

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Aus dem Peterhofer-Naturwissenschaftlichen Institut.
Abt. Prof. Dr. V. A. DOGIEL.

Lebenscyclus und Morphologie
von *Zoothamnium arbuscula* EHRENBERG.
(*Infusoria Peritricha*.)

Von

A. Furssenko.

(Hierzu 57 Textfiguren und Tafel 12—17.)

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
Material und Methoden	378
Dimorphismus bei den Verticelliden	380
Die Hauptzweige der Kolonie von <i>Zoothamnium arbuscula</i>	386
Dextro- und leiotrope Kolonien	393
Seitenästchen und ihre Verteilung auf Hauptzweigen	394
Anzahl von Microzoiden auf Seitenästchen der Hauptzweige und relative Dimensionen der Seitenästchen	401
Seitenästchenentwicklung im Zusammenhang mit der Bildung der Individuen, Stammhalter der Macrozoiden	404
Die sukzessive Entstehung von Macrozoiden in der Kolonie	410
Von den Macrozoiden und Microzoiden in ihrem Zusammenhang	416
Anheftung des Schwärmers und Beginn der Stielbildung	424
Weitere Stadien der Stielbildung	431
Erste Teilung des Macrozoiden, Stammhalters der Kolonie	433
Zweite Teilung (4 Individuen)	434
Dritte Teilung (8 Individuen)	436
Vierte Teilung (16 Individuen)	437
Fünfte Teilung (ca. 28 Individuen)	441
Sechste Teilung (ca. 46 Individuen)	442
Bildung der Macroconjuganten	446
Bildung der Microconjuganten	450

	Seite
Conjugation	456
Allgemeines über die Entwicklungsprozesse des Exconjugantenästchens . .	460
Stadium des ungeteilten Exconjuganten und die erste metagame Teilung . .	462
Zweite metagame Teilung	466
Dritte metagame Teilung	470
Nachfolgende Entwicklung des Exconjugantenästchens	471
Abweichungen von dem normalen Entwicklungstypus	474
Die Frage von den Conjugationsprozessen und der Kolonienbildung in ihrer gegenseitigen Beziehung	478
Erste Generation der Kolonien nach der Conjugation	482
Cysten der <i>Zoothamnium arbuscula</i>	483
Polymorphismus der <i>Zoothamnium arbuscula</i> Kolonien	489
Jahrescyklus der <i>Zoothamnium arbuscula</i> Kolonien	492
Allgemeine Bemerkungen über <i>Zoothamnium arbuscula</i>	493
Literaturverzeichnis	496
Tafelerklärung	499

Im Jahre 1922, während der Sommerarbeiten im Peterhofer Naturwissenschaftlichen Institut, fand ich eine interessante kolonienbildende Vorticellide — *Zoothamnium arbuscula* EHRBG. Wie schon seit TREMBLEY's Zeiten (1747) bekannt, bestehen die Kolonien dieses Infusors aus zwei Arten von Individuen, d. h. bei *Zoothamn. arbuscula* ist der Dimorphismus bekannt, mit dem man den überhaupt allen Vorticelliden eigenen Geschlechtsdimorphismus nicht verwechseln darf.

Die Natur des Dimorphismus und die Stockbildung bei *Zoothamn. arbuscula*, sowie auch das Verhältnis dieser zwei Erscheinungen zueinander schienen mir des Interesses wert zu sein.

Der vorliegende Artikel ist das Resultat der mehrjährigen Bearbeitung dieser Fragen. Ungeachtet der ziemlich langen Untersuchungszeit, ist es mir nicht gelungen eine ganze Reihe von morphologischen Fragen, welche sich auf die einzelnen Individuen der Kolonie beziehen, zu lösen. Die Entwicklung und die Bildung der Kolonie, als eines gewissen Ganzen, sind von mir hauptsächlich beachtet worden, und ich wäre vollständig befriedigt, wenn meine Arbeit auf diesem Gebiet als gewissermaßen vollständig anerkannt werden würde.

Die vorliegende Untersuchung wurde im Laboratorium der Zoologie der Wirbellosen des Peterhofer-Naturwissenschaftlichen Instituts und im Zootomischen Institut

der Leningrader Universität verrichtet, und es ist mir eine angenehme Pflicht, an dieser Stelle dem Leiter dieser Laboratorien und meinem Lehrer, dem Herrn Professor V. A. DOGIEL ergebensten Dank auszusprechen sowohl für das Interesse für meine Arbeit, als auch für seine fortwährende Anleitung.

Auch danke ich herzlich meinen Kollegen für eine Reihe wertvoller Hinweise und ihr beständiges Interesse für meine Arbeit. Dies bezieht sich insbesondere auf Herrn Dr. A. W. SCHWEYER und meine Freunde A. P. RIMSKY-KORSAKOFF und G. I. POLJANSKY.

Material und Methoden.

Die Teiche des Peterhofer Instituts waren während der Sommermonate von 1922—1926 von *Zoothamn. arbuscula* ziemlich reich belebt. Es gelang mir im Laufe jeden Sommers Kolonien im Cristatella-, im Platambus- und im Paludinateiche zu finden. (Näheres darüber siehe bei RYLOFF 1927.)

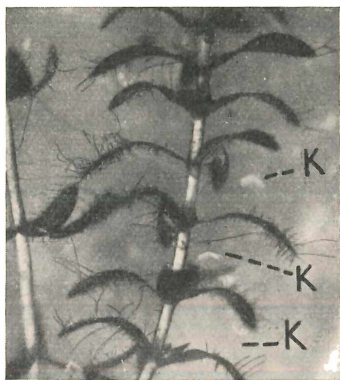
Die *Zoothamn. arbuscula*-Kolonien bewohnen hauptsächlich die Elodea, welche bedeutende Strecken des Bodens dieser Wasserräume am Ufer bedeckt (s. Textfig. 1). Außer der Elodea können für das *Zoothamnium* andere Wasserpflanzen als Unterlage dienen, wie z. B. *Potamogeton natans* (die untere Seite der schwimmenden Blätter), *Equisetum* (Stiele); außerdem kann auch lebloses Substrat vorkommen z. B. ins Wasser gefallene Zweige, Steinchen usw. Es gelang mir Kolonien auf nicht mehr als 1 m Tiefe zu finden.

Die Untersuchungen wurden an lebendem Material, sowie auch an gefärbten Präparaten angestellt.

Um Kolonien zu erhalten, wurde Elodea in große Gefäße mit Teichwasser übergesetzt und im Laboratorium unter der Lupe durchgesehen, wobei Kolonien, die ich brauchte, von der Unterlage mit einer scharfen Nadel abgetrennt wurden. Ferner wurden die Kolonien in einem flachen Gefäße entweder zur Beobachtung gelassen oder unmittelbar unter dem Mikroskop studiert oder konserviert. Es gelang mir nicht dauernde Kulturen im Laboratorium zu erhalten. Ich mußte mich mit Beobachtungen an den in flache Gefäße gesetzten Kolonien begnügen, aber nur im Laufe von höchstens 1 bis 4 Tagen, da die Kulturen eine größere Frist nicht aushielten. Da die Kultur für einige Zwecke unentbehrlich ist, mußte man sie in freier Natur im Teiche ausbilden und dazu die schon durchstudierten Kolonien auf Elodeastückchen in mit Musselin bezogenen Kristallisierschalen in den Teich überbringen. Wenn nötig wurden die Kolonien heraus-

genommen und wieder untersucht. Auf diese Weise wurden die Zeiträume der einzelnen Lebensetappen der Kolonie festgestellt (s. S. 492). Das Studium des fixierten Materials wurde sowohl an Totalpräparaten, wie auch an Schnitten verrichtet.

