkeit leuchtend zu erhalten. So geringe Sauerstoffmengen sind auch im Vakuum und unter Quecksilberabschluß noch vorhanden.

Daß die Individuen hauptsächlich auf äußere Reizung hin aufleuchten, glaubt RADZICZEWSKI darauf zurückführen zu müssen, daß sich die Tiere unter dem Einfluß verschiedener Erregungsmittel

krümmen und daß dadurch der in ihnen befindliche aktive Sauerstoff in direkte Berührung mit der leuchtenden Substanz käme.

Unsere obigen Untersuchungen über das Vorkommen von Fett bei *Noctiluca* haben uns ergeben, daß tatsächlich Stoffe, welche ein Leuchten hervorbringen können, bisweilen in größeren Mengen bei *Noctiluca* vorhanden sind. Es ist aber noch nicht ohne weiteres dadurch bewiesen, daß diese Stoffe tatsächlich das Leuchten hervorbringen, da noch viele andere organische Stoffe Licht produzieren können, Stoffe, die sicher ebenfalls im Protoplasma der *Noctiluca* vorkommen, wie Cholesterinverbindungen und Lipoide. Es brauchen ja nur ganz geringe Mengen zu sein. Auch umgekehrt darf man keinen Schluß ziehen aus dem Vorhandensein des Leuchtens auf die chemische Zusammensetzung jener „Fetttröpfchen“, da alle differenzialdiagnostisch in Betracht kommenden Substanzen Leuchten hervorbringen können.

Die einzige positive Tatsache, die ich zum Beweise anführen kann, ist die Beobachtung, daß das Zentralplasma der Noctilucen, in welches zahlreiche Fetttröpfchen eingelagert waren, besonders hell aufleuchtete. Häufig konnte ich aber Individuen mit sehr vielen Fetttropfen nicht zum Leuchten bringen. Bei seit längerer Zeit abgestorbenen Zellen mit großen Fetttropfen konnte ich weder durch mechanische noch chemische Reizung Lichtproduktion erzeugen.

Obwohl noch sehr wenige direkte Beweise vorliegen, scheinen mir die Erscheinungen der von RADZICZEWSKI im Reagenzglas untersuchten Stoffe so gut mit den Leuchtvorgängen und ihren Begleiterscheinungen bei *Noctiluca* übereinstimmen, daß man bis auf weiteres die Annahme vertreten kann, daß die Oxydation von fettartigen Substanzen bei *Noctiluca* die Ursache des Leuchtens ist.

C. Fortpflanzungserscheinungen.

I. Teilung und Schwärmerbildungsteilungen.

Die Fortpflanzung der *Noctiluca* durch Teilung ist schon von den verschiedensten Autoren beschrieben worden; bei QUATREFAGES (I, 1850) und KROHN (I, 1852) finden wir die ersten Andeutungen. BRIGHTWELL (I, 1857) und CIENKOWSKI (I, 1871 und 1873) machten nähere Angaben, während die beste ältere Untersuchung von ROBIN

(I, 1878) stammt. Die späteren Autoren haben sich dann hauptsächlich mit den cytologischen Verhältnissen bei der Teilung des Kerns beschäftigt. Trotz dieser mehrfachen Untersuchungen bestehen doch in einigen Punkten noch Meinungsverschiedenheiten unter den Autoren, so daß es sich wohl lohnt, wenn ich meine eigenen Beobachtungen mitteile.

BADDELEY (mitgeteilt durch BRIGHTWELL) (I, 1857) und CIENKOWSKI (I, 1873) behaupteten beide, daß die Teilung sowohl bei normalen, mit allen Organellen ausgerüsteten Exemplaren vorkomme, ebenso wie bei Formen ohne Bandgeißel, den sog. „Ruhestadien“. Im Gegensatz hierzu behauptete ROBIN, daß die Teilung stets in geißellosem Zustande vor sich gehe. Trotzdem hält BÜTSCHLI (I, 1885 a) die Angaben von CIENKOWSKI für sehr wahrscheinlich. Ich selbst habe eine sehr große Anzahl von Teilungsstadien beobachtet und in der Kultur weiter verfolgen können, stets hatten die sich teilenden Individuen sämtliche äußere Organellen zurückgebildet, es waren sog. „Ruhestadien“. Die Beobachtungen und Auffassungen von BADDELEY und CIENKOWSKI glaube ich dadurch erklären zu können, daß die Neubildung der Organellen nach der Kernteilung zu verschiedenen Zeitpunkten erfolgt, häufig schon, wenn die Tochtertiere noch in ziemlich großem Umfange zusammenhängen. Ich nehme an, daß jenen Beobachtern solche Formen oder Doppeltiere, die aus unvollständigen Teilungen hervorgehen, vorgelegen haben, die sie aber anders deuteten. Auf diese Erscheinungen werden wir noch zurückkommen.

Die beginnende Teilung wird durch eine Rückbildung der Organellen eingeleitet. Zuerst verschwindet langsam das Peristom, dann die Fadengeißel, der Zahn und die leistenartigen Verdickungen am Fuße der Bandgeißel und schließlich der Tentakel selbst. Es bestanden noch Unstimmigkeiten, ob die Bandgeißel einfach abgeworfen oder langsam eingezogen und resorbiert wird. Ich habe bereits oben bei der Besprechung des Tentakels (p. 13 u. Taf. 1 Fig. 8c—f) die Rückbildung des Tentakels des näheren geschildert und dargestellt, daß er normalerweise nicht abgeworfen, sondern resorbiert wird. Es tritt eine vollständige Rückbildung sämtlicher äußerer Organellen ein. Auf diese Weise erhalten wir kugelförmige, bläschenförmige Individuen, welche im Innern, meist etwas an der Peripherie der einen Seite gelagert, das Zentralplasma mit dem ansehnlichen Kern enthalten (Taf. 3 Fig. 25). In dem Zentralplasma befinden sich meistens zahlreiche kleine Fetttröpfchen, welche den Kern umgeben. Vom Zentralplasma aus strahlt ein feines Plasma-

netz nach allen Seiten. Diese von den älteren Autoren als „Ruhestadien“ bezeichneten Formen stellen die Anfangsstadien der Zellteilung dar. Die gleichen Formen können wir auch als Endstadien der Zellteilung erhalten; das Muttertier hat sich in zwei bläschenförmige Tochtertiere durchgeschnürt, welche sich voneinander getrennt, aber noch keine neuen Organellen ausgebildet haben. Schließlich treten ebensolche Stadien auch noch im Beginn der Schwärmerbildung auf.

Da die Vorbereitungsstadien zur Zellteilung einfache kugelige Bläschen darstellen, kann man eigentlich nicht von einer bestimmten „Teilungsebene“ sprechen und daher erübrigt sich die alte Streitfrage über die Richtung, die Lage dieser Teilungsebene. Allerdings liegt das Zentralplasma mit dem Kern meist mehr an der Peripherie der Kugel, wodurch diese etwas unsymmetrisch wird. Durch die Zentralplasmamasse hindurch geht die Teilungsebene. Das Zentralplasma liegt aber an der Stelle der früheren Mundöffnung, welche sie demnach der Länge nach durchschnitten hätte, wenn sie noch vorhanden gewesen wäre.

Die Teilung des Individuums beginnt mit Veränderungen im Zentralplasma, welches sich zu einer sog. „Sphäre“ anordnet und zusammenballt und sich dann in die Länge streckt, hantelförmig wird und sich in zwei Tochttersphären teilt, welche durch Spindelfasern miteinander in Verbindung stehen. Sowohl die Sphären, wie auch die Spindelfasern kann man im Leben manchmal sehr scharf und deutlich erkennen. Der Kern legt sich als ein Ring, der an einer Stelle offen ist, um die Spindelfasern herum und streckt sich langsam in die Länge (Taf. 4 Fig. 31). Die feinen Fetttropfchen ordnen sich während der Ana- und Metaphase in der Äquatorebene der Kernspindel an, während sie in der Telophase an der Oberfläche der Tochttersphären liegen.

Während der Kern noch im Begriff ist, sich zu teilen, beginnt die Einschnürung des Plasmakörpers, indem sich zunächst eine ringförmige Einbuchtung rings um das Individuum bildet, wodurch die bekannten biskuitförmigen Stadien entstehen (Taf. 4 Fig. 35). Die Einschnürung des Plasmas geht weiter vor sich, in Richtung auf die Äquatorialebene der Kernteilung zu (Taf. 4 Fig. 31). Die Zentralplasmamassen mit den Tochterkernen, welche häufig eine Wanderung auf die andere Seite der Tochttersphären gemacht haben, rücken weiter auseinander; die ringförmige Plasmaeinschnürung dringt tiefer ein. Es ist nur noch eine schmale Verbindungsbrücke

vorhanden, die sich weiter in die Länge zieht und schließlich durchreißt (Taf. 4 Fig. 30 a—c).

Meistens sind die so entstehenden Tochtertiere ziemlich gleichgroß. Doch gar nicht selten fand ich auch Individuen, bei denen die Tochtertiere erheblich in ihrer Größe voneinander abweichen. Als ich zuerst ähnliche Formen wie Fig. 30 a fand, hielt ich sie auf den ersten Blick für Copulationsstadien, bei welchen eine gewisse Anisogamie vorläge, zumal ich mehrere solcher Exemplare gleichzeitig fand. Weitere Kulturen ergaben dann aber, daß es sich in allen Fällen um gewöhnliche Teilungsstadien mit verschiedenen großen Tochtertieren handelte.

Der Zeitpunkt der Neuausbildung des Tentakels und der übrigen Organellen kann stark variieren. Meistens beginnt die Ausstülpung der Bandgeißel, während die Tochtertiere noch zusammensitzen; in einzelnen Fällen sogar, bevor der Kern vollständig geteilt ist (Taf. 4 Fig. 31). Ich konnte jedoch auch mehrmals beobachten, daß die Tochtertiere sich bereits trennen, bevor die Organellen ausgebildet sind. Wir haben dann einfache kugelige Individuen vor uns, die den Anfangsstadien der Teilung gleichen, nur durch geringere Größe von ihnen abweichen. Bisweilen erst nach mehreren (bis zu 24) Stunden begannen diese Individuen die Bandgeißel, das Staborgan und die übrigen Organellen auszubilden.

Zuerst beginnt die Ausstülpung des Tentakels in der Weise, wie ich bereits auf S. 11—12 näher geschildert habe. An der Basis des Tentakels bilden sich leistenartige Stützapparate, der Zahn, die Lippe usw. Das Peristom senkt sich langsam in die Tiefe. Auf der dem Tentakel abgewandten Seite des Peristoms bildet sich das Staborgan neu. Seine Entstehung konnte ich genau beobachten, und ich habe sie bereits oben (S. 9 u. Taf. 1 Fig. 6) geschildert.

Diese neuen Organellen entstehen nach der Teilung an den noch zusammenhängenden Tieren meist auf der entsprechenden Seite und ziemlich gleichzeitig bei beiden Tochtertieren; also z. B. auf beiden Unterseiten die Tentakel, auf den Oberseiten die Staborgane (Fig. 6). Ich fand jedoch auch einen umgekehrten Fall, bei dem ein Tochtertier lag das Staborgan oben, bei dem anderen das Peristom und die Bandgeißel. Diese Erscheinung kann jedoch auch durch eine Drehung in dem schmalen Verbindungsfaden, mit dem die Tochtertiere noch zusammenhängen, zustande gekommen sein.

Durch eine größere Anzahl von Einzelbeobachtungen suchte ich festzustellen, welche Zeiten für die einzelnen Abschnitte der Zellleitung erforderlich sind. In diesem Punkte weichen meine Be-

obachtungen wesentlich von den früheren Autoren ab. ROBIN (I, 1878) gibt an, daß die Teilung des Zentralplasmas mit dem Kern ungefähr 1 Stunde erfordere; POUCHET (I, 1890) sagt, daß die Teilung bis zum ausgebildeten Tentakel der noch zusammenhängenden Tiere 5 Stunden gedauert habe. Meine eigenen Beobachtungen ergaben, daß für die vollständige Teilung, d. h. vom Muttertier mit sämtlichen Organellen bis zu den beiden getrennten Tochtertieren, nach der Neubildung der Bandgeißel, des Peristoms und des Staborgans etwa 12—24 Stunden erforderlich sind. Gelegentlich bleiben jedoch die Tochtertiere mit vollständig ausgebildeten Organellen noch längere Zeit als 24 Stunden im Zusammenhang.

Vielleicht lassen sich diese verschiedenen Zeiten dadurch erklären, daß die Beobachtungen bei verschiedenen Außentemperaturen angestellt sind; es ist nicht unwahrscheinlich, daß die Individuen ROBIN'S und POUCHET'S wärmeren Meeresströmungen, etwa den Wässern des Golfstromes entstammen. Im wärmeren Medium laufen bekanntlich die Entwicklungs- und Teilungsvorgänge in der Regel sehr viel schneller ab als in kalter Umgebung.

Von einem Beispiel will ich genauere Angaben der Zeiten der einzelnen Phasen der Teilung machen: die eigentliche Kernteilung erforderte etwa 3 Stunden; bis zur beginnenden Einschnürung des Protoplasmakörpers und der weiteren Entfernung der Kerne vergehen 3 Stunden. Die Trennungswand zwischen den Tochtertieren ist nach weiteren 3 Stunden vollständig ausgebildet. Nun wird die Bandgeißel neu hervorgebracht, was wiederum 3 Stunden erfordert, und nach weiteren 2 Stunden war das betreffende Tier vollständig mit allen Organellen, auch mit Staborgan und Peristom versehen. Nach Ausbildung sämtlicher Organellen können die Tochtertiere noch kürzere oder längere Zeit zusammenhängen.

Von den jetzt geschilderten normalen Zellteilungsvorgängen kommen gar nicht selten bedeutende Abweichungen vor. Die Entstehung von Doppelindividuen mit zwei Tentakeln, zwei Staborganen usw. durch unvollständige Teilung werde ich in dem Abschnitt über Copulation und Plasmogamie noch eingehend behandeln. Dort sind noch andere Anormalitäten bei der Zellteilung zu erwähnen.

Hier möchte ich noch auf einen eigenartigen Fall eingehen. Ich fand eines jener biskuitförmigen Teilungsstadien, in dem Kerne und Sphären deutlich zu erkennen waren. Oben in der Nähe der Ringfurche hatten sich zwei ziemlich gleichgroße Nebenbläschen gebildet, welche mit den Hauptzellen kommunizierten. Nach gut 2 Stunden hatte sich der Kern vollständig durchgeteilt; die Tochter-

sphären mit den Kernhälften hatten sich weiter voneinander entfernt, die ringförmige Einschnürung war von der einen Seite aus weiter fortgeschritten, die bläschenförmigen Anhänge hatten sich vergrößert. Nach weiteren ungefähr 2 Stunden ist das Bild ein ähnliches. Die Öffnungen der bläschenartigen Anhänge, durch welche diese mit den Hauptzellen in Verbindung stehen, haben sich verkleinert. Am nächsten Morgen fand ich diese Anhänge als zusammengefallene abgestorbene Hüllen abgeworfen am Boden des Kulturglases liegen; während das Tier jetzt eine normale Teilung durchführte.

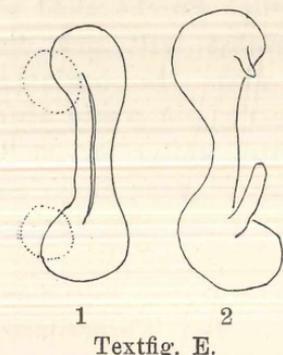
Diese anormalen Erscheinungen sind nach dem, was wir oben über die Beschaffenheit der Zellmembran der *Noctiluca* kennen gelernt haben sehr leicht verständlich. Die veränderliche Beschaffenheit der Membran aus reversiblen Plasmakolloiden erklärt diese Vorgänge. Ich nehme an, daß das sich teilende Muttertier leicht verletzt worden war; flüssiges Plasma ist aus dem Innern hervorgetreten, hat sich aber sofort mit einem neuen Plasmahäutchen umgeben und so die blasenförmigen Anhänge gebildet. Später sind diese abgeschnürt worden.