Die Kontraktion der Stöckchen, welche zugleich mit der Wirkung der konservierenden Flüssigkeit auftrat, erschwerte einigermaßen das Fixieren, doch gelang es nach langen Bemühungen diese Schwierigkeit beinahe vollständig zu beseitigen. Keines von den anästhesierenden Mitteln, die ich bei der Hand hatte (weder Chloralhydrat, noch Chloroform, Äther, Kokain oder Morphinsulphat) konnten einigermaßen genügende Resultate ergeben; die meisten dieser Stoffe riefen das Abfallen der Infusorien von den Stielen hervor (vgl. WESENBERG-LUND 1925). Als einziges Mittel die Kontraktion der Stiele zu verhindern, erwies sich leichtes Erwärmen der Infusorien vor der Fixierung. Warmes Wasser wirkte wie das beste anästhesierende Mittel. Material mit SCHAUDINN'S Flüssigkeit oder öfter mit schwachem FLEMMINGS-Gemisch fixiert (von einigen Stunden bis zu einem Tage), wurde für Schnitte gebraucht. CHAMPY'S Flüssigkeit ergab bei allgemeiner guten Erhaltung des Plasmas und der Kerne



Textfig. 1. Stück eines Elodeaästchens mit *Zoothamnium*-Kolonien. (K).

Vergr. $1\frac{1}{2}$.

vorzügliche Bilder der Chondriosomen, sowohl bei Färbung mit Eisenhämatoxylin, wie auch besonders bei Bearbeitung nach KULL.

Die Einbettung in Paraffin bot keine besondere Schwierigkeiten. Die Objekte wurden in einer Salzdose bis zum Zedernholzöl durchgeführt und aus letzterem auf einer Federspitze in das in einem Uhrglase geschmolzene Paraffin übertragen. Das Paraffin wurde nicht gewechselt bis zur endgültigen Einbettung. Anstatt des Zedernholzöles wurde mit Erfolg Xylol angewandt.

Die Schnitte wurden 3—5 μ dick bereitete und nach Färbung mit Eisenhämatoxylin in Dammarxylol eingeschlossen. Für einige spezielle Zwecke, im einzelnen für die Morphologie der Cysten, wurde Färbung nach MALLORY angewandt. Um ein vollständiges Bild eines bestimmten Kolonienstückes nach Schnitten herzustellen, mußte man dasselbe rekonstruieren und zwar graphisch. Die Art

und Weise der Rekonstruktion bietet ein gewisses Interesse, und es sei mir deshalb gestattet etwas ausführlicher darüber zu schreiben.

Eine Reihe von Schnitten wurde mit Hilfe eines Zeichnenapparates auf Papier aufgetragen. Darauf wurden die Zeichnungen der Reihe nach auf ein mattes Glas übergebracht. Als Kongruenzpunkte der aufeinanderfolgenden Schnitte dienten verschiedene Gebilde, z. B. größere Nucleolen, Teile des Macronucleus, zuweilen zwei Hälften des Micronucleus usw.

Um zwei Schnitte aufeinander zu legen, wäre es genügend zwei solcher Punkte zu nehmen, aber um Irrtümer zu vermeiden, wurde eine größere Anzahl Punkte ausgesucht. Natürlich wurde beim aufeinanderfolgendem Abzeichnen der Schnitte auf Glas, auf letzterem eine bedeutende Anzahl von Linien, die bei endgültiger Rekonstruktion nicht nötig waren, gefunden. Bei Anfertigung der Rekonstruktion konnte man diese Linien markieren und zwar mit einem scharfangespitzten Rotstift. Dagegen wurden alle Linien, welche zur endgültigen Rekonstruktion notwendig sein mochten, mit einem schwarzen Bleistift gezogen.

Wenn es z. B. nötig war, einen kugelförmigen Macrozoid zu rekonstruieren, wurden die konzentrischen Linien jedes einzelnen Umrisses aufgezeichnet, wobei der größte Umriss, dem Umriss des ganzen Macrozooids entsprechend, schwarz gezeichnet wurde. Die Nucleolen im Kern, der Micronucleus, d. h. solche Organellen, die vollständig oder beinahe vollständig in einem Schnitte Platz finden, wurden gleich von Anfang schwarz aufgetragen.

Es genügte unter die so bereitete Rekonstruktion durchsichtiges rotes Papier unterzulegen, um die roten Linien bei durchgehendem Licht unsichtbar zu machen.

Um die Rekonstruktion vom Glase auf das Papier zu übertragen, wurde letzteres auf Glas gezogen und weiterhin das eine wie das andere in einen besonderen gesenkten Rahmen gesetzt, der von der Rückseite durch eine Lampe beleuchtet wurde.

Ogleich die Bereitung der Rekonstruktion viel Zeit erforderte, war sie dennoch notwendig, da die Totalpräparate ein unklares Bild ergaben, infolge der Verdunkelung einiger Teile durch die anderen, ungleichmäßiger Färbung der einzelnen Individuen u. dgl.

Dimorphismus bei den Vorticelliden.

Die Kolonie von *Zoothamn. arbuscula* sowie die Kolonien der meisten Vorticelliden (mit Ausnahme von *Ophrydium*) besteht aus zweierlei Elementen: erstens aus Individuen der Kolonie selbst,

zweitens aus Stielen, welche als das Sekret der Infusorien erscheinen, teilweise auch aus Auswüchsen des Leibes letzterer bestehen. Die Stiele sind Verbindungsglieder zwischen einzelnen Individuen. In dem Falle, wenn die Stiele nicht nur aus dem sekretierten Stoffe bestehen, sondern noch Auswüchse des Körpers einzelner Infusorien enthalten (bei *Contractilia*), kann der Zusammenhang zwischen einzelnen Individuen ein näherer werden, sobald diese Auswüchse miteinander in Verbindung stehen (wie dies bei der Gattung *Zoothamnium* vorkommt).

Sollte der Stock sich nicht im Zustande der Conjugation befinden, so können alle seine Individuen entweder identisch miteinander sein — monomorphische (oder homomorphische WESENBERG-LUND) Kolonien oder es können in einer und derselben Kolonie Individuen zweierlei Art — dimorphische Kolonien — zugegen sein.

Wenn die monomorphische Kolonie sich in der Periode der Conjugation befindet, erscheinen, außer den gewöhnlich anwesenden indifferenten Individuen, Geschlechtsindividuen: weibliche — Macroconjuganten und männliche — Microconjuganten. Auf diese Weise kommen in der Kolonie Individuen dreierlei Art vor. In dem Falle, wenn in den Kolonien beständig zwei Arten von Individuen vorkommen, d. h. in dimorphischen Kolonien, befinden sich in denselben während der Conjugation vier Arten von Individuen. Im allgemeinen ist den Vorticelliden Polymorphismus eigen. Vegetative Kolonien dagegen können monomorphisch oder dimorphisch sein. Bei *Zoothamn. arbuscula* hat man es mit dem zweiten Falle zu tun. Dieses Infusor hat, im Gegensatz zu der Mehrzahl der Vorticelliden, in genügend großen Kolonien Individuen zweierlei Art: kleine Microzoiden (nutritive Zoids — WESENBERG-LUND 1925, Micronten — BRESLAU 1919) und große Individuen — Macrozoiden (Macronten — BRESLAU 1919, bulbi — TREMBLEY 1747, ciliospores WESENBERG-LUND 1925). Die Namen Macrozoiden (und dementsprechend Microzoiden), die ich gebrauche, sind von MÖBIUS (1888) eingeführt worden, anstatt der unangebrachten Benennung Macrogonidien (s. auch FAURÉ-FREMIET 1922).