POUCHET (I, 1890) sah Abschnürungen von Plasmahaut bei der gewöhnlichen Zweiteilung als beginnende Vierteilung an; wohl aber nicht mit Recht, da keine vier Kerne entstehen. Auch CIENKOWSKI (I, 1873 fig. 49) bildet einen ähnlichen Fall ab, der wohl ebenso wie der unsere zu erklären ist.

Nun müssen wir noch etwas über die Knospungsvorgänge und die Ausbildung der Schwärmer mitteilen. Die ersten Stadien der Schwärmerbildung sind von denen der gewöhnlichen Zweiteilung kaum zu unterscheiden, nur daß die ringförmige Furche nicht so tief in den Plasmakörper einschneidet. Zunächst teilt sich die Sphäre und der Kern in zwei; diese wieder in vier. Nun beginnen sich die Stellen, wo die Kerne und Sphären liegen, ein wenig über die Oberfläche vorzuwölben. Die Teilung schreitet weiter fort zu 8, 16, 32 usw. Kerne. Die Teilung der Kerne erfolgt in ganz ähnlicher Weise wie bei der Zellteilung und wird uns in ihren Einzelheiten im cytologischen Teil dieser Arbeit näher beschäftigen. Hier will ich nur einige Beobachtungen an lebenden Individuen mitteilen. Denn gerade bei den Erscheinungen der mitotischen Kernteilung, die meist nur an fixiertem Material wahrgenommen werden können, ist es von ganz besonderem Interesse, festzustellen, welche Erscheinungen man auch an der lebenden, womöglich ungefärbten und unbeeinflussten Zelle wahrnehmen kann.

Ich gebe daher in Fig. 34 a u. b auf Taf. 4 zwei Abbildungen zweier aufeinanderfolgender Stadien, einer 4:8- und einer 4:16-Kernteilung, welche ich nach Beobachtungen am Lebenden angefertigt habe. Fig. 34 a ist ganz besonders interessant. Die Sphären haben sich bereits in 8 Tochttersphären geteilt. Sie sind fein granuliert, scharf begrenzt und deutlich zu erkennen. Die beiden Tochttersphären sind verbunden durch die sog. „Spindelfasern“, diese sind an verschiedenen Stellen jedenfalls sehr deutlich sichtbar. Auch die „Mantelfasern“, welche von den Sphären zu den Enden des in die Länge gestreckten Kernes ziehen, kann man an einzelnen Kernspindeln im lebenden Zustande ebenfalls wahrnehmen (besonders an der Spindel am weitesten rechts). Die Kernmembran ist in der Ana- und in der Metaphase kaum zu sehen, meist gar nicht; in der Telophase tritt sie dagegen sehr scharf hervor. Besonders interessant ist das Verhalten der Fetttropfen während der Kernteilung; was ich bereits in dem Abschnitt über das Vorkommen des Fettes erwähnt habe (p. 38). Sie ordnen sich in der Metaphase ringförmig in der Äquatorialebene der Kernspindel rings um den Kern herum an (Fig. 34 a rechts); in der Telophase wird dieser Ring auseinander gezogen, er wird spiralförmig (Fig. 34 a unten), reißt dann auseinander und die Hälfte der Fetttröpfchen wandert zu der einen Tochttersphäre, die andere zu der anderen, welche sie rings umgeben. Die leichten Fetttropfen geben uns ein deutliches Bild von der Verteilung der Druck- und Zugkräfte während der verschiedenen Stadien der Kernteilung.

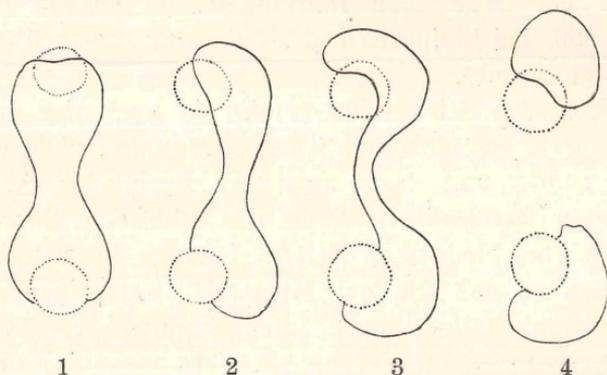
In der Telophase ziehen sich die beiden Hälften des Kernes auseinander, der Kern nimmt meistens eine ungefähre hantelförmige Gestalt an, mit meist zwei verdickten Enden, welche durch eine schmalere Brücke verbunden sind, die aber häufig Biegungen aufweist. Der die beiden Enden verbindende Teil kann aber auch aus mehreren Strängen bestehen, in dem sich in der Mitte ein oder mehrere Längsspalten bilden, wodurch sehr eigenartige Kernbilder entstehen können (Textfig. E 1 u. 2). Diese Bilder hatte ich früher an konserviertem Material häufiger gefunden, aber für Artefakte infolge schlechter



1
2
Textfig. E.

Konservierung gehalten. So war es für mich von besonderem Interesse, diese Bildungen auch in der lebenden Zelle nachweisen zu können. Die einzelnen Verbindungsbrücken zwischen den einzelnen

Kernhälften können zu verschiedenen Zeiten durchreißen (Textfig. E 2). Die beiden Kernhälften führen in der Telophase, bzw. nach der Durchtrennung Wendungen aus, wodurch sie dann meist auf die Außenseite der Sphären zu liegen kommen (Textfig. F 1—4). In dieser Lage beginnt die nachfolgende Kernteilung.



Textfig. F.

Nachdem die Teilung in 8 Kerne vollendet ist und teilweise schon der nächste Teilungsschritt beginnt, bemerkt man eine deutliche Hervorwölbung der Körperoberfläche an den Stellen, wo die Kerne liegen. In dem obersten Teil der Vorwölbung liegt die Sphäre. Diese Hervorwölbungen stellen die beginnende Knospenbildung dar. An den vorgewölbten Knospen entstehen nunmehr eine Anzahl parallel gerichteter tiefer Einkerbungen (Fig. 34 b, die beiden rechten Kernspindeln). Diese Einkerbungen sind bereits von ROBIN (I, 1878) näher beschrieben worden. Sie sind nur an den jüngeren Knospentstadien vorhanden und verschwinden etwa im 64:128 Kernstadium wieder. Es ist nicht recht einzusehen, welche Bedeutung diese Furchen besitzen, bzw. welcher Ursache sie ihre Entstehung verdanken.

Das Plasma konzentriert sich immer mehr um die Sphären und in den vorgewölbten Knospen. Auf diese Weise verschwindet das feine Protoplasmanetzwerk im Innern der Zelle immer mehr und mehr. Das Muttertier erscheint schließlich nur noch als ein leeres, oder richtiger gesagt, als ein nur mit Zellflüssigkeit angefülltes hohles Bläschen, auf deren Oberfläche meist kalottenförmig die Schwärmer sitzen.

Die Teilung der einzelnen Kernhälften erfolgt in den späteren Stadien in der Regel nicht synchron, sondern höchst unregelmäßig, indem sich einige Kerngruppen sehr viel schneller teilen als andere. Es können bedeutende Unterschiede vorkommen; bisweilen verlaufen

die Teilungen aber auch regelmäßiger. Infolge der unregelmäßigen Teilungen erhält man als Knospenzahl nicht immer die einfachen vielfachen von 2 (4, 8, 16, 32 usw. bis 256 oder 512), sondern bisweilen recht abweichende Zahlen. Auch ISHIKAWA (I, 1894 b) weist darauf hin, daß die Zahl der reifen Schwärmer sehr variiert, oft entsprechend der Größe der Individuen, da er bei sehr großen Tieren über 500, bei kleineren Individuen nur etwas über 300 reife Knospen zählen konnte.

Die Reifung der Schwärmer erfolgt je nach der Schnelligkeit der Kernteilung in den einzelnen Knospengruppen; nicht etwa immer im Zentrum zuerst und dann nach der Peripherie fortschreitend, wie CIENKOWSKI beschreibt. Auch die Ablösung der Schwärmer erfolgt zu den verschiedensten Zeiten, je nach ihrer Reifung; bald hier, bald dort, so daß die am Muttertier verbleibende Knospenscheibe an vielen Stellen große Lücken aufweist. Stark zurückgebliebene Knospenanlagen werden oft nicht mehr reif, sie sistieren in ihren Kernteilungen und gehen dann zugrunde. Wahrscheinlich ist irgendeine äußere Schädigung die Ursache.

Nach ROBIN nimmt jeder Teilungsvorgang $1-1\frac{1}{2}$ Stunden in Anspruch, der gesamte Prozeß etwa 11—12 Stunden. Auch hier gelangte ich zu größeren Zahlen. Um die Kernteilungsgeschwindigkeit bei den Kernteilungen der Schwärmerbildung festzustellen, habe ich eine größere Anzahl von Beobachtungen angestellt. Ich isolierte zu diesem Zwecke Knospenbildungsstadien, die ich aus frisch gefangenem Material herausgesucht hatte, in kleinen Glasklötzen, die mit einer Glasscheibe zugedeckt wurden, in denen sie sich sehr gut hielten und weiter entwickelten. Von Zeit zu Zeit stellte ich fest, wie weit die Kernteilung fortgeschritten war. Aus diesen Beobachtungen ergab sich, daß jede Kernteilung etwa 3—4 Stunden dauerte, es wurden auch geringere Werte gefunden (ca. 2 Stunden); bisweilen waren auch größere Zeiten erforderlich, als Maximum kann man etwa 6—7 Stunden annehmen. Die Verteilung der Knospen auf der Oberfläche des Muttertieres kann ganz verschieden sein. Meistens sitzen sie dicht gedrängt als eine Kalotte an einem Pol des Muttertieres (Taf. 4 Fig. 32). In anderen Fällen fand ich die Schwärmer in gleichmäßigen Abständen über drei Viertel der Oberfläche des Muttertieres verteilt; bisweilen wird sogar ein noch größerer Raum von den Knospen eingenommen, so daß nur ein ganz kleiner Teil der Oberfläche freibleibt. CIENKOWSKI (I, 1871 Fig. 3) bildet eine gürtelförmige Anordnung ab.

Die Schwärmer sitzen am Muttertier häufig paarweise zusammen.

Diese sind aus einer Teilung hervorgegangen. Sie liegen mit ihren abgeplatteten bzw. konkaven Flächen zusammen; denn jede Knospe hat eine konvexe und eine leicht konkave Seite. Das äußere freie Ende ist etwas zugespitzt.

Die Geißeln der ausgebildeten Schwärmer sind schon lange vor deren Ablösung, während diese noch am Muttertier festsitzen, dauernd in vibrierender Bewegung. Trotz des Schlagens dieser vielen hundert Geißeln gerät das Muttertier nicht in Bewegung; nicht einmal geringfügige Rotation konnte ich wahrnehmen.

Wird die Mutterblase beschädigt, so schrumpft sie zusammen und der größte Teil von ihr wird als leere Hülle abgeworfen, genau ebenso wie wir es bereits im ersten Abschnitt von den vegetativen agamen Individuen kennen gelernt haben. Auf diese Weise wird die ganze Knospenscheibe im Zusammenhang frei, was CIENKOWSKI und ROBIN als eine Loslösung beschreiben. Die freie Scheibe zieht sich meist zu einer Kugel zusammen, und die einzelnen Schwärmer werden allmählich frei. Geschieht diese Abwerfung des Muttertieres, bevor ein gewisser Reifezustand erreicht ist, so geht meistens die ganze Knospenscheibe zugrunde.

Die Frage, was aus den nach der Ablösung der Schwärmer zurückbleibendem Mutterkörper wird, war noch nicht näher aufgeklärt worden. Ich konnte feststellen, daß sie in jedem beobachteten Falle zugrunde gingen, selbst auch dann, wenn einzelne Knospen mit ihren Kernen, welche sich nicht weiter teilten, an ihnen verblieben.

II. Die freien Schwärmer.

Über die freien abgelösten Schwärmer liegen bisher nur Beobachtungen von zwei älteren Autoren vor, welche sich noch in wesentlichen Punkten widersprechen, nämlich von CIENKOWSKI (I, 1871 u. 1873) und ROBIN (I, 1878). BÜTSCHLI (I, 1885 a u. b) teilt ihre Ergebnisse mit und knüpft einige theoretische Erörterungen daran. Unsere Kenntnisse über die freien Schwärmer sind noch ziemlich ungenügend, insbesondere auch über die weitere Entwicklung und das Schicksal dieser Gebilde. Wir wissen bisher nichts Sicheres über die Entwicklungsgeschichte irgendeiner der Cystoflagellaten, und dabei wäre ihre Kenntnis von grundlegender Bedeutung für die Beurteilung der systematischen Stellung und Verwandtschaft dieser Protozoengruppe. Daher richtete ich während meines Helgoländer Aufenthaltes mein Hauptaugenmerk auf die Schwärmer der *Noctiluca* und ihre weitere Entwicklung. So oft ich ein lebendes

Knospenbildungsstadium fand, isolierte ich es und kultivierte es in kleinen Glasklötzen weiter. Die Tiere hielten sich sehr gut darin und die Kernteilungen nahmen ihren normalen Verlauf, so daß ich meistens dann am nächsten Tage die freien Schwärmer hatte. So ist es mir gelungen, fast sämtliche isolierte Individuen zur Reifung und Ablösung der Schwärmer zu bringen.

Während es relativ leicht war, die normalen agamen Noctilucen und auch ihre Teilungs- und Knospenbildungsstadien zu kultivieren, bereitete mir die Kultur der freien Schwärmer sehr viel größere Schwierigkeiten. Nachdem sich die Schwärmer vom Muttertier losgelöst hatten, krochen sie meist erst kurze Zeit auf der Oberfläche der Mutter herum, um dann aber ins freie Wasser hinauszuschwimmen. So frei im Wasser bewegten sie sich meist mehrere Stunden, manchmal noch am nächsten Tage nach 24 Stunden und mehr. Dann aber senkten sie sich zu Boden, lebten dort noch längere Zeit, indem sie langsam über den Boden des Kulturgläschens dahinglitten. Ob der Aufenthalt im freien Wasser oder auf einer Unterlage für die ausgebildeten Schwärmer der normale ist, kann ich nicht angeben, wenn mir auch das erstere bedeutend wahrscheinlicher erscheint. In meinen Kulturen wurden die Bewegungen der Tiere allmählich immer langsamer, schließlich bewegten sie sich gar nicht mehr, sondern blieben an einer Stelle liegen. Die Geißel floß am Ende knopfartig zusammen, um dann ganz zugrunde zu gehen. Der Körper des Tieres kugelte sich immer mehr und mehr ab, die Einzelheiten der Organisation verschwanden. Die Schwärmer waren abgestorben und nur kleine Plasmahäufchen zeigten noch die Stelle an, wo sie gelegen hatten. Länger als 2—2½ Tage konnte ich die Schwärmer niemals am Leben erhalten, während CIENKOWSKI (I, 1871) die Tiere meist nur wenige Stunden lebend erhielt, im günstigsten Falle brachte er es auf 12 Stunden. Wegen dieser schlechten Kulturmöglichkeit ist es auch mir nicht gelungen, das endgültige Schicksal der Schwärmer aufzuklären. Trotzdem konnte ich einige Beobachtungen machen, die ich im Nachfolgenden mitteilen will.

Anfänglich gelang es mir niemals, in den frischen Planktonfängen freie Schwärmer nachzuweisen. Nachdem ich sie aber häufiger durch die Kultur der Knospenbildungsstadien erzeugt hatte, fand ich auch gelegentlich im Plankton meist in den Oberflächenschichten freischwimmende Schwärmsporen der *Noctiluca*.

Sie besitzen meist eine Länge von 15—23 μ , eine Breite von durchschnittlich 12—15 μ . Meist sieht man Bilder wie Fig. 36

(Taf. 4). Sehr häufig bieten sie aber auch mehr die Ansicht der Fig. 38 u. 39. Nähere Untersuchungen zeigten dann aber, daß diese Ansichten, welche man in der Regel erhält, nicht richtige Flächenansichten waren, sondern schräg von der Seite gesehen. Die Schwärmsporen sind nämlich bilateral-symmetrisch gebaut. Eine reine Flächenansicht (von der Bauchseite) gibt uns Fig. 40 oder auch Fig. 41, während Fig. 42 die Seitenansicht darstellt. Gerade diese Seitenansicht zeigt uns, daß die Schwärmer deutlich bilateral-symmetrisch gebaut sind. Die Gestalt, von der Bauch- oder Rückenseite gesehen, ist ovoid oder ellipsoid (Fig. 40 u. 41), das hintere Ende ist abgerundet oder auch leicht zugespitzt (Fig. 36, 38 u. 39). In seitlicher Lage erscheint das hintere Ende deutlich spitz, die Rückenseite ist konvex gewölbt, während die Bauchseite schwach konkav ausgehöhlt ist, wenigstens in dem größeren hinteren Teil (Fig. 42). Diese löffelartige Aushöhlung kann mehr oder weniger stark ausgeprägt sein. In der Ansicht schräg von der Seite (Fig. 38) macht sie bisweilen den Eindruck eines besonderen Organs, und ROBIN (I, 1878) und BÜTSCHLI (I, 1885 a) vermuten, daß CIENKOWSKI die Verhältnisse nicht richtig erkannt und aufgefaßt und daher als „Stachel“ abgebildet habe, daß also die Konkavität infolge optischer Täuschung als Konvexität erschienen sei. Das mag in vielen Fällen zutreffen, auch ich konnte mich überzeugen, daß häufig diese Unterscheidung recht schwierig ist, zumal man die Tiere sehr selten in der Seitenansicht zu Gesicht bekommt. Bilder aber, wie die von CIENKOWSKI (I, 1871 Fig. 11 u. 12) kann man unmöglich hierdurch erklären. Wir werden weiter unten auch noch sehen, daß tatsächlich gelegentlich derartige stachelartige Bildungen vorkommen.

Diese Konkavität auf der Bauchseite des Schwärmers wird durch den Kopfteil überragt (Fig. 42). In der Bauchansicht erscheint diese Stelle als eine Furche, welche das obere Drittel des Schwärmers halbringförmig umgibt (Fig. 36—40). In der Mitte dieser Querfurche inseriert die Geißel (Fig. 40). Auf manchen Bildern (Fig. 38 u. 41) scheint sie noch oberhalb der Querfurche zu entspringen. Ich erkläre mir dies dadurch, daß in diesen Fällen der Kopfteil des Schwärmers stark nach vorn unten überfällt und die Furche sich entsprechend nach hinten (Rückenseite) oben erstreckt, daß also doch die Geißel an der hinteren Seite der Grenzfurche ihren Ursprung nimmt. Die Geißel ist ungefähr $3\frac{1}{2}$ —4 mal so lang wie die Länge des Schwärmers selbst, besitzt also eine Länge von etwa 50—90 μ . Die Geißel ist in der Einzahl vorhanden. In ganz wenigen Ausnahmefällen konnte ich allerdings auch deutlich zwei Geißeln be-

obachten. Ich will nicht entscheiden, ob es sich um normale Zustände handelt oder nicht vielmehr um Anormalitäten, die etwa derart zu erklären wären, daß die letzte Teilung der Knospen nicht vollständig vollzogen ist, sondern die beiden Schwärmerhälften zusammen sitzen geblieben sind. Ähnliche Erscheinungen werden uns noch beschäftigen. Ein solches Individuum besaß außer den zwei Geißeln noch einen stab- oder zapfenartigen Fortsatz, der etwa dem „Stachel“ in der CIENKOWSKI'schen Darstellung entsprechen würde. Er stellt einen langen, schmalen Fortsatz des die Bauchseite überragenden Kopfteles dar. Einen ähnlichen, aber etwas kürzeren Fortsatz zeigt Fig. 44. Interessante Bildungen stellt die Fig. 45 dar. Ich fand im Laufe der Zeit vier derartige Individuen. Der Kopfteil ist oben etwas helmartig ausgezogen und trägt vorn auf der Bauchseite einen spitzen nach unten sich erstreckenden Fortsatz. Diese Formen entsprechen noch am meisten den von CIENKOWSKI abgebildeten, während ich in der Regel Individuen fand, die eine große Ähnlichkeit mit den von ROBIN beschriebenen aufwiesen. Es bestehen nun drei Möglichkeiten, diese beiden verschiedenen Arten der Schwärmer zu erklären; entweder handelt es sich tatsächlich um zwei verschiedene Schwärmersorten, was eine große Bedeutung für das weitere Schicksal der Schwärmer haben könnte, da es sich dann etwa um Anisogameten handeln könnte. Die beiden Formen können aber auch verschiedene Entwicklungsstadien einer Schwärmersorte darstellen und schließlich können die Formen mit dem stachelartigen Fortsatz nur Anormalitäten sein, was bei der geringen Zahl der beobachteten Fälle gar nicht so unwahrscheinlich ist.

Auch sonst fand ich einige Abweichungen von der normalen Körperform. Fig. 43 zeigt uns ein Individuum, welches bedeutend breiter und auf der Bauchseite stark vorgewölbt ist.

CIENKOWSKI (I, 1873 p. 65) beschreibt noch Formen, welche außer dem „Stachel“ noch ein „zylindrisches am Kopfe angeheftetes Anhängsel“ besitzen. Derartige Schwärmer habe ich niemals beobachtet.

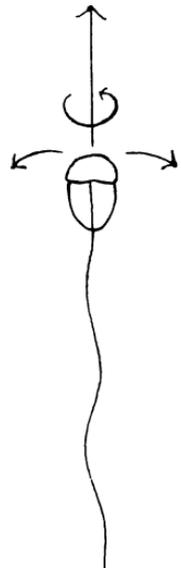
Das Innere der Schwärmer besteht aus einem gleichmäßig verteilten, fein granulierten Plasma, es ist also nicht vakuolisiert, wie bei der ausgebildeten *Noctiluca*. Gelegentlich fand aber auch bei den Schwärmern eine gewisse Vakuolenbildung statt, die ich jedoch auf Absterbeerscheinungen zurückzuführen geneigt bin. Der größte Teil des Schwärmerkörpers wird durch den ziemlich ansehnlichen Kern eingenommen; dieser ist stark lichtbrechend und erscheint

daher bedeutend heller und durchsichtiger als das Plasma. Der Kern ist in der Flächenansicht rundlich gestaltet (Fig. 40), in der Seitenansicht flach gedrückt und ellipsoid (Fig. 42).

Im Plasma verteilt liegen zahlreiche Fetttropfen, die durch ihren hellen Glanz und ihre leicht gelbliche Farbe hervortreten. ROBIN beschreibt noch eine kontraktile Vakuole, die ich jedoch niemals wahrnehmen konnte.

Eine Mundöffnung, ein Cytostom ist niemals beobachtet worden und auch wohl nicht vorhanden. Die Schwärmer vermögen also keine geformte Nahrung aufzunehmen. Es wurden auch niemals Nahrungskörper in den Schwärmsporen gefunden. Da sie kein Chlorophyll besitzen, können sie sich auch nicht autotroph aus anorganischen Nährstoffen ernähren. Es bleibt die Möglichkeit, daß sich die Schwärmer auf osmotischem Wege ernähren durch organische Bestandteile, welche im Wasser gelöst sind. Diese sind im freien Meere aber ziemlich gering. Die PÜTTER'sche (VI, 1907—1911) Theorie der Ernährung der Wassertiere durch gelöste organische Verbindungen hat bekanntlich kaum eine Bestätigung gefunden. Es ist das wahrscheinlichste, daß sich die jungen Schwärmer in ihren ersten Lebenstagen von den von dem Muttertier mitbekommenen Nährstoffen ernähren, und in der Tat haben wir gesehen, daß jeder junge Schwärmer zahlreiche hellglänzende Fetttropfchen enthält.

Während die ausgebildeten Schwärmer noch am Muttertier sitzen, befinden sich die Geißeln bereits in dauernder, schlängelnder Bewegung. Durch das Schlagen der Geißel bewegt sich der freie Schwärmer vorwärts. Die Geißel inseriert nicht wie bei den meisten Flagellaten am Vorderende des Tieres und geht entsprechend bei der Bewegung nicht voran, sondern sie ist nach hinten gerichtet. Solche nachgezogene Geißeln bezeichnet man im allgemeinen als „Schleppgeißeln“. Sie dienen in der Hauptsache wohl auch als Steuer. Die Vorwärtsbewegung des Schwärmers erfolgt durch Rotation des Tieres um seine Längsachse. Außer dieser rotierenden Bewegung macht das Tier noch Pendelbewegungen nach links und nach rechts. Dadurch entsteht eine leicht spiralförmige Bahn. Diese Pendelbewegung möchte ich als Suchbewegung deuten. Die Art der Bewegung des Schwärmers habe ich auch in der Textfig. G



Textfig. G.

schematisch dargestellt. Derartige Bewegungen sind bekanntlich von JENNINGS (VI, 1914) näher analysiert worden.

Um eine größere Anzahl der kleinen Schwärmer in meinen Kulturen zu erhalten oder zur nachfolgenden Fixierung, versuchte ich, die Schwärmer lebend zu zentrifugieren. Die kleinen zarten Organismen vertrugen aber diese Behandlung nicht, sondern die Mehrzahl starb dabei ab, nur noch wenige waren am Leben, und auch diese waren nicht ganz normal. Namentlich die Geißeln waren infolge des Zentrifugierens meist in kleine Tröpfchen zusammengeflossen, welche ein knopfartiges Ende der Geißel bildeten oder die Geißeln lagen unbeweglich in ganz unregelmäßigen Linien. Die Tiere hatten sich zum Teil abgerundet; einzelne Strukturen waren nicht mehr zu erkennen.

Welches ist das weitere Schicksal der Schwärmer und wie erfolgt ihre Entwicklung zur ausgebildeten *Noctiluca*? CIENKOWSKI und BÜTSCHLI nahmen eine direkte Entwicklung der Schwärmsporen zum ausgebildeten Tier an, ohne irgendwelche weitere Komplikation, wie etwa Copulation. Zur Erhärtung dieser Annahme wurde von den verschiedenen Autoren eine Identifizierung einzelner Organe der Schwärmer mit Organen des ausgebildeten Tieres vorgenommen. So vergleicht BÜTSCHLI (I, 1885 a) den sog. „Stachel“ der Schwärmer mit dem Staborgan der ausgebildeten Tiere. Diese Identifizierung erscheint mir außerordentlich unwahrscheinlich. Diese Ansicht entspricht weder der Ansicht BÜTSCHLI's über die Natur des Staborgans noch der oben von mir vorgetragenen Annahme. Denn weder sehen wir an diesen Stellen des Schwärmers besonders zahlreiche Plasmafäden ansetzen, noch bemerken wir irgendwelche Verdickungen der Zellmembran an dieser Stelle. Es scheint mir ein prinzipiell anderes Gebilde zu sein.

Die Geißel des Schwärmers ist der Fadengeißel oder „Cilie“ des ausgewachsenen Tieres gleichgesetzt worden. Auch das ist nicht berechtigt; denn einerseits ist die Lage eine ganz andere und andererseits ist die Geißel des kleinen Schwärmers über doppelt so lang als die Geißel der ausgebildeten großen *Noctiluca*. Ich halte die Geißel der Schwärmer für ein spezifisches Organ, welches mit den Organellen des ausgebildeten Tieres gar nichts zu tun hat, ganz unabhängig von der Streitfrage, wie die Weiterentwicklung der Schwärmer erfolgt, ob mit oder ohne Copulation.

BÜTSCHLI vergleicht außerdem noch das von CIENKOWSKI beschriebene zylinderförmige Anhängsel am Kopf der Schwärmer mit der Bandgeißel der Noctilucen. Dieses Anhängsel ist drehrund,

während die Bandgeißel flach ist. Vor allem aber kommt dieses Anhängsel in der Regel überhaupt nicht vor und ist auch von CIENKOWSKI nur für einzelne Fälle beschrieben worden.

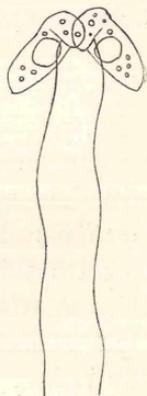
Ich bin der Ansicht, daß alle diese Identifizierungen reine Spekulationen darstellen. Die Organellen der Larven lassen sich nicht mit denen der ausgebildeten Tiere identifizieren. ROBIN vertritt die Annahme, daß kleine runde Noctilucen von 0,15 mm Durchmesser mit der Gestalt der sog. „Ruhestadien“ Entwicklungszustände seien. Aber BÜTSCHLI sagt schon mit Recht, daß „nicht der geringste Beweis vorliegt, daß diese kleinen Noctilucen einfache Weiterentwicklungszustände und nicht, was viel wahrscheinlicher ist, kleine ruhende Formen wären“.

Auch die mehrfach geäußerten und diskutierten Ansichten über die Verwandtschaftsbeziehungen der Cystoflagellaten, insbesondere mit den Dinoflagellaten, sind heute noch vollkommen müßig und entbehren jeder sicheren Grundlage, solange wir nicht über den Entwicklungszyklus dieser Formen vollständige Klarheit erlangt haben.

Auch mir ist es, wie bereits erwähnt, bisher noch nicht gelungen, die Entwicklung der Schwärmer bis zu Ende zu verfolgen. Doch weisen einige Beobachtungen in bestimmte Richtungen. MOROFF (I, 1906) hat zuerst die Ansicht geäußert, daß es das wahrscheinlichste sei, daß bei Noctilucen nicht die ausgebildeten Tiere kopulierten, sondern eher die Schwärmersporen. DOFLEIN (I, 1916) und HARTMANN (I, 1913) haben sich später diese Ansicht zu eigen gemacht.

Ich habe oben erwähnt, daß zwei verschiedene Arten von Schwärmern beobachtet worden sind. Es besteht die Möglichkeit, daß diese Anisogameten darstellen.

In meinen Kulturen fand ich verschiedentlich Doppelbildungen, welche ich als Copulation deuten zu können glaubte (Textfig. H). Es waren zwei Schwärmer, welche mit den Kopfen miteinander vereinigt waren, während die Hinterenden divergierten. Beide Geißeln wurden frei nach hinten nachgeschleppt. In vereinzelt Fällen glaubte ich drei und vier Geißeln wahrnehmen zu können. Diese mit den Kopfen aneinanderliegenden Doppelschwärmer bieten ein ganz ähnliches Bild wie konjugierende kleine Ciliaten. Diese Formen suchte ich weiter zu kultivieren und zu beobachten und konnte in einem Falle ein teilweises Ineinanderfließen der beiden Schwärmer wahrnehmen;

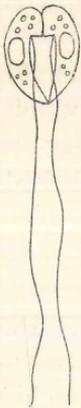


Textfig. H.

doch dann starben diese Tiere ab, so daß jenes Zusammenfließen auch einen pathologischen Vorgang dargestellt haben kann.