Schon TREMBLEY (1747) bestätigt, daß die Kolonie von *Zoothamn. arbuscula* Individuen entwickelt, welche zur Bildung neuer Stöcke dienen. Von TREMBLEY stammt die erste und bis jetzt beste Beschreibung der Kolonienentwicklung und des Lebenscyclus der *Zoothamn. arbuscula* ¹⁾. Die nächstfolgenden Autoren (STEIN 1867,

¹⁾ Um Raum zu sparen, finde ich es überflüssig bei der Analyse der sich auf *Zoothamn. arbuscula* beziehenden Literatur zu verweilen, um so mehr da man eine

S. KENT 1880—82, BÜTSCHLI 1888—89) schrieben den Macrozoiden von *Zoothamn. arbuscula* die Rolle der weiblichen Geschlechtsindividuen, der Macrogonidien (Macrogameten) irrtümlich zu.

Die Frage über die Natur der Macrozoiden wurde in der letzten Zeit einigermaßen durch die Arbeiten des Verfassers (1924 u. 25) und von WESENBERG-LUND (1925) für *Zoothamn. arbuscula* beleuchtet.

Es gelang mir zu zeigen, daß die Macrozoiden Individuen sind, welche zur Bildung neuer Kolonien dienen, in einigen Fällen unabhängig von Geschlechtsprozessen, in anderen als das Resultat der Conjugation.

Für andere Arten der Gattung *Zoothamnium*, nämlich für *Zoothamn. alternans* und *Zoothamn. Cienkowski* sind Macrozoiden und die ungeschlechtliche Entwicklung der Kolonien auf ihre Kosten beschrieben worden (für den ersten CLAPARÈDE und LACHMANN 1856, für den zweiten MÖBIUS 1888 und FAURÉ-FREMIET 1922).

Einige von den Vertretern der Gattung *Zoothamnium* außer den drei obenerwähnten Arten haben Macrozoiden, erscheinen also in vegetativem Zustande dimorphisch, so z. B. *Zoothamn. pelagicum* DU PLESSIS (FAURÉ-FERMIET 1924), *Zoothamn. niveum* (EHRENBERG 1838, GASSOWSKY 1916).

Andererseits sind *Zoothamn. parasita* STEIN, *Zoothamn. aselli* CLAPARÈDE und LACHMANN und *Zoothamn. affine* STEIN monomorphisch.

Auch in anderen koloniebildenden Vorticellidengattungen trifft man den Dimorphismus an. *Systylis Hoffi*, ein Infusor aus Rasenaufgüssen, 1919 von BRESLAU beschrieben, hat zwei Arten von Individuen — Micronten und Macronten (resp. Micro- und Macrozoiden) von denen nur letztere, nach einer gewissen Periode im Cystenzustande an der Bildung neuer Kolonien teilnehmen. Wir haben es bei allen dimorphischen *Zoothamnium* und *Systylis* mit einer für die Vorticelliden neuen Erscheinung, dem physiologischen Tode zu tun. Während die sich in relativ kleiner Anzahl auf der Kolonie befindenden Macrozoiden, neue Kolonien bildend zur Fortsetzung der Generation dienen, tragen die Microzoiden eine zeitweilige Funktion, dem Anschein nach eine gewisse Rolle in der Ernährung der Macrozoiden spielend, und verfallen, nachdem die Kolonie ein gewisses Grenzalter erreicht hat (s. S. 491). Auf diese Weise spiegelt der Dimorphismus die Verteilung der Funktionen unter einzelnen Individuen der Kolonie in den Grenzen des stockbildenden Orga-

nismus wieder. Es scheint mir nutzlos zu sein, die Frage zu erörtern, ob die Kolonie von *Zoothamnium* oder *Systylis* ein mehrzelliger Organismus ist (wie bei Bock 1926 in bezug auf *Volvocales*), sobald der logische Weg der Entstehung bei *Zoothamn. arbuscula* namentlich der Kolonienbildung vollständig klar liegt.

Es ist ohne Bedeutung, die monomorphischen Kolonien den dimorphischen entgegenzusetzen, wie es WESENBERG-LUND (1925) angibt, indem er meint, daß die ersten Zellstöcke sind, während die zweiten etwas ganz besonderes darstellen (entweder einen „acellularen Organismus“ oder „eine einzige Riesenzelle mit peripherischer Verteilung der Kerne“).

Meiner Ansicht nach dürfen monomorphische und dimorphische Kolonien nicht scharf voneinander abgesondert werden. Alle Teile oder Individuen dieser und jener Kolonie können als homolog verglichen werden. Vom Gesichtspunkte WESENBERG-LUND'S ist es aber, als ob die Kolonie von *Zoothamn. arbuscula* ein Gebilde *sui generis* in bezug auf andere Vorticellidenstöcke wäre.

Professor V. DOGIEL (1926) meint, daß wir in jedem einzelnen Individuum der Protozoen, vor allem einen für selbständiges Leben geeigneten Organismus haben. Ist das Individuum der Einzelligen auch der Zelle des Mehrzelligen homolog, so wird es sich doch immer von der letzteren durch einen vollen Organellenbestand unterscheiden, welcher für die Erfüllung aller mit selbständiger Lebensweise verbundenen Funktionen unentbehrlich ist. Dagegen erscheint die Zelle des Mehrzelligen als ein untergeordneter Teil des ganzen und dementsprechend werden bestimmte Funktionen und bestimmte morphologische Eigenheiten in verschiedenen Gruppen der Zellen konzentriert. Während die kompliziertesten Protozoen sich durch allgrößte Kompliziertheit der Differenzierung einer Zelle, die kompliziertesten Metazoen durch die größte Kompliziertheit der Differenzierung unter einzelnen Zellen auszeichnen.

Wenn wir uns von den einzeln lebenden Protozoen nach den kolonienbildenden umsehen, so finden wir in dem Kolonienbestand dieselben Individuen, wie die einzellebenden Formen. Einzelne Individuen des Stockes dieser oder jener Form können sehr häufig mit den Individuen in systematischer Beziehung nahestehenden, nicht kolonienbildenden Formen identisch sein.

Die Kolonie unterscheidet sich in diesem Falle von der Population der einzeln lebenden Form nur durch die Anwesenheit der morphologischen Verbindung zwischen einzelnen Individuen, welche sie bilden. Diese Verbindung kann entweder durch leblose Stiel-

substanz mit Protoplasma (Stielfaden), oder nur durch Stielsubstanz vermittelt sein (im ersten Falle *Acontractilia* und die meisten *Contractilia*, im zweiten nur *Zoothamnium*).

Formen wie *Epistylis* oder *Carchesium* sind wesentlich nur die Vergesellschaftung solcher einzelnen und selbständigen Organismen.

Einzelne Glieder solcher Kolonien (das Individuum und sein Stiel) lassen sich durch nichts von der einzelnen *Rhabdostyla* oder *Vorticella* unterscheiden. In solchen kolonialen Formen haben wir es nur mit Kolonien selbständiger Organismen zu tun.