Diese Doppelformen habe ich leider niemals direkt fixiert, da es mir wichtiger erschien, den weiteren Verlauf erst einmal im lebenden Zustande zu verfolgen; doch dabei gingen mir die Tiere regelmäßig ein.

Meist hielt ich, wie bereits erwähnt, die Schwärmer eines Muttertieres isoliert. Doch in einer Anzahl von Fällen habe ich auch mehrere Knospenbildungsstadien in einem Kulturgläschen zusammengehalten und dementsprechend auch ihre Schwärmer, da die Möglichkeit besteht, daß Schwärmer, welche aus ein und dem selben Muttertier entstanden sind, nicht miteinander copulieren, wohl dagegen Schwärmer verschiedenen Ursprungs.



Textfig. J.

Außer diesen beschriebenen, schräg aneinander liegenden Schwärmern fand ich auch solche, welche flach mit ihrer Bauchseite sich berührten (Textfig. J). Auch in diesen Fällen wäre natürlich eine Copulation nicht ausgeschlossen, doch erscheint mir die Annahme wahrscheinlicher, daß es sich hier um zwei aus einer Teilung hervorgegangene Schwärmer handelt, welche sich nicht voneinander losgelöst haben. Ich erwähnte bereits, daß die Schwärmer am Muttertier meist derartig paarweise aneinander sitzen.

Die Copulation der Schwärmer ist durch diese Beobachtungen noch nicht erwiesen; doch bilden sie wieder einen Wahrscheinlichkeitspunkt, der als Stütze für diese Annahme anzuführen ist.

III. Copulation und Plasmogamie.

In dem letzten Kapitel dieses Teiles meiner *Noctiluca*-Arbeit will ich noch zu der oft erörterten Frage der Copulation der *Noctiluca* Stellung nehmen und einige Beobachtungen auf diesem Gebiete mitteilen. Leider werden die Begriffe „Copulation“ und „Conjugation“ von verschiedenen Autoren (PLATE, ISHIKAWA, MOROFF) nicht scharf voneinander geschieden. Von „Conjugation“ sollten wir nur reden, wenn eine vorübergehende Vereinigung zweier Individuen stattfindet, bei welcher Gelegenheit Kernbestandteile untereinander ausgetauscht werden, während man unter „Copulation“ eine vollständige Verschmelzung zweier Individuen versteht, ohne daß hinterher wieder eine Trennung stattfindet. Bei *Noctiluca* ist

nun von einer Anzahl Autoren solch eine „isogame Copulation“ beschrieben worden, bei welcher die beiden miteinander verschmelzenden „Gameten“, wenigstens äußerlich, gleichgebaut sind. Wesentlich für die „Copulation“ ist noch, daß nicht nur eine Verschmelzung der Individuen, sondern auch eine vollständige Vereinigung der Kerne stattfindet, eine wirkliche „Befruchtung“. Man darf in diesem Falle nicht von einer „wechselseitigen Kernbefruchtung“ sprechen.

Als ich im Jahre 1913 zum erstenmal eingehendere Beobachtungen an lebenden Noctilucen machte, fand ich Doppelindividuen, welche möglicherweise solche Copulationsstadien darstellten (Taf. 9 Fig. 46 a). Um diese Möglichkeit zu erweisen, isolierte ich diese Formen und brachte sie in einem hängenden Tropfen auf einen hohlgeschliffenen Objektträger. Um der Wasserverdunstung vorzubeugen, verschloß ich diese kleine feuchte Kammer mit Vaseline und beobachtete nun unter dem Mikroskop.

Bereits nach einer guten Stunde bemerkte ich, daß die Plasmakörper, welche vorher nur durch eine schmale Brücke in Verbindung gestanden hatten, begannen, miteinander zu verschmelzen; die „Sphären“ mit den Kernen hatten sich etwas einander genähert (Fig. 33 b). Nach weiteren $1\frac{1}{4}$ Stunden waren die Plasmakörper der beiden Individuen fast vollständig miteinander verschmolzen und einheitlich geworden; die Kerne hatten sich stark genähert (Fig. 33 c). Weitere Veränderungen konnte ich nicht wahrnehmen; auch am nächsten Morgen war das Bild das gleiche. Nach ungefähr einem Tage traten Absterbeerscheinungen auf und das Tier ging zugrunde. Genau die gleichen Beobachtungen konnte ich damals noch mehrere Male machen. Ich war seinerzeit der Ansicht, daß es sich in diesen Fällen tatsächlich um eine Copulation gehandelt habe, daß aber die Lebensbedingungen in der feuchten Kammer zu ungünstig gewesen seien, und die Tiere nicht mehr die Kraft gehabt hätten, die Kernverschmelzung zu vollziehen.

Während meines Aufenthalts auf Helgoland im Jahre 1919 versuchte ich dieses Problem von neuem in Angriff zu nehmen. Inzwischen hatte ich mich in die Kultur der lebenden Noctilucen in kleinen Glasschälchen gut eingearbeitet. In diesen Kulturen konnte ich sehr häufig gewöhnliche Zellteilungen beobachten, doch niemals wollte es mir gelingen, derartige Verschmelzungen, wie ich sie 1913 gesehen hatte, zu Gesicht zu bekommen. Während der normalen Zellteilung treten Formen auf, welche von den Gebilden nicht zu unterscheiden sind, welche ich seinerzeit als Ausgangsmaterial für meine Untersuchungen über die Copulation verwendet hatte (vgl

Fig. 33 a u. 35 a). Ich fischte also solche Stadien (von denen ich selbst beobachtet hatte, daß sie durch Teilung aus einer gewöhnlichen agamen vegetativen Form entstanden waren) aus den Kulturschalen heraus und brachte sie in einen hängenden Tropfen auf einen hohlgeschliffenen Objektträger. Bereits nach einer guten Stunde waren die Plasmakörper zum großen Teil miteinander verschmolzen, die Sphären mit den Kernen hatten sich stark einander genähert, die zwischen ihnen ausgespannten Plasmafasern waren verkürzt. Am nächsten Morgen hatten sich die beiden Tochterindividuen zu einer einheitlichen Kugel abgerundet; die Plasmaleiber waren vollständig miteinander verschmolzen. Im Innern gewahrte man die beiden nicht vereinigten Kerne. In diesem Falle besteht kein Zweifel darüber, daß es sich nur um eine rückgängig gemachte Teilung handelt. Den gleichen Versuch habe ich noch verschiedentlich angestellt. In einer ganzen Anzahl von Fällen konnte ich immer wieder eine derartige Plasmaverschmelzung beobachten, zu einer Kernverschmelzung kam es aber kein einziges Mal.

Bei der Kultur im hängenden Tropfen unter dem Deckglas trat also verschiedentlich eine Plasmaverschmelzung ein, bei der Kultur in kleinen Schalen wurden dagegen niemals derartige Vereinigungen gesehen, außer bei einem gleich noch zu beschreibenden Falle. Wodurch sind diese Unterschiede zu erklären? Ich glaube annehmen zu müssen, daß durch den Druck, vielleicht auch schon durch eine einfache leichte Berührung unter dem Deckglas die Oberflächenspannungen verändert werden, und gerade die Oberflächenspannungsdifferenzen sind es, welche nach neueren Untersuchungen von SPEK (VI, 1918) eine der Hauptursachen der Zellteilung darstellen. Infolge der veränderten Oberflächenspannungen kann die Teilung nicht zu Ende durchgeführt werden, ja sie wird zum großen Teil wieder rückgängig gemacht. Vielleicht tragen hierzu auch andere ungünstige Lebensbedingungen, Anreicherung an Kohlensäure usw. bei.

Ich kam immer mehr zu der Überzeugung, daß eine echte Copulation vielleicht überhaupt nicht existiere, und daß es sich bei den früheren Autoren, welche eine Copulation beobachtet haben wollen, ebenfalls um derartige rückgängig gemachte Teilungen, vielleicht auch um Plasmogamien, aber ohne eine Kernverschmelzung gehandelt habe. Bestärkt wurde ich in meiner Ansicht noch durch die Tatsache, daß ich in meinem konservierten Material bisher niemals ein Kernverschmelzungsstadium gefunden habe, das als Copulation zu deuten wäre; und dabei habe ich sehr große Mengen von fixierten Noctilucen durchsucht und untersucht, unter denen

ich stets zahlreiche Teilungs- und Knospenbildungs-, nie dagegen Copulationsstadien fand.

Schließlich lassen sich in dieser Richtung noch zwei ganz besonders interessante Fälle anormaler Teilung und Entwicklung bewerten. Es handelt sich um die sog. Doppelindividuen. Bereits bei BRIGHTWELL und BADDELEY (I, 1857) finden wir Doppelwesen abgebildet, welche zwei Bandgeißeln, zwei Peristome usw. besitzen. ROBIN (I, 1878) hat eine nähere Beschreibung derartiger Formen gegeben. Sie sollen, seiner Ansicht nach, aus Doppelschwärmern hervorgegangen sein, aus Schwärmern, welche die letzte Teilung nicht ausgeführt haben, sondern im Zusammenhang geblieben sind. Die Doppelnatur soll also bereits im Knospenzustand angelegt sein und doch hat ROBIN niemals derartige Doppelknospen beobachtet.

Die von mir beobachteten Fälle werden zeigen, daß diese Deutung der Doppelwesen durch ROBIN nicht die richtige darstellt. Die verschiedenen Stadien des ersten Falles sind in Fig. 46 a—e (Taf. 5) wiedergegeben. Ich fand unter dem frisch gefangenen Material ein Individuum, welches augenscheinlich ein Teilungsstadium darstellte (Fig. 46 a). Es waren zwei vollständig getrennte Kerne vorhanden, die beiden Tochttersphären hatten sich voneinander entfernt, standen jedoch durch einige Plasmafasern noch miteinander in Verbindung. Der Zellkörper begann sich von einer Seite her einzuschnüren, während die entgegengesetzte Seite nur eine ganz schwache Einbuchtung aufwies. Aus dem Plasma der rechten Sphäre begann gerade die erste Anlage des Tentakels zu entstehen. Dieses Individuum brachte ich nicht in einen hängenden Tropfen, sondern in einen kleinen Glasklotz, wie ich sie auch sonst zur Kultur der Noctilucen verwendete. Nach $1\frac{1}{2}$ Stunden zeigte es sich, daß die Einschnürung der einen Seite fast gänzlich wieder rückgängig gemacht worden war; die beiden Sphären, bzw. Zentralplasmamassen hatten sich wieder vollständig einander genähert, mit den an ihnen befindlichen Kernen (Fig. 46 b). Die Tentakelanlage war inzwischen etwas größer geworden. Dieser Vorgang war nach gut 2 Stunden weiter fortgeschritten, von einer Einschnürung in zwei Tochterindividuen war nichts mehr zu sehen, die Zentralplasmamasse, sowie die Kerne lagen dicht nebeneinander, waren jedoch noch deutlich voneinander zu unterscheiden (Fig. 46 c). Inzwischen waren zwei Tentakel entstanden, welche zwar noch nicht die endgültige Länge erreicht hatten, jedoch eine deutliche Querstreifung aufwiesen. Auch die Anlage eines bzw. zweier Peristome war sichtbar. Diese Beobachtung machte ich ungefähr um

11 Uhr abends. Sehr interessant war das Bild, welches sich mir am folgenden Morgen bot (Fig. 46 d u. e). Es war ein einheitliches rundliches Individuum entstanden von der normalen äußeren Gestalt einer *Noctiluca*. Es fiel jedoch sofort in die Augen, daß dieses Tier zwei lange ausgewachsene Tentakel besaß mit jenen Leisten, die als Stützorgane fungieren. Auch zwei „Zähne“ nebst zwei Fadengeißeln waren ausgebildet. Im Gegensatz hierzu war aber nur eine „Lippe“ vorhanden, welche in der Mitte des einen Endes des in der Einzahl entstandenen Cytostoms sich befand. Dieses Cytostom stellte aber nicht wie sonst nur einen einfachen länglichen Spalt dar, sondern war etwas breiter als normal und wies an einem Ende zwei Ausbuchtungen auf, welche sich nach den beiden „Zähnen“ hin erstreckten. Es begannen sich auch zwei Staborgane auszubilden, die voneinander divergierten. Im Innern dieses Doppelindividuum sah man das Zentralplasma liegen, von dem aus sich nach allen Seiten das Plasmanetz erstreckte. Genauere Beobachtung ergab, daß dieses Zentralplasma nicht eine einheitliche Masse darstellte, sondern durch eine Längsfurche wurde es deutlich in zwei Hälften geteilt. Unterhalb des Zentralplasmas lagen zwei getrennte Kerne, die sich allerdings dicht nebeneinander befanden. In dieser Gestalt blieb das Tier noch mehrere Tage am Leben, ohne sich wesentlich zu verändern.

Bevor ich auf die Deutung dieser eigentümlichen Verhältnisse eingehe, will ich zuerst noch den zweiten Fall beschreiben. Dieses Mal fand ich in dem frischen Planktonfang ein Doppelwesen, welches bereits zwei kleine Tentakel besaß und fast vollständig dem in Fig. 46 c dargestellten Stadium des eben beschriebenen Falles entsprach, nur daß die Zentralplasmamassen und die Kerne etwas weiter voneinander entfernt lagen. Die weitere Entwicklung verlief jedoch anders als das erstmal. 4 Stunden später waren die kleinen kurzen Tentakel wieder rückgebildet, welche vorher bereits eine deutliche Querstreifung gezeigt hatten. Von oben her hatte eine Furche das Individuum halb durchgeschnürt, unten zeigte sich erst eine leichte Eindellung. Die der Einschnürung benachbarten Teile der Tochterzellen wiesen jederseits eine Furche auf, welche zwei wulstartigen Erhebungen ihren Ursprung gaben. Etwas tiefer bemerkte man zwei zahnartige Vorsprünge; doch schienen diese Bildungen nur aus der gewöhnlichen Zellhaut zu bestehen. Am nächsten Morgen zeigte es sich, daß diese wulstartigen Bildungen wieder zurückgegangen waren, und statt dessen hatte eine normale Zellteilung Platz gegriffen. Die Individuen standen nur noch durch

eine ganz schmale Plasmabrücke miteinander in Verbindung. Die Zentralplasmamassen beider Tochterzellen zeigten die bekannten Auswüchse, die die erste Anlage der Tentakel darstellen. Auch die weitere Teilung und die Neubildung der Organellen der Tochterindividuen nahmen ihren normalen Verlauf. Auf diese Weise sind aus den Doppelwesen doch noch zwei normale vegetative Noctilucen entstanden, allerdings mit dem Umwege der abermaligen Rückbildung der schon vorhanden gewesenen Organellen.

Bei dem erstbeschriebenen Falle sahen wir, daß bei Teilungsstadien die einsetzende Durchtrennung in zwei Tochterindividuen wieder rückgängig gemacht wurde, die Zentralplasmen und die Kerne rückten wieder nahe aneinander, ohne jedoch vollständig miteinander zu verschmelzen. Diese doppelten Kerne und Zentralplasmamassen bewirkten, daß trotz des einheitlichen äußeren Zellkörpers fast sämtliche Organellen in der Zweizahl angelegt wurden und so jenes eigenartige Doppelwesen zustande kam. So werden auch die Doppelwesen von ROBIN durch eine unvollständige bzw. rückgängig gemachte Teilung entstanden und nicht bereits im Knospenzustand angelegt gewesen sein.