Jedoch in einer Beziehung ergibt sich eine Komplikation und zwar indem die Kolonie an und für sich selbst als ein Organismus höherer Ordnung erscheint im Vergleich zu dem Organismus eines einzelnen Infusors, was bei solchen Formen wie die angezeigten *Epistylis* oder *Carchesium* in bestimmten morphologischen Beziehungen in der Kolonie selbst Ausdruck findet. Einerseits hat die Kolonie einen für die gegebene Art bestimmten Bau (Charakter der Verzweigung der Kolonie). Andererseits sind die Dimensionen der Kolonie für die gegebene Art mehr oder weniger konstant. Diese beiden Eigenschaften beruhen auf dem Entwicklungsprozeß des Stockes, welcher naturgemäß für jede Art spezifisch erscheint (s. FAURÉ-FREMIET 1922 und TREMBLEY 1744 und 1747). Das Wachstum der Kolonien aber ist von einer gewissen Größe, zu welcher die gegebene Kolonie strebt, definiert. Außerdem geschieht das Anwachsen nach einem bestimmten Gesetz, welches mit dem für den Wachstum der Metazoa bekannten Gesetz übereinstimmend ist (ROBERTSON, LOEB und FAURÉ-FREMIET 1922 und 1924). Der Entwicklungszyklus der Kolonie wird durch die Bildung beweglicher Stadien, Schwärmer, welche bei monomorphischen Peritrichen aus allen Individuen der Kolonie sich bilden können, vollendet, oder es kann auch bei gewissen Bedingungen die Encystierung wiederum beliebiger oder aller Individuen der Kolonie vorkommen.

Dem Verfasser dieses Artikels gelang es, diese beiden Prozesse an *Carchesium polypinum*, *Epistylis plicatilis* und *Ep. digitalis* zu beobachten. Das natürliche Resultat des erwähnten ist, daß die Individuen der Kolonie in Hinsicht der Fähigkeit zu vegetativen Prozessen, zur Encystierung und Bildung der Schwärmer alle von gleichem Werte sind.

Sobald auch in Hinsicht der Gestaltung der Geschlechtsindividuen alle Individuen von gleichem Werte sind, so ist im Sinne von DRIESCH die Kolonie solcher Vorticelliden ein äquipotentielles System oder im Sinne von Roux (1905) haben alle Kolonienindividuen

dieselbe Spezifikation, was die Bildung verschiedener erwähnter Stadien anbetrifft.

Es ist zu bemerken, daß die beobachteten Eigentümlichkeiten in der Entwicklung diese Potenzen ausdrücken und daß das Experiment in freier Natur für ihre Definition genügt (folglich können in der Natur prospektive Potenzen mit der prospektiven Bedeutung zusammenfallen).

In der Gruppe der dimorphischen kolonialen Peritricha gibt es Individuen, welche morphologisch den Individuen der vorhergehenden Gruppe ähnlich sind, doch erreichen sie die Fähigkeit zur Bildung von Schwärmen oder Cysten nur nach bestimmten Veränderungen, die hauptsächlich im Wachstum dieser Individuen bestehen. Dabei ist es als Regel anzunehmen, daß nicht alle Individuen Schwärmer abgeben, sondern nur ein unbedeutender Teil derselben. Da der Schwärmer-Stammhalter der Kolonie ein großes und einigermaßen spezialisiertes Individuum ist, dürfen wir denselben nicht als ein gleichwertiges Gebilde mit den Schwärmen der monomorphischen und einzellebenden Vorticelliden betrachten. Mein Zweck ist zu zeigen, daß dieser Unterschied einerseits in großem Maße graduell ist, andererseits, daß im Zusammenhang mit einer solchen Eigenschaft die Kolonie im großen ganzen eine bedeutend selbständigere Individualität höhere Ordnung vorstellt und in weit größerem Grade als im vorhergehenden Falle die Individualitäten der einzelnen Komponenten der Kolonie überwältigt.

Es wäre interessant festzustellen — in Verbindung mit der oben-angezeigten Fähigkeit nur eines Teils der Kolonieindividuen reproduktive Individuen-Macrozoiden zu erzeugen, ob eine Differenzierung in somatische und generative Individuen in den Grenzen der Kolonie vorhanden sei und wie weit diese Differenzierung vorgegangen sei. Inwiefern sie durch den Entwicklungsprozeß der Kolonie definiert wird, ob in der Kolonienentwicklung der Prozeß der Produktion der Mannigfaltigkeit existiert, wie in Hinsicht der Spezifikation (der prospektiven Potenzen), so auch im Sinne der tatsächlichen Produktion der Mannigfaltigkeit (im Sinne prospektiver Bedeutungen), inwiefern die ersten mit den zweiten übereinstimmen, wie es in dem Kreise der monomorphischen Vorticelliden beobachtet wurde.

Allgemein gesprochen trägt die Kolonie der dimorphischen Peritricha in sich alle Züge der monomorphischen Kolonien: einen bestimmten Charakter des Verzweigungstypus für die gegebene Art, einen bestimmten Entwicklungsgang und schließlich eine bestimmte Dimension der Kolonie und noch einige mit der Verteilung der Funk-

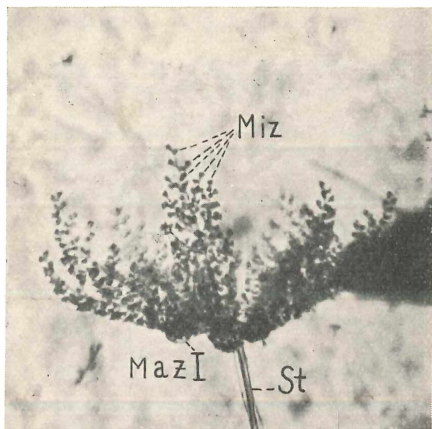
tionen und mit dem daraus entstehenden Dimorphismus verbundenen Züge. Dazu kommt noch die bei den (sowohl dimorphischen wie auch monomorphischen) Vertretern der Gattung *Zoothamnium* beobachtete Verbindung zwischen einzelnen Individuen mit Hilfe von Stiefäden (deren Teko- und Kinoplasma).

Die vorliegende Untersuchung hat unter anderem die Aufgabe Merkmale der Ähnlichkeit und des Unterschiedes zwischen der Stockbildung bei dem Untersuchungsobjekt *Zoothamn. arbuscula* und der ihm in systematischer Hinsicht nahen Formen festzusetzen. Andererseits bietet die Stockbildungserscheinung von *Zoothamn. arbuscula* unter den Erscheinungen der Kolonienbildung bei Tieren überhaupt Interesse. Es muß darauf hingewiesen werden, daß der Dimorphismus in den Vorticellidenkolonien nicht durch die angeführten Beispiele erschöpft wird. Im Jahre 1920 wurde von Prof. V. DOGIEL zusammen mit dem Verfasser dieser Arbeit eine neue Vorticellide von den Kiemenblättern der Landisopode *Porcellio* beschrieben (DOGIEL und FURSSENKO, 1920). Außer einer Reihe mit Kommensalismusbedingungen verbundener Eigenheiten wurde bei diesem Infusor, *Ballodora dimorpha* benannt, auch Dimorphismus in den Grenzen der Kolonie entdeckt. *Ballodora dimorpha* bildet kleine Kolonien auf den Kiemen von *Porcellio* und diese Kolonien bestehen aus zweierlei Individuen, größeren indifferenten sessilen Individuen und kleineren, welche Schwärmer abgeben. Kleine Individuen sind das Resultat einer oder zweier Teilungen der großen Individuen. Allgemein gesprochen, was die Größe der Schwärmer und der indifferenten Individuen anbetrifft, haben wir ein Bild, das dem bei *Zoothamnium* und *Systylis* beobachteten entgegengesetzt ist. Dem Anschein nach treten die kleinen Schwärmer in diesem Falle auf als Anpassungsmittel zu den Lebensbedingungen, — der Notwendigkeit in schmalen Wasserräumen zwischen den Kiemenblättchen schwimmen zu müssen. Darauf weist die flache Form der *Ballodora* hin, sowohl des Schwärmers, wie auch der sitzenden Stadien. In dieser Hinsicht erinnert sie an *Lagenophrys*, welche bekanntlich als kommensales Infusor hauptsächlich auf den Kiemenblättchen der Wassercrustaceen vorkommt.