Überblicken wir einmal die Tatsachen, welche wir kennen gelernt haben! Welche Aufklärung geben sie uns in der Frage der Copulation? Eine richtige Copulation, d. h. eine Verschmelzung zweier ausgewachsener Individuen einschließlich einer Kernverschmelzung, wurde niemals beobachtet. Auch keinerlei Kernveränderungen traten auf, welche auf den Beginn oder auf den Ablauf einer Copulation oder einer Conjugation hindeuteten. Auch in konserviertem Material sind bisher keine Copulationsstadien gefunden worden. Dagegen konnte festgestellt werden, daß eine schon begonnene Teilung, bei welcher die Auseinanderwanderung der Tochter-sphären und Kerne bereits eingetreten war, wieder rückgängig gemacht wurden, indem die entstandene Trennungsfurche rückgebildet, eine Plasmaverschmelzung eintrat und die Kerne nebst den Zentralplasmamassen sich wieder einander näherten. Dadurch entstehen entweder einfache zweikernige „Ruhestadien“ oder aber es kommt zur Ausbildung von Doppelwesen, welche die meisten Organellen in der doppelten Anzahl besitzen. Diese Doppelwesen können bisweilen ihre Organellen wieder rückbilden und dann doch noch die normale Zellteilung vollziehen. Fernerhin besteht die Möglichkeit, daß nicht die ausgebildeten Noctilucen miteinander verschmelzen, sondern ihre Schwärmerstadien, wozu einige Andeutungen vorhanden sind.

Nachdem ich zu diesen Ergebnissen gelangt war, schien es mir

wünschenswert, die bisher in der Literatur gemachten Angaben über die Copulation der *Noctiluca* kritisch durchzusehen und festzustellen, wie weit sie für das tatsächliche Vorhandensein einer Copulation der ausgewachsenen Tiere beweiskräftig und wieweit sie mit meinen eben dargelegten Beobachtungen und Ansichten vereinbar sind.

Die älteste Notiz über derartige Vorgänge gibt WEBB (I, 1855) Er fand bisweilen im ruhigen Wasser zwei Noctilucen "in apposition" und fährt dann fort "but I have never discovered any indications of conjunction, and looke upon the condition as one of mere adhesion". Er fand also wohl zusammenhängende Individuen, aber keine Anzeichen einer Verschmelzung und sieht die Adhäsion als die Ursache an.

CIENKOWSKI (I, 1871) macht zum erstenmal Angaben über eine wirkliche Copulation, welche der Schwärmerentwicklung vorangehen soll. Er prüfte „die bekannten biskuitförmigen Individuen genau auf ihr weiteres Verhalten“. „Nach sehr vielen resultatlosen Versuchen gelang es mir, auf dem Objektträger im Wassertropfen (von mir gesperrt, P.) die Verschmelzung zweier Individuen Schritt für Schritt zu beobachten.“ Dann folgt eine nähere Beschreibung der Copulation. Die copulierenden Individuen legen sich aneinander, es entsteht eine Plasmabrücke, die Einschnürung wird unmerklicher, die ursprüngliche Verbindungsbrücke zwischen den Zellinhalten „verkürzt sich immer mehr, bis die Nuclei zusammenstoßen und wie die Blasen in einen Körper verschmelzen“. Die Produkte der Copulation konnte er in ihrer Entwicklung nicht weiter verfolgen.

1873 kommt CIENKOWSKI noch einmal etwas ausführlicher auf die Copulation zu sprechen; im wesentlichen gibt er die gleiche Beschreibung. Von den Kernen schreibt er: „Die Nuclei bleiben gesondert oder vereinigen sich in einem Körper.“ „Die Copulationsprodukte blieben während 3 Tagen unverändert, wurden blaß, in haltsarm und gingen schließlich zugrunde.“

CIENKOWSKI schildert also eine Copulation. Trotzdem glaube ich, nach genauer Durchsicht jedes seiner Sätze die Ansicht vertreten zu können, daß sich alle seine Beobachtungen mit ganz geringen Ausnahmen auch mit der oben von mir dargestellten Annahme vereinigen lassen, daß es sich nicht um Copulation, sondern um rückgängig gemachte Teilungen bzw. Plasmogamien handelt. Er machte seine Beobachtungen auf dem Objektträger anscheinend im hängenden Tropfen. Meistens ging er von biskuitförmigen Individuen aus, welche er auf ihr weiteres Verhalten prüfte. Die Darstellung

der Zellverschmelzung paßt ausgezeichnet; doch will er teilweise auch eine Verschmelzung der Kerne beobachtet haben, was für die echte Copulation beweisend wäre. Doch ich habe oben bereits erwähnt, daß die Kerne oft sehr dicht nebeneinander liegen und einheitlich erscheinen, obwohl es noch getrennte Kernindividuen sind (Taf. 5 Fig. 46 d). Außerdem sollen nach CIENKOWSKI'S Auffassung die Kerne bei der Teilung und Schwärmerbildung verschwinden, was sie für ihn auch bei der Copulation hätten tun müssen.

Besonders interessant ist die Deutung, die CIENKOWSKI selbst von dem Copulationsvorgang gibt. Er gehöre „in die Reihe solcher Verschmelzungserscheinungen, die eine beschleunigte Assimilation bezwecken und mit dem Geschlechtsakt in keiner Beziehung stehen“, ähnlich dem Zusammenfließen von zwei Actinosphären in einen Körper oder von Myxomyceten. Heute würden wir sagen, er hielt es selbst für eine Plasmogamie. Allerdings kannte CIENKOWSKI noch nicht die Bedeutung der Kerne und ihrer Verschmelzung für den Geschlechtsakt, bzw. für die Copulation. Er unterscheidet vielmehr die Verschmelzungserscheinungen als Geschlechtsakt oder nur als vegetative Verschmelzung, je nachdem ob bei Ausschluß eines der copulierenden Glieder die Bildung der Frucht oder Spore ausbleibe oder nicht.

Bemerkenswert ist, daß ein so guter Beobachter wie ROBIN (I, 1878), der uns die besten Schilderungen der vegetativen Individuen, der Teilung und der Schwärmerbildung gegeben hat, Copulationen niemals beobachtet hat. Er schreibt vorsichtigerweise, daß er über die Tatsache der Copulation nichts aussagen wolle; einmal habe er Individuen gesehen, die aneinander lagen, wie sie CIENKOWSKI beschrieben hat, doch konnte er eine Verschmelzung nicht beobachten.

Im Gegensatz dazu gibt PLATE (I, 1889) wieder eine ausführliche Beschreibung der Copulation oder wie er sagt „Conjugation“. Einige Bemerkungen sind für uns von besonderem Interesse: „Merkwürdigerweise verschmelzen nun die Kerne nicht sofort miteinander, nachdem die zwischen ihnen liegenden Membranpartien resorbiert worden sind.“ Doch nach einiger Zeit „rücken die Kerne wieder aufeinander zu und vereinigen sich schließlich. Den Moment der Verschmelzung der Kerne habe ich einmal beobachtet. Eine Strukturveränderung erleiden sie nicht hierbei“. „Conjugationstiere, welche man in der feuchten Kammer hält, ermatten oft so sehr, daß sie nicht mehr imstande sind, die oft dicht genäherten Kerne zur Verschmelzung zu bringen.“ Das entspricht genau meinen Erfahrungen, nur deute ich sie anders. Beachtenswert scheint mir, daß PLATE

die Kernverschmelzung nur ein einziges Mal beobachtet haben will und daß dabei Strukturveränderung nicht vorkommen soll. Die Copulation scheint mir durch diese Beobachtungen noch nicht sicher erwiesen zu sein.

POUCHET (I, 1890) erwähnt nichts von Copulationserscheinungen.

1891 bringt ISHIKAWA „vorläufige Mitteilungen über die Conjugationserscheinungen bei den Noctiluceen“. Die Vereinigung der ruhenden Individuen beschreibt er in der gleichen Weise wie CIENKOWSKI. Es trat jedoch keine Verschmelzung der Kerne ein. So entstanden zweikernige Individuen. In einem anderen Fall trat gleich nach der Zellverschmelzung eine Teilung der beiden nicht vereinigten Kerne ein; die Kernmembranen blieben erhalten. Dann wird die Trennung des Tieres in zwei Individuen eingeleitet. Er gibt auch Abbildungen von dieser Conjugation mit nachfolgender Teilung. Diese Erscheinungen lassen sich mit Leichtigkeit durch eine Kombination der beiden oben von mir beschriebenen Fälle (p. 77—79 Taf. 5 Fig. 46) erklären. Es handelt sich einfach um eine rückgängig gemachte Teilung, die aber schließlich doch noch normal durchgeführt wird. Da keine Kernverschmelzung eintritt, kann man auch nicht von einer Copulation bzw. Conjugation reden. ISHIKAWA scheint übrigens selbst später an seinen Beobachtungen wieder irre geworden zu sein, denn in dieser vorläufigen Mitteilung sagt er, daß die genauere Darstellung der Details einer später im Journ. Coll. Sci. Tokio zu publizierenden Arbeit vorbehalten sei. In dieser (I, 1894 b) spricht er aber nicht mit einem einzigen Wort von Copulations- oder Conjugationserscheinungen ebensowenig wie in der nachfolgenden Arbeit (I, 1899).

DOFLEIN (I, 1899 u. 1900) hat bereits darauf hingewiesen, daß ISHIKAWA Copulation und Teilung verwechselt habe, vertritt jedoch selbst die Ansicht, daß eine vollständige Copulation mit Kernverschmelzung stattfindet, wie sie CIENKOWSKI und PLATE beschrieben haben. Im einzelnen auf DOFLEIN'S Darstellung der Copulation einzugehen, erübrigt sich, da er selbst später (I, 1916 p. 635) schreibt: „Doch scheint mir jetzt auch unsicher, ob die von mir beobachtete vollkommene Verschmelzung zweier Tiere und ihrer Kerne eine isogame Copulation darstellt und nicht vielmehr Plasmogamie.“

MOROFF (I, 1906) äußerte in einer Anmerkung zu Coccidienuntersuchungen die Ansicht, daß die bei *Noctiluca* beschriebenen Verschmelzungen in keiner Weise für eine Befruchtung (Conjugation) anzusehen seien, sondern eher als Teilungsstadien, und spricht die-

Vermutung aus, daß die Schwärmsprößlinge die Geschlechtselemente darstellten, die sich paarweise miteinander vereinigten.

HARTMANN u. SCHÜSSLER (I, 1913) äußerten die gleiche Ansicht: „Die früher angegebene Conjugation, sowie Copulation erwachsener Tiere ist nicht sichergestellt, da es sich um Teilungsstadien oder Plasmogamien handeln kann.“

In neuester Zeit hat VAN GOOR (I, 1917 u. 1918) wieder das Vorkommen der Copulation bei *Noctiluca* beschrieben. Er will Teilungs- und Copulationszustände deutlich voneinander unterscheiden können: „Die Teilungszustände zeigen eine deutliche, die beiden Hälften trennende Protoplasmalinie. Die Kerne liegen dicht an dieser Trennungslinie. In Copulationszuständen sind die Hälften nicht durch eine Linie getrennt. Die Kerne liegen weit auseinander.“ Diese Unterscheidung ist durchaus unzutreffend. Bei Teilungsstadien ist die trennende Fläche nur dann vorhanden, wenn die Teilung entsprechend weit vorgeschritten ist. Danach richtet sich auch die Lage der Kerne. Eine rückgängig gemachte Teilung kann es in jedem Falle sein. Weiter schreibt VAN GOOR: „Zur Kernverschmelzung gelangten die Tiere nur selten. Sie scheinen von den abnormen Umständen so beeinträchtigt und abgeschwächt zu werden, daß sie bald ihren Vereinigungsdrang einbüßen.“ Nur einmal ist es ihm gelungen, eine Copulation bis zur Kernverschmelzung am Leben zu behalten. Es fehlt jedoch jegliche nähere Beschreibung und Abbildung dieses Vorganges. Am folgenden Morgen fand er ein kugelförmiges Individuum mit sternförmigem Protoplasma vor, welchen Zustand er für das Anfangsstadium der Sporulation hält. Hierfür liegt auch kein Wahrscheinlichkeitsbeweis vor, da es sich ebenso gut zu einem normalen vegetativen Individuum entwickeln oder das Anfangsstadium einer Zweiteilung sein könnte, oder auch eine pathologische Form, die sich nicht weiter entwickelt, was sie praktisch im Versuch getan hat. Die Leberkulturen scheinen VAN GOOR überhaupt nicht sehr gut gelungen zu sein. Denn er schreibt als etwas Besonderes: „Bisweilen lebte ein Exemplar noch am folgenden Morgen.“ VAN GOOR hat auch weniger die lebenden Organismen untersucht, als vielmehr den ruhenden Kern und den Einfluß verschiedener Fixierungsmittel. Auch durch VAN GOOR's Beobachtungen scheint mir die Copulation in keiner Weise mit Sicherheit bewiesen zu sein.

Überblicken wir noch einmal die bisher beschriebenen Beobachtungen einer Copulation, so kommen wir zu dem Schluß, daß sich fast alle diese Erscheinungen auch als rückgängig gemachte Teilungen

oder als Plasmogamien deuten lassen. Eine Kernverschmelzung soll nur gelegentlich von CIENKOWSKI und nur je einmal von PLATE und VAN GOOR gesehen worden sein. Es fehlen jedoch nähere Darstellungen, so daß diese wenigen Fälle noch keine genügende Beweiskraft besitzen. Andere, teilweise sehr gute Beobachter haben keine Copulationserscheinungen gefunden. Das Fehlen einer Copulation ist selbstverständlich auch durch alles von mir Mitgeteilte noch nicht vollständig bewiesen, wenn es auch sehr wahrscheinlich geworden ist; aber ein negativer Beweis läßt sich nicht so leicht erbringen.

Am besten lassen sich alle beschriebenen Beobachtungen als unvollständige oder rückgängig gemachte Teilungen oder als einfache Plasmogamien ohne Kernverschmelzung auffassen. Als Plasmogamie bezeichnet man die Verschmelzung von zwei oder mehreren agamen Individuen mit ihren Plasmakörpern, ohne daß eine Vereinigung der Kerne eintritt. Derartige Plasmogamien sind bereits bei einer Anzahl von Protozoen beschrieben worden. Ich erinnere an die Zellverschmelzungen bei *Actinosphaerium*, *Actinophrys*, bei Amöben, bei *Chlamydophrys*, bei *Arcella*, bei Mycetozoen, bei denen sich oft viele hundert Einzelindividuen zu großen „Plasmodien“ vereinigen.

Auf die Möglichkeit einer Copulation der losgelösten Schwärmer habe ich bereits im vorhergehenden Kapitel (S. 73) hingewiesen.

D. Zusammenfassung und Ergebnisse.

1. *Noctiluca* besitzt eine deutlich sichtbare, aus Protoplasma-kolloiden bestehende Zellmembran.

2. Auf äußere Reizung hin wird die Membran abgeworfen, das flüssigere Protoplasma zieht sich nach dem Innern zusammen und umgibt sich mit einer neuen Membran. Die so entstehenden Formen können wieder zu normalen Individuen auswachsen (Regeneration).

3. Das Staborgan stellt nicht eine einfache Falte der gewöhnlichen Zellhaut dar (BÜTSCHLI), sondern ist ein bedeutend festerer, verdickter Teil der Zellmembran, an dem zahlreiche Protoplasmafäden ansetzen. Diese verursachen auch seine Neubildung nach der Teilung.

4. Der Tentakel entsteht bei der Neubildung aus der „Sphäre“ durch einfaches Hervorwachsen, und nicht unter Bildung einer Öse (ROBIN). Bei der Rückbildung wird er langsam resorbiert, nicht

abgeworfen. Die Zahl der Bewegungen des Tentakels beträgt 2—4 in der Minute, bisweilen bis zu 8—9 Schlag. Eine Fortbewegung wird hierdurch nicht erzielt, wohl dagegen eine schwache Rotation.