Die Hauptzweige der Kolonie von *Zoothamn. arbuscula*.

Ihrem allgemeinen Ansehen [nach (s. Textfig. 2) erinnert eine Kolonie von *Zoothamn. arbuscula* von der Seite gesehen an eine kleine Palme, deren Stamm den Hauptstiel der Kolonie vorstellt. Von oben oder von unten gesehen, erinnert diese Palme an einen

neunstrahligen Stern, dessen neun Strahlen die neun großen Äste der Kolonie sind. Die Anzahl der Äste ist konstant (s. FURSENKO 1922, 1924 und WESENBERG-LUND 1925). Die Unveränderlichkeit dieser Anzahl der großen Äste, welche man als Hauptzweige bezeichnen kann („main branches“ von WESENBERG-LUND) wurde an einer bedeutenden Anzahl von Kolonien (über 2000) geprüft, ohne eine Abweichung festzustellen. In den Fällen, wenn die Ästeanzahl kleiner war, konnte man bei ausführlichem Studium der gegebenen Kolonie ohne Mühe feststellen, daß diese oder jene Äste abgebrochen oder infolge des Unterganges einiger Stammhalter unentwickelt waren. Die Sache ist anders mit den Conjugationskolonien, hier trifft man die neun Hauptzweige beinahe niemals vor. Am öftesten kommen Kolonien mit zehn Hauptzweigen vor, seltener trifft man neun oder elf Zweige. Die Analyse der Verzweigung des Conjugationsstockes wird unten besprochen werden (S. 478), jetzt wollen wir uns mit der



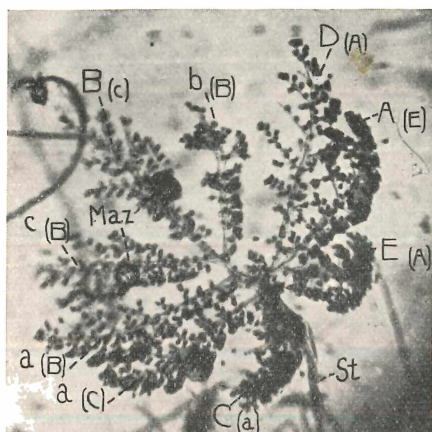
Textfig. 2. Allgemeine Ansicht der Kolonie von *Zoothamnium arbuscula* von der Seite betrachtet. Macrozoiden 1. Ordnung sind zu sehen (Maz) St. = Stiel. Miz = Microzoiden. ZEISS-Phoku. A***. Verkl. $\frac{2}{3}$.

Analyse des Baues der vegetativen Kolonie begnügen, um so mehr, da die Conjugationskolonien als das Resultat der Veränderung letzterer angesehen werden dürfen (vgl. Textfig. 3).

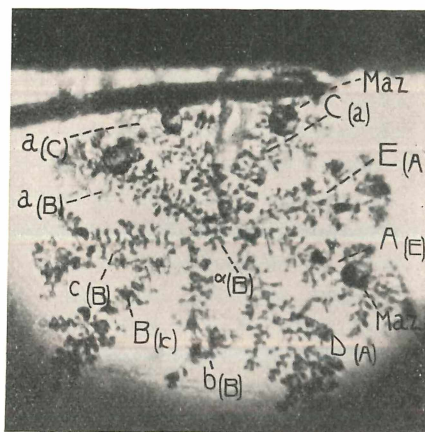
Die Angaben früherer Autoren (EHRENBERG 1838, S. KENT 1880—81) zeigen uns, daß die Hauptzweige der Kolonie von *Zoothamn. arbuscula* aus einem Punkte am Ende des Hauptstämmchens hervorkommen. In diesem Falle erscheint die Kolonie als eine radialsymmetrische, neunstrahlige. Trotzdem WESENBERG-LUND die Verteilung der Hauptzweige bei *Zoothamn. arbuscula* richtig beschreibt, sagt er beständig, daß sie aus einem und demselben Punkte entstehen und gibt damit der Verzweigung eine unrichtige Bewertung. Der Bau der Kolonie von *Zoothamn. arbuscula*, welcher auf den ersten Blick an einen radialsymmetrischen erinnert, kann ohne Mühe auf einen, für die Vorticelliden allgemeinen dichotomischen

Verzweigungstypus zurückgeführt werden; und zwar kann die Dichotomie bei einer Reihe der Familienvertreter auf eine regelmäßige oder im gegebenen Falle ungleichmäßige Weise sich entwickeln. („Type dichotomique régulier“ und „type dichotomique inégal“ FAURÉ-FREMIET 1922.)

Die ungleichmäßige Dichotomie bei den Vorticelliden kann in verschiedenen Verzweigungsformen ausgedrückt werden und wird durch ungleich lange Stiele zweier Schwesterindividuen charakterisiert. Wenn ein in gerader Richtung gehender Achsenstiel der Kolonie



A



B

Textfig. 3. Allgemeine Ansicht zweier Kolonien von *Zoothamnium arbuscula*, von oben (A) und von unten (B) betrachtet (dextiotrope Kolonien). Macrozoiden (Maz) der zweiten (oder höheren) Ordnung. Einzelne Zweige der Kolonie sind mit entsprechenden Buchstaben bezeichnet (s. Text). ZEISS-Phoku. A***. Verkl. $\frac{2}{3}$.

vorhanden ist und von ihm Seitenzweige (I-Ordnung) rechts und links, der Reihe nach, abgehen, darf man von einem alternativen Verzweigungstypus reden. Seinem Äußern nach erinnert ein solcher Verzweigungstypus an eine monopodiale Verzweigung bei den Hydroiden. Jedoch darf man sie für keine solche halten, sobald wir es in unserem Falle mit Stielbildung zu tun haben, obwohl ungleichmäßiger, doch auf Kosten zweier Individuen vollständig formierter, sich voneinander nur potential in Hinsicht der Stielsekretion sich unterscheidender Individuen. Diese zwei, der Verzweigung Anfang gebenden Individuen sind das Resultat der Teilung am Endpunkt der Zweige angebracht. Auf dem Hydrocaulus des Stammpolypen bei den Hydroiden bildet sich eine einem Polypen, ferner seinen

Hydrocaulus und endlich einen Seitenzweig erzeugende Knospe. Oder es wird bei den Hydroiden, zusammen mit dem Endwachstum, die Absonderung von der Endknospe eines oder zweier Sprossen, aus denen die Polypen entstehen — beobachtet. Dichotomie kommt überhaupt bei den Hydroiden nicht vor, während bei den Vorticelliden alle Verzweigungstypen die Veränderungen einfacher, regelmäßiger Dichotomie sind (s. ausführlicher bei FAURÉ-FREMIET 1922 bis 1925 und bei KÜHN 1914). Eine alternative Verzweigung ist *Zoothamn. alternans* und *Zoothamn. Cienkowski* eigen (s. CLAPARÈDE u. LACHMANN 1856 und MÖBIUS 1888 und auch FAURÉ-FREMIET 1922). Wenn wir uns jetzt zu dem Schema dieses Verzweigungstypus zuwenden (Textfig. 4), so sehen wir folgendes: Wir haben einen Achsenstiel der Kolonie (A), welcher als unmittelbare Fort-

Textfig. 4. Verzweigungsschema der Kolonie von *Zoothamnium alternans* oder *Zooth. Cienkowski*.

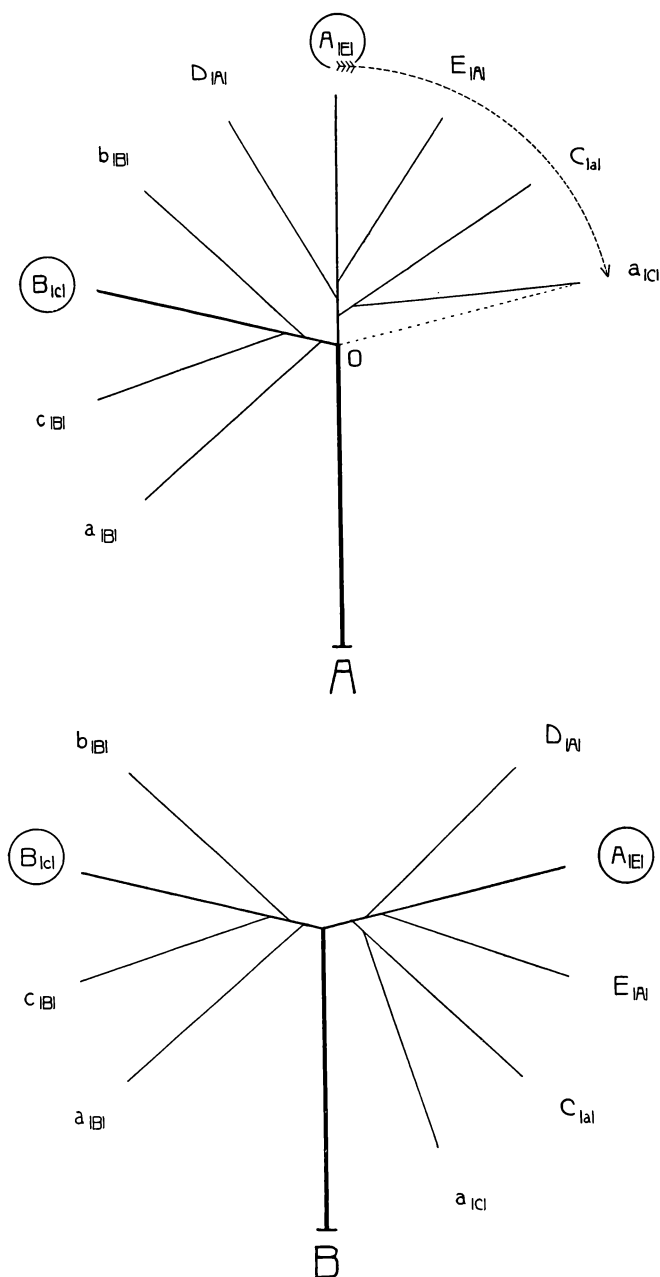
setzung des Hauptstämmchens der Kolonie auftritt (St.). Von diesem Achsenstiel gehen alternativ die Zweige erster Ordnung ab (B, C, D, E); auf jedem dieser Zweige können wiederum Zweige zweiter Ordnung (a, b, c, d, e) sitzen. Die ersten und die zweiten nehmen an Dimension ab in der Richtung von dem proximalen zu dem distalen Ende. Die ganze Kolonie liegt in einer Ebene (bei *Zoothamn. Cienkowski* verteilt sie sich auf etwas gewölbter Oberfläche).

Um den Bau der Kolonie von *Zoothamn. arbuscula* zu verstehen, muß man voraussetzen, daß der Verzweigungstypus von *Zoothamn. Cienkowski* einigen Veränderungen unterworfen ist. Bei *Zoothamn.*

arbuscula liegt die Kolonie nicht in einer Ebene und deshalb müssen wir diese Eigenheit beseitigen und die Kolonie in einer Ebene gelegen uns denken, so daß ein Hauptzweig zur Fortsetzung des Kolonialhauptstämmchens wird. Da es nicht bequem ist, den Hauptzweig willkürlich zu nehmen, so wählen wir den Zweig, welcher am meisten an den Achsenzweigen von *Zoothamn. Cienkowski* erinnert, den mächtigsten, was die Dicke und die Länge anbetrifft, und den, der mit der meisten Quantität Äste erster Ordnung versehen ist. Sobald diese Äste erster Ordnung auf sich Äste zweiter Ordnung tragen, welche teils auch Hauptzweige sind, so ist es bequem, sie so zu verteilen, daß die Verminderung der Anzahl der Hauptzweige für jeden Zweig erster Ordnung so allmählich wie möglich vor sich geht. (In diesem Falle gehen von dem Zweige erster Ordnung $B_{(c)}$ die Zweige $a_{(B)}$, $b_{(B)}$ und $c_{(B)}$ und von $C_{(a)}$ — $a_{(C)}$ ab, die übrigen ergeben bloß kleine Ästchen.) Wie man sich aus der Zeichnung leicht überzeugen kann (Textfig. 5), gibt es nur einen solchen Zweig $A_{(E)}$. Wenn wir für den Achsenzweig den Zweig $B_{(A)}$ nehmen, so bemerkt man leicht, daß letzterer auch vier Zweige erster Ordnung trägt, aber eine solche Verteilung ist nicht regelmäßig und gibt außerdem einen scharfen Unterschied zwischen der Anzahl der Hauptzweige in dieser Richtung, was der Bedingung nicht entspricht. (Der erste Zweig erster Ordnung aus fünf Hauptzweigen und die drei übrigen einzeln.) Es ist auch nach den Auffassungen unbequem, welche aus den Angaben der Kolonienentwicklung folgern (s. S. 433 ff.).

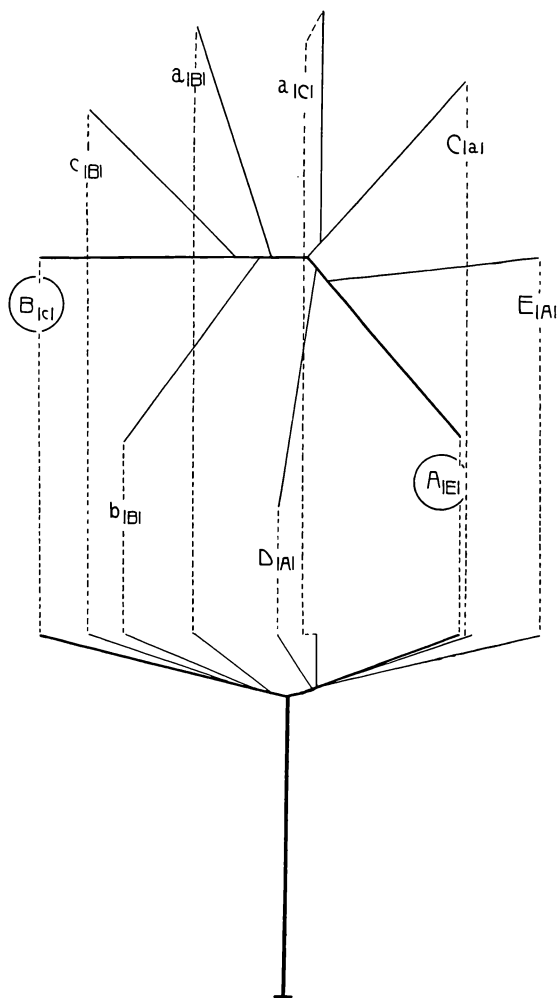
Aus dem Erwähnten ist nicht schwer zu ersehen, daß die Kolonienverzweigung und der auf diese Weise ausgebreitete Stock, sich von der Verzweigung des *Zoothamn. Cienkowski* unterscheidet. Der Verzweigungstypus bleibt alternativ, aber die Länge der Zweige der ersten und der zweiten Ordnung ist zuweilen gleich, während bei *Zoothamn. Cienkowski* die Ordnung der Zweige ihre Größe bestimmt. Alle neun Zweige sind von annähernd derselben Länge; der Zweig A von dem Abgangspunkte des letzten Hauptzweiges und bis zum Ende tritt als Achsenzweig auf.