5. Die Fadengeißel entspringt unterhalb des „Zahnes“; sie liegt lange Zeit ruhig oder man sieht kürzere oder längere Wellen über sie hingleiten.

6. Die Protoplasmastruktur des inneren Plasmanetzes wurde im Dunkelfeld und im durchfallenden Licht untersucht. Man kann dicke, mehr fibrilläre, und homogenere, leicht granuliert Stränge unterscheiden. Die feineren Fäden enthalten bisweilen einen stark lichtbrechenden, zähflüssigen Achsenfaden, der anderen Fäden fehlt. Das Plasmanetz befindet sich in dauernder Veränderung. Auch das Zentralplasma ist einer Wanderung fähig.

7. Der Kern ist im lebenden Zustand durchscheinend und homogen, höchstens fein granuliert. Die Kernmembran ist deutlich zu erkennen. In abnormen Fällen werden die Nucleolen sichtbar.

8. Im Innern in den Zwischenräumen des Protoplasmanetzes befindet sich ein dünnflüssiger Zellsaft, nicht eine feste Gallertmasse.

9. Zur Analyse der stark lichtbrechenden Plasmaeinschlüsse, der sog. „Fetttröpfchen“ wurden zahlreiche Fettlösungsmittel angewandt. In absolutem Alkohol, Aceton, Äther und Eisessig trat eine Lösung ein; in 70proz. Alkohol und Chloralhydrat bleiben sie ungelöst. Sudan III-Lösung ergab eine typische dunkel orangerote Färbung; ebenso Nilblau-Chlorhydrat, während das Plasma hierdurch blau gefärbt wird. Osmiumsäure färbt die „Fetttröpfchen“ intensiv schwarz, welche nunmehr in absolutem Alkohol und Xylol unlöslich sind. Im lebenden Zustande sind die Tröpfchen stark lichtbrechend und schwach gelb gefärbt. Die ätherischen Öle, die Lipoide und Cholesterinverbindungen lassen sich mit großer Wahrscheinlichkeit ausschließen; es handelt sich um Neutralfette, Glycerinester der Fettsäuren, insbesondere der Ölsäure.

10. Die Fetttröpfchen besitzen einen Durchmesser von $\frac{1}{2}$ — 5μ , doch finden sich auch größere mit 30—35 μ Durchmesser. Meist sind sie im oder in der Nähe des Zentralplasmas gelagert, die kleineren liegen an der Peripherie und im Plasmanetz fein verteilt. In den sog. „Ruhestadien“ kommt Fett in größeren Mengen vor. Bei der Schwärmerbildung wird es auf die einzelnen Schwärmer verteilt.

11. Die Fetttröpfchen entstehen wahrscheinlich durch direkte Ausnutzung des Fettes der Nahrung, vielleicht auch aus Kohlehydraten und Eiweiß. Es handelt sich um Reservesubstanzen.

12. Die Noctilucen sind in der Kultur nicht sehr empfindlich, beanspruchen nicht stets reines, frisches Wasser und können sogar in stark bakterienhaltigem Wasser leben. Die Ausstoßung der Nahrungsreste erfolgt ohne Zuhilfenahme des Tentakels, sie werden langsam aus dem Peristom herausgepreßt. Die Nahrungsvakuolen färben sich mit Neutralrot schwach rot, die Reaktion ist neutral oder schwach alkalisch. Die Ausnützung der Nahrungsbestandteile ist sehr unvollkommen.

13. Durch längeres Hungern entstehen Inanitionsformen. Zuerst werden die vorhandenen Nahrungsstoffe und Reservesubstanzen aufgebraucht und erst dann wird das Protoplasma im Innern der Zelle in Angriff genommen. Nach dem flüssigeren Innenplasma wird das festere periphere Plasma als Energiequelle für den Stoffwechsel benutzt, sowohl Bestandteile der Zellmembran, wie auch der Organellen durch Rückbildung (Staborgan, Tentakel, Zahn und Lippe).

14. Frische Noctilucen senden ohne Reizung keinerlei Licht aus, wohl dagegen absterbende Individuen ein sehr wenig intensives Dauerlicht. In der Hauptsache leuchtet das periphere Plasma, aber häufig auch das Zentralplasma. Das vom inneren Plasma ausgegangene Licht wird zum großen Teil von der äußeren Zellmembran reflektiert. Dieses reflektierte Licht erzeugt einen ziemlich gleichmäßig weißen Untergrund, auf dem die einzelnen helleren, blitzartigen leuchtenden Punkte erscheinen und wieder verschwinden. Die leuchtenden Partien sind zusammengesetzt aus zahllosen sehr feinen Pünktchen. Bei schwächerer Vergrößerung scheint das Leuchten diffus über die ganze Oberfläche des Tieres verteilt. Die Farbe des Lichtes erscheint unter dem Mikroskop rein weiß, in der schwachen Dämmerung des letzten Tageslichtes bläulich, beim abgeblendeten Schein einer elektrischen Glühlampe grünlich. Das Meerleuchten trat in Helgoland hauptsächlich bei Nordwestwind, zum Teil auch bei Nord und Nordost auf. Das Leuchten entsteht wahrscheinlich durch eine Oxydation fettartiger Substanzen.

15. Vor der Teilung werden stets die Organellen zurückgebildet. Die entstehenden Tochtertiere können in der Größe sehr erheblich voneinander abweichen. Die Neubildung der Organellen nach der Teilung erfolgt, während die Tochtertiere noch zusammensitzen, oder auch erst nach ihrer Trennung. Die vollständige Teilung erfordert 12—24 Stunden. Anormalitäten des Teilungsverlaufes sind nicht selten.

16. Bei der Kernteilung kann man im lebenden Zustande die „Sphären“, die „Spindelfasern“ und die „Mantelfasern“ deutlich

erkennen. Die Kernmembran ist in der Ana- und in der Metaphase meist nicht zu sehen, in der Telophase tritt sie scharf hervor. Die Fetttropfen ordnen sich in der Äquatorialebene der Kernspindeling um den Kern an und werden in der Telophase spiralförmig auseinandergezogen. Beim Auseinanderziehen der Kernhälften entstehen bisweilen zwei und mehr Verbindungsbrücken.

17. Die Kernteilungen zur Schwärmerbildung erfolgen nur in den ersten Stadien synchron, später werden sie ganz unregelmäßig; entsprechend erfolgt auch die Ablösung der reifen Schwärmer zu ganz verschiedenen Zeiten. Jede Kernteilung erfordert durchschnittlich 3—4 Stunden. Die Schwärmer sitzen am Muttertier häufig paarweise zusammen. Der nach der Ablösung der Schwärmer zurückbleibende Mutterkörper geht zugrunde.

18. Die Kultur der freien Schwärmer gelingt nur schwer; sie sind 15—23 μ lang, 12—15 μ breit, bilateral symmetrisch gebaut, mit konvexer Rückenfläche, konkaver Bauchseite und überhängendem Kopfteil. Das Hinterende ist ein wenig zugespitzt. In der Mitte der Kopffurche inseriert die eine Schleppgeißel, sie ist $3\frac{1}{2}$ —4 mal so lang als der Schwärmer selbst. Viermal wurden Individuen mit einem dünnen zapfenartigen Fortsatz an der Vorderseite des Kopfteles gefunden. Das Plasma der Schwärmer ist fein granuliert und nicht vakuolisiert; der größte Teil des Schwärmerkörpers wird durch den ansehnlichen Kern eingenommen. Im Plasma verteilt liegen kleine Fetttropfen. Eine kontraktile Vakuole wurde nicht beobachtet, ebenso kein Cytostom. Die bisher unternommenen Identifizierungen der Organellen der Schwärmer mit denen der ausgebildeten Tiere sind reine Spekulationen. Gelegentlich wurden paarweise aneinanderliegende Schwärmer gefunden. Es kann sich um Copulationsstadien gehandelt haben, was jedoch mit Sicherheit noch nicht erwiesen ist.

19. Eine richtige Copulation, d. h. eine Verschmelzung zweier ausgewachsener Individuen einschließlich einer Kernverschmelzung wurde niemals beobachtet. Auch im konservierten Material sind keine Copulationsstadien gefunden worden. Dagegen konnte festgestellt werden, daß eine schon begonnene Zellteilung, bei welcher die Auseinanderwanderung der Tochttersphären und Kerne bereits eingetreten war, wieder rückgängig gemacht wurde, indem die gebildete Trennungsfurche wieder zurückgebildet wurde, eine Plasmaverschmelzung eintrat und die Kerne nebst den Zentralplasmamassen sich wieder einander näherten. Dadurch entstehen entweder einfache zweikernige „Ruhestadien“, oder aber es kommt zur Ausbildung von Doppelwesen, welche die meisten Organellen in der doppelten

Anzahl besitzen. Diese Doppelwesen können bisweilen ihre Organellen wieder rückbilden und dann noch die normale Zellteilung vollziehen. Sämtliche bisher in der Literatur mitgeteilten Beobachtungen enthalten keinen sicheren Beweis für das Vorkommen von Copulation bei *Noctiluca*.

Literaturverzeichnis.

I.

Literatur über die Cystoflagellaten.

(Vollständiges Verzeichnis; nur wenige alte Literatur über das Meerleuchten ohne nähere Angaben über *Noctiluca* ist fortgelassen.)

- ALLMAN, G. J. (1872): Notes on *Noctiluca*. Quart. Journ. of micr. Sci. N. S. Vol. 12.
- AURIVILLIUS, C. (1898): Vergleichende tiergeographische Untersuchungen über die Planktonfauna des Skageraks. in: Kgl. Svenska Vetenska Akad. Handl. Bd. 30 p. 21.
- BENEDEN, P. VAN (1846): Report sur le mémoire de M. le doct. Verhaeghe, ayant pour titre: Recherches sur la cause de la phosphorescence de la mer. in: Bull. Acad. roy. de Belgique Vol. 13.
- BRIGHTWELL, TH. and BADDELEY (1857): On self division in *Noctiluca*. in: Quart. Journ. of microsc. Sci. Vol. 5 p. 185—191.
- BROWNE (1904): Marine fauna isles of Scilly. in: Journ. of the roy. inst. of Cornwall Vol. 16.
- BUSCH W. (1851): Beobachtungen über Anatomie und Entwicklung einiger wirbelloser Seetiere. Berlin.
- BÜTSCHLI, O. (1885 a): Protozoa. in: BRONN's Klassen und Ordnungen des Tierreichs. I. 2, IV. Ordnung, Cystoflagellaten p. 1030—1097. Leipzig und Heidelberg.
- (1885 b): Einige Bemerkungen über die gewissen Organisationsverhältnisse dersog. Cilioflagellaten und der *Noctiluca*. Mit einem Beitrag von E. ASKENASY. in: Morphol. Jahrb. Bd. 10 p. 562—573.
- CALKINS, G. N. (1899): Mitosis in *Noctiluca miliaris* and its bearing on the nuclear relations of the Protozoa and Metazoa. in: Journ. of Morph. Vol. 15.
- CARNOY, I. B. (1884): La Biologie cellulaire. Vol. 1 p. 18—21 Lierre.
- CARUS, J. V. (1863): in: CARUS und GERSTÄCKER Handbuch der Zoologie Bd. 2 p. 567—568. Leipzig.
- (1868): Über *Noctiluca miliaris* SUR. in: Arch. f. mikr. Anat. Bd. 4 p. 351—352.
- CIENKOWSKI, L. (1871): Über Schwärmerbildung bei *Noctiluca miliaris*. in: Arch. f. mikr. Anat. Bd. 7 p. 131—139.
- (1873): Über *Noctiluca miliaris* SUR. Ibid. Bd. 9.
- DOFLEIN, F. (1899): Über die Fortpflanzung von *Noctiluca*. in: Sitz.-Ber. d. morph. u. phys. Gesellsch. München H. 3 p. 47—61.
- (1900): Studien zur Naturgeschichte der Protozoen. IV. Zur Morphologie und Physiologie der Zell- und Kernteilung. Nach Untersuchungen an *Noctiluca* und anderen Organismen. in: Zool. Jahrb. Abt. Anat. Bd. 14.

- DOFLEIN, F. (1916): Lehrbuch der Protozoenkunde. 4. Aufl. Jena. Darin: Über Produktion von Licht p. 121—122. Cystoflagellaten p. 633—636.
- DÖNITZ, W. (1868): Über *Noctiluca miliaris* SUR. in: Arch. f. Anat. u. Physiol.
- DOYÈRE, M. D. L. N. (1846): Sur la *Noctiluca miliaris*. in: Soc. Phil. Extr. proc. verb. l'Institut XIV No. 677 p. 428.
- EHRENBERG, CHR. G. (1834): Das Leuchten des Meeres. in: Abh. d. Berl. Akad.
- EMMERLING, O. (1909): Hydrolyse der Meeresleuchtinfusorien der Nordsee. in: Biochem. Zeitschr. Bd. 18.
- ENGELMANN, TH. W. (1863): Über die Vielzelligkeit von *Noctiluca*. in: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 12 p. 564—566.
- FAURÉ-FREMIET, E. (1910): Le tentacle de la *Noctiluca miliaris*. in: Bull. de la Soc. zool. de la France, Paris, T. 35.
- GIGLIOLI, E. H. (1870): La fosforescenza del mare. Note pelagiche ed osservazioni fatte dur. un viaggio di circumnavigaz. 1865—1868 coll. descr. di due nuove noctiluche. Atti d. reale Acad. d. sc. di Torino Vol. 5.
- GOETHART u. HEINSIUS (1892): Biologie von *Noctiluca miliaris*. in: Nederlandsche Staatscourant. S. Gravenhage.
- GOOR, A. C. J. VAN (1917): *Noctiluca miliaris* SUR., eene cytologische Studie. Dissert. Amsterdam.
- (1918): Die Cytologie von *Noctiluca miliaris* im Lichte der neueren Theorien über den Kernbau der Protisten. in: Arch. f. Protistenk. Bd. 39.
- GOSSE, PH. H. (1853): A naturalist's rambles on the Devonshire coast p. 250—257 London.
- HAMBURGER, CLARA (1913): Flagellata des nordischen Planktons. in: BRANDT u. APSTEIN nordisches Plankton Bd. 13 p. 201—202. Kiel und Leipzig.
- HARTMANN, M. u. H. SCHÜSSLER (1913): Flagellata. in: Handwörterbuch d. Naturwissenschaften p. 1224—1226. Jena.
- HENNEGUY, M. (1888): Influence de la lumière sur la phosphorescence des Noctiluques. in: C. R. Soc. Biol. T. 37.
- HERTWIG, R. (1877): Über *Leptodiscus medusoides*, eine neue, den Noctilucen verwandte Flagellate. in: Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. 11.
- HUXLEY, TH. (1855): On the structure of *Noctiluca miliaris*. in: Quart. Journ. of microsc. Sci. Vol. 3 p. 49—54.
- ISHIKAWA, C. (1891): Vorläufige Mitteilung über die Conjugationserscheinungen bei den Noctilucen. in: Zool. Anz. Bd. 14.
- (1894a): Über die Kernteilung bei *Noctiluca miliaris*. in: Ber. d. naturf. Ges. Freiburg i. B. Bd. 8. (Festschr. für WEISMANN.)
- (1894b): Studies of reproductive elements. II. *Noctiluca miliaris* SUR., its division and sporeformation. in: Journ. Coll. Sci. Univ. Tokyo Vol. VI, 4.
- (1899): Further observations on the nuclear division of *Noctiluca*. Ibid. Vol. XII, 4.
- KENT, S. (1880/81): A manual of the infusoria Vol. 1 p. 396—401. London.
- KOFOID, CH. A. (1905): *Craspedotella*, a new genus of the Cystoflagellata an example of convergence. in: Bull. of the Mus. of compar. Zool. at Harward Coll. Vol. 46.
- (1920): A new morphological interpretation of the structure of *Noctiluca*, and its bearing on the status of the Cystoflagellata (HAECKEL). in: Univ. of California publications in Zoology Vol. 19 p. 317—334.
- KROHN, A. (1852): Notizen über die *Noctiluca miliaris* SUR. in: Arch. f. Naturgeschichte Bd. 18.

- LO BIANCO, S. (1903): *Agrosphaera pellucida*. in: *Le pesche abissali eseguite da S. A. Krupp col Yacht „Puritan“*. in: *Mitteil. d. Zool. Stat. Neapel* Vol. 16 p. 226—227.
- LOHMANN, H. (1903): *Neuere Untersuchungen über den Reichtum des Meeres an Plankton*. in: *wissenschaftl. Meeresuntersuchungen N. F. Abt. Kiel* Bd. 7 p. 37.
- (1920): *Die Bevölkerung des Ozeans mit Plankton*. in: *Arch. f. Biontologie* Bd. 4 H. 3 p. 598.
- MACARTNEY, J. (1810): *Observations upon luminous animals*. in: *Philosophical Transactions roy. soc.* p. 258—293.
- MASSART, J. (1893): *Sur l'irritabilité des Noctiluques*. in: *Bull. Scientif. de la France et de la Belgique* Vol. 25.
- MINGAZZINI, P. (1904): *Contributo alla conoscenza dei Cistoflagellati Radiozoum lobatum n. gen. n. sp.* in: *Ricerca Lab. Anat. Roma e altri Lab. Biologici* Vol. 10 Fasc. 2.
- MOROFF, TH. (1906): *Bemerkungen über den Kern der Aggregata FRENZEL*. in: *Zool. Anz.* Bd. 31.
- PLATE, L. (1888): *Studien über Protozoen. VII. Bemerkungen über Noctiluca miliaris und das durch sie hervorgerufene Meerleuchten*. in: *Zool. Jahrb. Abt. f. Anat.* Bd. 3 p. 174—180.
- POUCHET, G. (1882): *Sur l'évolution des Péridiniens et les particularités d'organisation, qui les rapprochent des Noctiluques*. in: *C. R. Acad. Sci. Paris* T. 95.
- (1883): *Contribution à l'histoire des Cilioflagellés*. in: *Journ. de l'anat. et de la physiol.* p. 436—438.
- (1885): *Nouvelle contribution à l'histoire des Péridiniens marins*. *Ibid.* T. 21 p. 76—79.
- (1888): *De la multiplication provoquée et de la forme des Noctiluques*. in: *Soc. de Biol.* 23. Juin.
- (1889a): *Du cytoplasme et du noyau chez les Noctiluques*. in: *C. R. Acad. Sci.* T. 89 p. 706—707.
- (1889b): *De la structure et des phénomènes nucleaires chez les Noctiluques*. in: *Soc. de Biol.* 9. Nov.
- (1890): *Contribution à l'histoire des Noctiluques*. in: *Journ. de l'anat. et de la physiol.* T. 26.
- PRING, J. W. (1849): *Observations and experiments on the Noctiluca miliaris, the anim. source of the phosphor. of the Brit. Seas*. in: *Rep. Brit. assoc. adv. 19. meet.*
- PRITCHARD (1861): *A history of Infusoria. Darin p. 385: Beobachtungen von J. MÜLLER von Noctiluca*.
- QUATREFAGES, A. DE (1850a): *Mémoire sur la phosphorescence du port de Boulogne*. in: *C. R. Acad. des Sci.* T. 31 p. 618.
- (1850b): *Observations sur les Noctiluques*. in: *Ann. des Sci. Nat. zool.* 3. Ser. T. 14 p. 226—235.
- (1850c): *Mémoire sur la phosphorescence de quelques invertébrés marins*. *Ibid.* p. 236—281.
- ROBIN, CH. et LEGROS, CH. (1866): *De l'action exercée per l'électricité sur les Noctiluques miliaires*. in: *Journ. de l'anat. et de la physiol.* T. 13 p. 558—559.

- ROBIN, CH. (1878): Recherches sur la reproduction gemmipare et fissipare des Noctiluques (*Noctiluca miliaris*). in: C. R. Acad. Sci. T. 86 p. 1482—86 und Journ. de l'anat. et de la physiol. T. 14 p. 563—629.
- SCHULTZE, M. (1866): Kleinere Mitteilungen. IV. Beobachtungen an *Noctiluca*. in: Arch. f. mikr. Anat. Bd. 2 p. 163—165.
- STEIN, F. VON (1878—83): Der Organismus der Infusionstiere. 3. Abt. 1. u. 2. Hälfte: Die Naturgeschichte der athrodelen Flagellaten. p. 26—28 und Taf. 25. Leipzig.
- SURIRAY (1836): Recherches sur la cause ordinaire de la phosphorescence marine et description du *Noctiluca miliaris*. in: Guérin, Magas. de Zool. 6. ann.
- TEMPÈRE (1898): La Noctiluque. in: Le micrographe preparateur T. 6.
- VERHAEGHE (1848): Recherches sur la cause de la phosphorescence de la mer dans les parages d'Ostende. in: Mém. cour. et mém. des sav. étrang. Acad. roy. de Belg. T. 21 p. 1—31.
- VIGNAL, W. (1878): Recherches histologiques et physiologiques sur les Noctiluques *Noctiluca miliaris* SUR.). in: Arch. de physiol. norm. et pathol. 2. sér. T. 5 p. 415—454.
- WEBB, W. (1855): On the *Noctiluca miliaris*. in: Quart. Journ. micr. Sc. Vol. 3 p. 102—106.

II.

Literatur zu den Abschnitten über die Zellmembran
und Protoplasmastruktur.

- BECHHOLD, H. (1919): Die Kolloide in Biologie und Medizin. 2. Aufl. Dresden und Leipzig.
- DOFLEIN, F. (1916): Studien zur Naturgeschichte der Protozoen. VII. Untersuchungen über das Protoplasma und die Pseudopodien der Rhizopoden. in: Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. Bd. 39.
- HERTWIG, R. (1916): Lehrbuch der Zoologie. 2. Aufl. Jena.
- STEUER, A. (1910): Planktonkunde. Leipzig und Berlin.
- VERWORN, M. (1915): Allgemeine Physiologie. 6. Aufl. Jena. Darin: Die Produktion vom Licht. p. 304—309. Ferner: p. 450, 455, 472, 521.
- ZANGGER, H. (1908): Über Membranen und Membranfunktionen. in: ASHER u. SPIRO, Ergeb. d. Physiol. Bd. 7.

III.

Literatur zu dem Abschnitt über das Vorkommen von Fett.

- ALTMANN, RICHARD (1894): Die Elementarorganismen und ihre Beziehungen zu den Zellen. 2. Aufl. Leipzig.
- ARNDT, WALTHER (1913): Über das Vorkommen von Fett bei Aktinien. in: Zool. Jahrb. Abt. f. allg. Zool. u. Physiol. Bd. 34.
- BANG, IVAR (1907): Biochemie der Zellipoide. in: ASHER u. SPIRO, Ergebn. d. Physiol. Bd. 6 p. 131—186.
- (1911): Phosphatide. in: Biochemisches Handlexikon von ABDERHALDEN Bd. 3. Berlin.
- BORGERT, A. (1909): Über Erscheinungen fettiger Degeneration bei trippleen Radiolarien. in: Arch. f. Protistenk. Bd. 16.
- BRAHM, CARL (1911): Fette und Wachse. in: Biochemisches Handlexikon von ABDERHALDEN Bd. 3. Berlin.

- DADDI, L. (1896): Nouvelle méthode pour colorer la graisse dans les tissus. in: Arch. Ital. de Biol. Vol. 26 p. 142—146.
- DOFLEIN, F. (1910): Studien zur Naturgeschichte der Protozoen. VI. Experimentelle Studien über die Trypanosomen des Frosches. in: Arch. f. Protistenk. Bd. 19.
- (1918): Dasselbe. X. Über *Polytomella agilis* ARAGAO. in: Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. Bd. 41.
- EISENBERG, PHILIPP (1910): Über Fettfärbung. Farbchemische und histologisch-technische Untersuchungen. Arch. f. Pathol. u. Anat. Bd. 199.
- Enzyklopädie der mikroskopischen Technik mit besonderer Berücksichtigung der Färbetechnik. Herausgegeben von PAUL EHRLICH u. a. Berlin-Wien 1903. 2. Aufl. 1910.
- FABRE-DOMERGUE, P. (1888): Recherches anatomiques et physiologiques sur les infusoires ciliés. in: Ann. des scienc. natur. zool. T. 5.
- GILDEMEISTER, E. u. F. HOFFMANN (1910): Die ätherischen Öle. Berlin 1899. 2. Aufl.
- GLIKIN, W. (1909): Fette und Lipide. in: Handbuch der Biochemie Bd. 1 p. 91—158.
- GOLDSCHMIDT, RICHARD (1907): Lebensgeschichte der Mastigamöben *Mastigella vitrea* n. sp. und *Mastigina setosa* n. sp. in: Arch. f. Protistenk. Suppl.-Bd. 1 (Festschr. f. R. HERTWIG).
- GREENWOOD, MARION (1886/87): On the digestive process in some Rhizopods. in: Journ. of Physiol. Vol. 7 and 8.
- GROSSMANN, H. (1913): Fette, Öle, Seifen. in: Handwörterb. d. Naturwiss. Bd. 3. Jena.
- HANDWERCK, C. (1898): Beiträge zur Kenntnis vom Verhalten der Fettkörper zu Osmiumsäure und zu Sudan. in: Zeitschr. f. wiss. Mikr. Bd. 15.
- ISSEL, R. (1905): Interno alla struttura ed alla biologia dell' infusorio *Trichidinopsis paradoxa*. in: Ann. d. Mus. civ. d. Genova t. 42 ser. 3a v. II.
- KAWAMURA, RINYA (1911): Die Cholesterinverfettung (Cholesterinsteatose). Eine differentialdiagnostische morphologische Studie über die in den menschlichen und tierischen Geweben vorkommenden Lipide. Jena.
- KRUKENBERG, C. FR. W. (1881): Vergleichend physiologische Studien 1. Reihe 2. Abt. Über Reservestoffe. I. Die Verbreitung der Glyceride im Tierreich. Heidelberg.
- MEISSNER, M. (1888): Beiträge zur Ernährungsphysiologie der Protozoen. in: Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd. 46.
- MEYER, ARTHUR (1884): Das Chlorophyllkorn in chemischer, morphologischer und biologischer Beziehung. Leipzig 1883. Referiert in: Zeitschr. f. wiss. Mikr. Bd. 1 p. 302.
- (1899): Über Geißeln, Reservestoffe, Kern- und Sporenbildung der Bakterien. in: Flora.
- NIRENSTEIN, EDM. (1909): Über Fettverdauung und Fettspeicherung bei Infusorien. in: Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. 10.
- PROWAZEK, S. V. (1910): Einführung in die Physiologie der Einzelligen (Protozoen). Leipzig und Berlin.
- RANVIER, L. (1888): Technisches Lehrbuch der Histologie. Übersetzt von NIÇATI u. v. WYSS. p. 97 u. 326. Leipzig.
- SCHUBERG, W. (1910): Zoologisches Praktikum. Bd. 1. Berlin.
- SMITH, LORRAIN (1906): The staining of the fat with basic anilin dyes. in: Journ. of Path. and Bact. Vol. 11.
- (1907): On the simultaneous staining of neutral fat and fatty acid by oxazine-dyes. Ibid. Vol. 12.

- STANIEWICZ, W. (1910): Etudes expérimentales sur la digestion de la graisse dans les infusoires ciliés. in: Bull. Acad. Sci. Cracovie Cl. math. et nat. sér. B.
- TIGERSTEDT, ROBERT (1913): Lehrbuch der Physiologie des Menschen Bd. 1. 6. Aufl. 1911, 7. Aufl. 1913.
- WASIELIWSKI, TH. V. (1896): Sporozoenkunde. Jena.
- ZIMMERMANN, A. (1892): Botanische Mikrotechnik. Tübingen.

IV.

Literatur über Ernährung, Inanitions- und Depressionserscheinungen.

- BORGERT, A. (1909): Vgl. unter III.
- CALKINS, G. N. (1902a): Studies on the life history of Protozoa. I. The life cycle of *Paramecium caudatum*. in: Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 15.
- (1902b): Dasselbe. II. The effect of stimuli on the life cycle of *Paramecium caudatum*. in: Arch. f. Protistenk. Bd. 1.
- (1902c): Dasselbe. III. The 620th generation of *Paramecium caudatum*. in: Biol. Bull. Vol. 5.
- (1904): Dasselbe. IV. Death of the A series of *Paramecium caudatum*. Conclusions. in: Journ. of exper. Zool. Vol. 1.
- HERTWIG, R. (1900): Über physiologische Degeneration bei Protozoen. in: Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morphol. u. Physiol. München H. 1.
- (1904): Über physiologische Degeneration bei *Actinosphaerium Eichhorni*. in: Festschr. z. 70. Geburtstag von ERNST HAECKEL. Jena.
- JOUKOWSKY, D. (1898): Beiträge zur Frage nach den Bedingungen der Vermehrung und des Eintritts der Conjugation bei den Ciliaten. (Inaug.-Diss.) in: Verhandl. naturhist.-med. Verein zu Heidelberg N. F. Bd. 6.
- KASANZEFF, W. (1901): Experimentelle Untersuchungen über *Paramecium caudatum*. Inaug.-Diss. Zürich.
- MAUPAS, E. (1888): Sur la multiplication des infusoires ciliés. in: Arch. Zool. exper. et gén. sér. 2 T. 6.
- (1889): Le rajeunissement karyogamique chez les ciliés. Ibid. 2. sér. T. 7 p. 149.
- METCHNIKOFF, E. (1889): Recherches sur la digestion intracellulaire. in: Ann. Inst. Pasteur p. 25.
- POPOFF, M. (1907): Depression der Protozoenzelle und der Geschlechtszellen der Metazoen. in: Arch. f. Protistenk. Suppl.-Bd. 1 (Festschr. f. R. HERTWIG) p. 43.
- (1909): Experimentelle Zellstudien. III. Über einige Ursachen der physiologischen Depression der Zelle. in: Arch. f. Zellforsch. Bd. 4 p. 1.
- WALLENGREN, H. (1901): Inanitionserscheinungen der Zelle. Untersuchungen an Protozoen. in: Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. 1 p. 67—128.

V.

Literatur über das Leuchten der Tiere.

- (Vgl. auch zahlreiche Arbeiten unter I. Weitere Literaturangaben über die ältere Literatur siehe bei DITTRICH (1888), über neuere bei PÜTTER (1905) und MANGOLD (1910—1914)).
- APSTEIN, C. (1905): Tierleben der Hochsee. Darin: Meerleuchten p. 19—23. Kiel.
- DARTOIS DE MAIRAN (1717): Sur la cause de la lumière de phosphore et des Noctilques. Bordeaux.