Weiter sind $B_{(c)}$, $C_{(a)}$, $D_{(A)}$ und $E_{(A)}$ Zweige erster Ordnung, $a_{(B)}$, $b_{(B)}$, $c_{(B)}$ und $a_{(C)}$ sind Zweige zweiter Ordnung. Um sich die Lage der Äste, welche in Wirklichkeit existiert, vorzustellen, muß man vor allem die Kolonienachse $A_{(E)}$ im Punkte O (s. Textfig. 5) umbiegen; sie wird dann nach der punktierten Linie $a_{(c)}$ O gehen und dementsprechend werden alle, auf dem Achsenzweig sitzenden Zweige übertragen, außer $B_{(c)}$ und seinen Verzweigungen. Die Kolonie bleibt, bei solcher gedachter Konstruktion, noch in der Fläche der Zeichnung.



Textfig. 5. Schemata der in einer Ebene ausgebreiteten Kolonien von *Zoothamnium arbuscula*. Punktierlinien — Hilfslinien (s. Text). Die Kreise weisen auf die Richtung der Kolonienachsen hin [$A_{(E)}$ und $B_{(c)}$].

Ferner muß $B_{(c)}$ um seine Achse herum so gedreht werden, daß alle seine Seitenzweige zweiter Ordnung in der zur Fläche der Zeichnung senkrechten Ebene zu liegen kommen, wobei $a_{(B)}$ die



Textfig. 6. Schema der Kolonie von *Zoothamnium arbuscula* von der Seite und von unten (Punktier-Hilfslinien).

Richtung zu dem Beobachter und $b_{(B)}$ von dem Beobachter einnehmen muß. Analog muß auch der Zweig $A_{(e)}$ um seine Achse gedreht werden, wobei der Zweig $a_{(c)}$ zu dem Beobachter und der Zweig $D_{(a)}$ nach der entgegengesetzten Seite gerichtet werden muß. Die beiden Zweigenflächen, welche aus einer solchen Wendung resultieren, kommen in Wirklichkeit ein jeder nicht vollständig in einer Ebene, sondern auf einem gewissen Teile der sphärischen Oberfläche zu liegen (s. Textfig. 6).

Die Drehung der Kolonienachse einerseits und die Wendung der Zweige um zwei verschiedene Achsen herum ist keine rein abstrakte Konstruktion und erscheint keineswegs als ein Versuch der Errichtung einer phylogenetischen Reihe, sobald diese beiden Prozesse von der Achsenwendung der zwei ersten Teilungen im Prozeß der Kolonienentwicklung bestimmt werden. Sollte die Drehung nicht stattfinden, so würde die ganze Kolonie,

der Kolonie von *Zoothamn. Cienkowski* gleich, in einer einzigen Ebene liegen. Weiterhin werden wir stets Schemen der Kolonien benutzen müssen, welche von Kolonien, die von unten betrachtet, in natürlicher Orientierung der Äste hergestellt sind (s. Textfig. 11—16 und Textfig. 3).

Die für die Kolonien von *Zoothamn. Cienkowski* angenommenen Benennungen bleiben auch für *Zoothamn. arbuscula*, der Zweig A ist der Achsenzweig der Kolonie; die in Klammern, nach einem gegebenen Buchstaben angeführte Bezeichnung weist entweder auf einen zuletzt abgesonderten Hauptzweig (z. B. A_(E)) oder auf das letzte Seitenästlein (in Bezeichnung von dem Hauptzweig) z. B. A₍₁₅₎, A₍₂₎ usw. Zweige erster Ordnung werden auch durch einen großen Buchstaben mit einem entsprechenden kleinen Zeichen bezeichnet, z. B. B_(c), C_(a), Zweige zweiter Ordnung mit einem kleinen, in Alphabetreihenfolge bezeichnet, z. B. a_(B), b_(B) usw. Das Prinzip der Bezeichnung, welches die Möglichkeit gibt, auch die Ordnung jedes beliebigen Astes zu bestimmen, auch an den Seitenzweigen auszuführen, scheint mir nicht unumgänglich zu sein, und für sie ist die Numeration in arabischen Ziffern 1, 2, 3, 4, 5 . . . angenommen, mit Bezeichnung in Klammern, welchem Hauptzweige sie entsprechen.

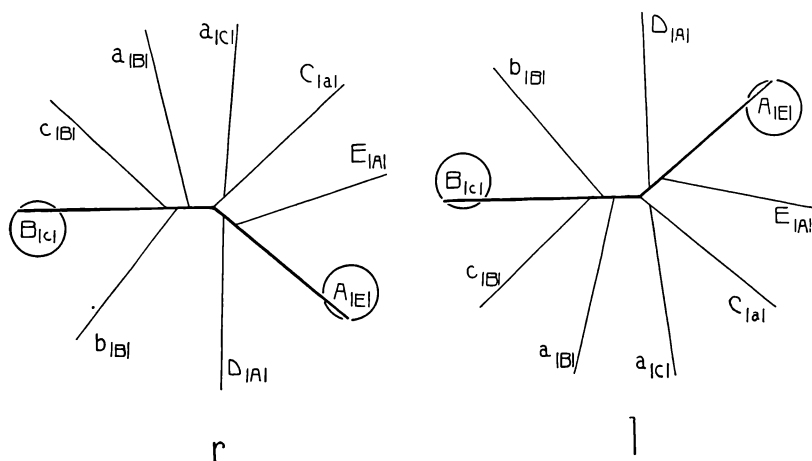
Dextro- und leiotrope Kolonien.

In der Teichpopulation der *Zoothamn. arbuscula* fand ich zweierlei Kolonien. Ihr Unterschied bestand darin, daß bei ähnlicher Orientierung (bei Betrachtung immer von der unteren oder von der oberen Seite) die einen in Hinsicht der Zweigverteilung als ein Spiegelbild der anderen erschienen, d. h. enanthiomorph zueinander sich verhalten. Konventionell wurde von mir für die einen Kolonien die Benennung dextro- und für die anderen leiotrope angenommen. Als Bestimmungskriterium diente die Richtung des Achsenzweiges A_(E) bei der Lage des Astes B_(c) nach links. Wenn der Zweig A_(E) und der ihm entsprechende D_(A) nach unten gerichtet waren und der Zweig C_(a) nach oben, wurden die Kolonien als dextro- bezeichnet. Bei entgegengesetzter Lage der Kolonie wurden sie leiotrope genannt (s. Textfig. 7).

Sie wurden immer von der unteren Seite betrachtet, weil alle Kolonienindividuen, die Micro- wie auch die Macrozoiten auf diese Seite gerichtet sind.

Nebst einer solchen Orientierung der Zweige einer erwachsenen Kolonie gelang es zu zeigen, daß auch die Kolonienentwicklung entweder dextro- oder leiotrop sein kann.

Es wurden 50 Beobachtungen angestellt, um zu bestimmen, in welcher Prozentbeziehung diese oder jene Kolonien in der Teichpopulation vorhanden sind. Da wir 27 dexiotrope und 23 leiotrope Kolonien feststellten, so kommen diese und jene ungefähr in 50 Proz. vor, was auf einen mehr oder weniger zufälligen Charakter dieses oder jenes Verzweigungstypus hinweisen kann. Jedenfalls hängt der Dexio- oder der Leiotropismus nicht von der Schwerkraftwirkung



Textfig. 7. Schemata der dexio- und der leiotropen Kolonien (beide von unten).

resp. von der Orientierung im Raum der Kolonie während deren Entwicklung ab, dies gelang es bei unmittelbarer Beobachtung festzustellen.