- DELLA VALLE (1875): *La luce negli animali*. Diss. Neapel.
- DICQUEMARE, J. F. (1875 u. 78): *Observations sur la lumière dont la mer brille etc.* in: ROZIER, Journ. de Physique Vol. 6 u. 12.
- DITTRICH, R. (1888): *Über das Leuchten der Tiere*. Wiss. Beilage zum Programm des Realgymnasiums am Zwinger zu Breslau.
- EHRENBERG, CHR. G. (1859): *Über das Leuchten und über neue mikroskopische Leuchttiere des Mittelmeeres*. in: Monatsber. d. kgl. Akad. d. Wiss. Berlin, 8. Dez., p. 727—738. Vgl. auch unter I, 1834.
- KERVILLE, H. G. DE (1893): *Die leuchtenden Tiere und Pflanzen*. Übersetzt von W. MARSHALL, Leipzig.
- KRUKENBERG, F. C. W. (1887): *Neue Tatsachen für eine vergleichende Physiologie der Phosphoreszenzerscheinungen bei Tieren und bei Pflanzen*. in: *Vergl. physiol. Studien* 2. Reihe 4. Abt. p. 77—142. Heidelberg.
- MANGOLD, E. (1910—14): *Die Produktion von Licht*. in: *Handb. d. vergl. Physiol.* von H. WINTERSTEIN Bd. 3 2. Hälfte p. 225—392. Jena.
- MOLISCH, H. (1904): *Leuchtende Pflanzen*. Jena.
- PANCERI (1872): *Etudes sur la phosphorescence des animaux marins*. in: *Ann. Sci. Nat. Zool. sér. 5 T. 16 Art. 8*.
- PFLÜGER, E. (1875): *Beiträge zur Lehre der Respiration*. I. *Über die physiologische Verbrennung in dem lebendigen Organismus*. in: *PFLÜGER's Arch. f. d. ges. Physiol.* Bd. 10 p. 251—307.
- PROWAZEK, S. v. (1910): *Einführung in die Physiologie der Einzelligen (Protozoen)*. Darin: *Lichtproduktion der Protozoen* p. 56—58. Leipzig u. Berlin.
- PÜTTER, A. (1905): *Leuchten der Organismen*. (Sammelreferat). in: *Zeitschr. f. allg. Physiol.* Bd. 5 p. 17—53.
- (1911): *Vergleichende Physiologie*. Darin: *Die Produktion strahlender Energie*. p. 481—88. Jena.
- (1912): *Lichtproduktion durch Organismen*. in: *Handwörterb. d. Naturwiss.* Bd. 6. Jena.
- RADZISZEWSKI, BR. (1877): *Über das Leuchten des Lophins*. in: *Ber. d. deutsch. chem. Gesellsch.* Bd. 10 p. 170.
- (1880): *Über die Phosphoreszenz der organischen und organisierten Körper*. in: *LIEBIG's Annal. d. Chemie* Bd. 203 p. 305—336.
- REINKE, J. (1898): *Über das Leuchten von Ceratium tripos*. in: *Wiss. Meeresuntersuch. N. F.* Bd. 3. Kiel.
- RIGAUT (1768): *Observation sur les lumières scintillantes, qui paroissent de temps en temps dans l'eau de la mer, produites par des insectes et sur l'effet de l'acide nitreux sur ces insectes*. in: *Mém. d. l'Acad. de Paris Hist.* p. 26.
- (1775): *Mer lumineuse*. in: *Dict. d'hist. nat. de Valmont de Bomare* T. 4 p. 118. Paris.
- SPIX, J. B. v. u. C. F. P. v. MARTIUS (1828): *Reise in Brasilien von 1817—1820* Bd. 1 p. 31—34. München.
- STEUER, A. (1910): *Planktonkunde*. Darin: *Lichtproduktion (Meerleuchten) und Lichtperzeption* p. 291—331. Leipzig.
- THESING, C. (1912): *Meeresleuchten*. in: „*Die Wunder der Natur*“ Bd. 1. Deutsch. Verlagshaus Bong & Co., Berlin.
- FRAUTZ, M. (1905): *Studien über Chemolumineszenz*. in: *Zeitschr. f. phys. Chemie* Bd. 53 p. 1.
- VERWORN, M. (1915) siehe unter II.

- WEITLANER, F. (1902): Tagebuchnotizen eines Schiffsarztes über das Meerleuchten. in: Verhandl. d. zool. bot. Ges. Wien Bd. 52 p. 270—277.
- ZACHARIAS, O. (1905): Beobachtungen über das Leuchtvermögen von Ceratium tripos. in: Biol. Zentralbl. Bd. 25 p. 20—30.

VI.

Literatur zu den Abschnitten über die Fortpflanzungserscheinungen.

Siehe hauptsächlich unter I, außerdem:

- JENNINGS, H. S. (1914): Die niederen Organismen, ihre Reizphysiologie und Psychologie. Autor. deutsche Übersetzung von E. MANGOLD. Leipzig u. Berlin.
- PÜTTER, A. (1907): Die Ernährung der Wassertiere. in: Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. 7.
- (1909): Die Ernährung der Wassertiere und der Stoffhaushalt der Gewässer. Jena.
- (1911a): Die Ernährung der Wassertiere durch gelöste organische Verbindungen. in: PFLÜGER's Archiv Bd. 137.
- (1911b): Vergleichende Physiologie p. 284—294. Jena.
- SPEK, J. (1918): Oberflächenspannungsdifferenzen als eine Ursache der Zellteilung. in: Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 44.

Tafelerklärung.

Taf. 1—5: Alle Figuren stellen *Noctiluca miliaris* SUR. dar.

Abkürzungen für sämtliche Tafeln:

A = Achsenfaden	S = Sphäre
C = Cytostom	Sch = Schwärmerknospen
F = Fetttropfen	SF = Spindelfasern
FG = Fadengeißel	St = Staborgan
G = Geißel	T = Tentakel
H = abgeworfene Hülle	TA = Tentakelanlage
K = Kern	TR = Tentakel in Rückbildung
L = Lippe	V = Nahrungsvakuole
M = Mantelfasern	Z = Zentralplasma
N = Nahrungskörper	Za = Zahn.
P = Peristom	

Tafel 1.

Fig. 1—3. Normale lebende vegetative Individuen. Vergr. 100fach.

Fig. 1. Ansicht, schräg von der Seite des Tentakels. Unter dem Zahn kommt die Fadengeißel hervor. Im Zentralplasma liegt der Kern. Vom Zentralplasma aus ziehen zahlreiche Plasmafäden nach dem auf der Rückseite befindlichen Staborgan. Links unten Nahrungsvakuole.

Fig. 2. Ansicht von der Seite des Staborgans.

Fig. 3. Ansicht in die Tiefe des Peristoms und des Cytostoms; dieses stellt einen schmalen Spalt dar.

Fig. 4 u. 5. Individuen, welche infolge leichter Berührung die äußere Hülle abgeworfen und das Plasma nach dem Innern zurückgezogen haben. Bandgeißel, Staborgan usw. sind erhalten geblieben. Vergr. 90fach.

Fig. 6. *Noctiluca* in Teilung. Der Plasmakörper hat sich fast vollständig durchgeschnürt. Neubildung der beiden Staborgane, indem zahlreiche Plasmafäden des inneren Protoplasmanetzwerkes an die Körperoberfläche treten und sich mit ihren Enden aneinander legen und verschmelzen. Oberflächenansicht, das tiefer liegende Zentralplasma usw. ist nicht mitgezeichnet. Vergr. 70fach.

Fig. 7. Ein Teil des inneren Protoplasmanetzwerkes im durchfallenden Licht. In den dickeren Plasmasträngen erkennt man teilweise feinere Achsenfäden.

Fig. 8a—f. Vegetatives Individuum, bei Verarbeitung der Nahrung. Vergr. 90fach. a Eine *Noctiluca* hat einen sehr großen Nahrungskörper aufgenommen, welcher zahlreiche dicke Fettkugeln enthält. Die äußere Gestalt der *Noctiluca* ist infolge der Größe des Nahrungskörpers ganz in die Länge gezogen. b Dasselbe Individuum 4 Stunden später, es hat wieder ziemlich normale Gestalt angenommen, da der Nahrungskörper inzwischen zusammengerollt und teilweise verarbeitet ist. An der Oberfläche der großen Nahrungsvakuole sieht man viele kleine Fetttropfchen. c Weitere 4 Stunden später: Der ansehnliche Rest des Nahrungskörpers, welcher noch große Fettmengen enthält, ist ausgestoßen worden. Im Innern der *Noctiluca*, besonders im Zentralplasma liegen zahlreiche größere und kleinere Fetttropfen, welche augenscheinlich aus dem Nahrungskörper stammen. d u. e zeigen das gleiche Individuum am folgenden Morgen. Man sieht noch zahlreiche große und kleine Fettkügelchen. Der Tentakel beginnt sich langsam zurückzubilden. d ist die Ansicht von der Seite, e ist die Ansicht von oben auf die Insertionsstelle der Geißel. f 7 Stunden später: Der Tentakel ist vollständig zurückgebildet, vom Staborgan erkennt man noch die letzten Reste in Gestalt von Plasmafäsern.

Fig. 9. Schnitt durch eine vegetative *Noctiluca*, fixiert mit FLEMMING'S Osmiumsäuregemisch. Die zahlreichen Fetttropfen sind dunkel schwarz gefärbt.

Tafel 2.

Fettfärbungen bei *Noctiluca*, mit Sudan III-Lösung in 70proz. Alkohol, welche ich direkt auf die lebenden Individuen einwirken ließ; nur Fig. 11 war vorher in 3proz. Formol fixiert worden. Vergr. bei Fig. 10 u. 12—14 120fach, bei Fig. 11 75fach.

Fig. 10. Zahlreiche feine Fetttropfchen im Plasmanetzwerk und im Zentralplasma verteilt. Gewöhnliche Verteilung des Fettes.

Fig. 11. Zahlreiche etwas größere Fetttropfen. Sudan III-Färbung nach vorheriger Formolfixierung.

Fig. 12. Einige wenige sehr große Fetttropfen im Zentralplasma.

Fig. 13. Außer im Plasmanetz verteilten Fetttropfen einige ausnahmsweise sehr große Fettkugeln an der Körperoberfläche. Vereinzelter Fall.

Fig. 14. Außerordentlich große Fettmengen, welche das gesamte Protoplasma an Volumen bedeutend übertreffen.

Tafel 3.

Fig. 15—25 sind bei Dunkelfeldbeleuchtung gezeichnet; Fig. 26—29 stellen leuchtende Individuen dar.

Fig. 15—23. Das Protoplasmanetzwerk im Innern der Zelle bei 200—300facher Vergrößerung. Im einzelnen wird auf den Text verwiesen (S. 17 ff.).

Fig. 24. Ganze vegetative *Noctiluca* bei Dunkelfeldbeleuchtung. In der Mitte Nahrungskörper in Nahrungsvakuole. Vergr. 100fach.

Fig. 25. Sog. „Ruhestadium“, nach Rückbildung aller äußeren Organellen. Im Zentralplasma neben dem Kern zahlreiche hellaufleuchtende Fettkügelchen. Vorbereitungsstadium zur Teilung oder Schwärmerbildung. Vergr. 115fach.

Fig. 26—29. Leuchtende Noctiluken. Vergr. 80fach.

Fig. 26. Gewöhnliche Ansicht einer leuchtenden *Noctiluca* unter dem Mikroskop. Die gesamte Körperoberfläche zeigt ein diffuses Leuchten, welches sich unter dem Mikroskop in zahlreiche ganz feine leuchtende Pünktchen auflöst.

Fig. 27. Auch das Zentralplasma ist imstande zu leuchten.

Fig. 28. Die Gegend des Peristoms kann ebenfalls hell aufleuchten, teils durch Selbstleuchten des dort befindlichen Plasmas, teils durch Reflexion.

Fig. 29. Bisweilen leuchten einzelne Stellen der Körperoberfläche besonders hell auf. Auch diese sind aus zahlreichen sehr feinen Lichtpünktchen zusammengesetzt.

Tafel 4.

Fig. 30 a—c. Teilungsstadien. Die beiden Tochterindividuen haben sehr verschiedene Größe. Vergr. 100fach. a Die beiden Tochtertiere stehen noch durch schmale Plasmabrücken miteinander in Verbindung. b Dasselbe Individuum 5 Stunden später: Die Verbindungsbrücke hat sich weiter in die Länge gestreckt. c 16 Stunden später: Die Tochterindividuen haben sich getrennt. Das größere beginnt einen neuen Tentakel und ein neues Peristom zu bilden.

Fig. 31. Teilungsstadium. Der Kern befindet sich noch in Teilung; trotzdem ist der Plasmakörper schon halb durchschnürt und die rechte „Sphäre“ beginnt einen neuen Tentakel zu bilden. Vergr. 100fach.

Fig. 32. Schwärmerbildungsstadium. Auf der Oberfläche des Muttertieres sitzen kalottenförmig zahlreiche reife Schwärmer mit ausgebildeten Geißeln, welche sich dauernd in schwingender Bewegung befinden. Vergr. 70fach.

Fig. 33 a—c. Fall einer rückgängig gemachten Teilung, welche ich anfangs als Copulation deutete (vgl. Text), in 1½ stündigen Pausen gezeichnet. Vergr. 75fach.

Fig. 34 a—b. Aufeinanderfolgende Schwärmerbildungsteilungen, lebend. Vergr. 100fach. a 4:8 Kernstadium. In der lebenden Zelle sind die Sphären, Spindelfasern und Mantelfasern deutlich zu erkennen. Die Fetttropfchen ordnen sich um den Äquator der Kernspindel an. b Dasselbe Individuum 2 Stunden später. 8:16 Kernstadium. Die Knospen beginnen sich über die Oberfläche vorzuwölben und weisen mehrere Furchen auf.

Fig. 35 a—c. Rückgängig gemachte Teilung. Im hängenden Tropfen kultiviert. b 1½ Stunden später als a, c 14 Stunden später als b. Vergr. 80fach.

Fig. 36—45. Verschiedene freie Schwärmer. Vergr. 1000fach.

Fig. 36—39. Die am häufigsten beobachteten Formen und Ansichten der Schwärmer, etwas schräg von der Seite gesehen.

Fig. 40. Ansicht genau von vorne.

Fig. 41. Ebenso, jedoch mit weit überhängendem Kopfteil.

Fig. 42. Seitenansicht.

Fig. 43—44. Abnorme oder selten beobachtete Schwärmerformen.

Fig. 45. Schwärmer, welcher am Kopfteil auf der Ventralseite einen überhängenden spitzen Fortsatz besitzt. Von dieser Form wurden bisher 4 Individuen beobachtet.

Tafel 5.

Fig. 46 a—e. Ausbildung eines Doppelindividuums infolge rückgängig gemachter Teilung. Vergr. 100fach. a Aufgefundenes Teilungsstadium, das Plasma beginnt sich von oben her einzuschnüren; die rechte Sphäre bildet einen neuen Tentakel. b Dasselbe Individuum $1\frac{1}{2}$ Stunden später: Die Einschnürung ist wieder zurückgegangen, die Zentralplasmen mit den Kernen haben sich genähert; die Tentakelanlage ist größer geworden. c 3 Stunden später: Es haben sich zwei Tentakel ausgebildet, welche bereits Querstreifung aufweisen, Zentralplasmen und Kerne liegen eng aneinander. d u. e Das gleiche Individuum 12 Stunden später in verschiedenen Ansichten. Es ist ein vollständiges Doppelindividuum ausgebildet worden, mit zwei langen Tentakeln, zwei Fadengeißeln, zwei Zähnen, zwei Staborganen, jedoch mit einem einheitlichen Cytostom und einer Lippe. Zentralplasmen und Kerne liegen getrennt dicht nebeneinander.

Fig. 47 a. Verletzte vegetative *Noctiluca*. Das Zentralplasma mit dem Kern ist in die Richtung der verletzten Stelle gewandert, nach der es zahlreiche Plasmafäden entsendet. b 1 Stunde später: Das Zentralplasma wandert wieder zurück in seine normale Lage unter dem Cytostom. Vergr. 60fach.