Bei weiterer Analyse der Verzweigung wurden zur Bequemlichkeit, wenn es möglich ist, nur dexiotrope Kolonien in Betracht genommen, da sie durch nichts anderes als durch spiegelartige Zweigverteilung sich von den leiotropen unterscheiden.

Seitenästchen und ihre Verteilung auf Hauptzweigen.

Den neun Hauptzweigen der Kolonie entlang gehen durch einen mehr oder weniger gleichen Zwischenraum voneinander getrennte Seitenästchen ab (s. Textfig. 8).

Die Anzahl der Seitenästchen auf einzelnen Hauptzweigen ist nicht gleich, sondern mehr oder weniger einer beständigen Regel unterworfen, und zwar wenn sie sowohl für die Zweige $D_{(A)}$ wie auch für $a_{(B)}$ gleich N ist, so ist sie für die Zweige $A_{(E)}$, $E_{(A)}$, $C_{(a)}$, $a_{(C)}$ und $b_{(B)} = N-1$ und für die Zweige $B_{(c)}$ und $c_{(B)} = N-2$. Dabei

erweist sich auch, daß die Länge der Hauptzweige dementsprechend ungleich ist. Sie ist dort größer, wo mehr Seitenästchen vorhanden sind. Andererseits kann die Kolonie im großen ganzen in eine Kreisperipherie eingeschrieben werden und die Enden der Zweige werden sich genau an sie stemmen — folglich stehen die distalen Enden der Hauptzweige von dem durch den Ort des Hauptstieles bestimmten Koloniezentrum in gleicher Entfernung ab. Die Hauptzweige, welche dem Kolonienzentrum näher entspringen, besitzen eine größere Anzahl von Seitenästchen und dementsprechend eine größere Länge und umgekehrt haben die Zweige, welche in einer größeren Entfernung von dem Zentrum abgehen, eine geringere Länge. Sehr gut sieht man das an den Zweigen $a_{(B)}$ wo N Seitenzweige, ferner bei $b_{(B)}$ wo $N-1$ Seitenzweige und $c_{(B)}$ und $B_{(C)}$ wo $N-2$ Seitenästlein angetroffen werden.

Wenn wir einigermaßen vorausgreifen, so kann man aus der Beschreibung der Kolonienentwicklung (s. S. 433 ff. u. Tabelle VII) ersehen, daß die Stammhalter der einzelnen Hauptzweige sich während verschiedenen Teilungen bilden, d. h. zu verschiedenen Generationen der Kolonienindividuen gehören. So gehören die Stammhalter der Zweige $D_{(A)}$ und $a_{(B)}$ zu der dritten Generation der Individuen (werden als Resultat der dritten Teilung des Macrozoiden-Stammhalters der Kolonie gebildet) $A_{(E)}$, $E_{(A)}$, $C_{(a)}$ und $a_{(C)}$ sowie auch $b_{(B)}$ zu der vierten Generation und endlich $c_{(B)}$ und $B_{(c)}$ zu der fünften. Wäre die Anzahl der Seitenästchen auf verschiedenen Zweigen der Kolonie zu vergleichen, so könnte man sich leicht überzeugen, daß sie in einer umgekehrten Abhängigkeit zu der Generation des Stammhalters des gegebenen Hauptzweiges steht.

Die angeführte Tabelle I illustriert diese Abhängigkeit.

Tabelle I.

Bezeichnung des Hauptzweiges	Generation der Bildung seines Stammhalters	Anzahl der Seitenästchen	Generation u. Anzahl der Seitenästchen
$D_{(A)}$	3	N	$3 + N = N+3$
$A_{(E)}$	4	$N-1$	$4 + (N-1) = N+3$
$E_{(A)}$	4	$N-1$	$4 + (N-1) = N+3$
$C_{(a)}$	4	$N-1$	$4 + (N-1) = N+3$
$a_{(C)}$	4	$N-1$	$4 + (N-1) = N+3$
$a_{(B)}$	3	N	$3 + N = N+3$
$c_{(B)}$	5	$N-2$	$5 + (N-2) = N+3$
$B_{(c)}$	5	$N-2$	$5 + (N-2) = N+3$
$b_{(B)}$	4	$N-1$	$4 + (N-1) = N+3$

Es ist nicht schwer sich zu überzeugen, daß die Summe: die Anzahl der Seitenästchen + die Generation des Stammhalters des gegebenen Hauptzweiges, eine konstante Größe ist, und da die Anzahl der Seitenästchen gleich der Anzahl der Teilungen der Terminalindividuen des Hauptzweiges ist, so kann man annehmen, daß die Terminalindividuen aller Hauptzweige zu einer und derselben Generation gehören, ebenso wie die letzten Seitenästchen dieser Hauptzweige. (Die Generation wird durch die Anzahl der vorhandenen Teilungen von Anbeginn der Kolonienbildung definiert.) Die daraus entstehende Regel kann Ausnahmen in den Grenzen ein und derselben Kolonie haben, die Anzahl kann von dem Mittelwerte in den Grenzen von 1—2 überflüssigen oder fehlenden Ästchen variieren.

Tabelle II.

Nr. der Kolonie	M aus N + 3	Die Abweichungen in der Anzahl der Seitenästlein auf einzelnen Hauptzweigen									Quantität d. Abweichungen auf	
		D (A)	A (E)	E (A)	C (a)	a (C)	a (B)	c (B)	B (c)	b (B)	± 1	± 2
1	6		+ 1						+ 1	+ 1	3	
2	7									+ 1	1	
3	7											
4	7											
5	7											
6	7											
7	7									+ 1	1	
8	7	+ 1/2							- 1	+ 1/2	1	
9	7		+ 1								1	
10	7									+ 1	1	
11	7	+	+ 1			+ 1					3	
12	8		- 1	- 1					- 1		3	
13	15	+ 1					+ 1		+ 1	+ 1	4	
14	16					- 1		- 1			2	
15	17		- 1	+ 1		+ 1			- 1	+ 1	5	
16	18					- 1	- 1	- 1			3	
17	19			- 1		- 1					2	
18	19			+ 1	- 1			+ 1			3	
19	20	- 1		- 1	- 2	- 1					3	1
20	21			+ 1							1	
21	21						?		- 1	?	1	
22	22			+ 1		+ 1		+ 1		?	3	

Die angeführte Tabelle (Tab. II) illustriert das oben Gesagte. Die horizontalen Reihen entsprechen den einzelnen Kolonien, die erste vertikale Reihe gibt die Ordnungsnummern der Kolonien, die zweite die Zahlen der Generationen der Endindividuen, oder was dasselbe ist, die Anzahl der Seitenästchen + die Anzahl der Generationen, welche der Bildung des Hauptzweiges vorausgingen, an. Für den Fall vorhandener Abweichungen sind die Zahlen so

genommen, daß sie als Mittelwerte, mit der Genauigkeit ± 1 aus allen Zweigen der gegebenen Kolonie berechnet sind. In den folgenden neun Kolonnen, welche den neun einzelnen Kolonienzweigen entsprechen sind die Abweichungen in der Richtung des Plus oder Minus von der in der ersten Kolonne gegebenen Größe vermerkt. Die zwei letzten Kolonnen geben die Anzahl der Abweichungen auf ± 1 oder ± 2 für die gegebene Kolonie an; diese Zahlen entsprechen der Anzahl der „überwachsenen“ oder „nicht ausgewachsenen“ Hauptzweige. Die Zahl $\pm \frac{1}{2}$ weist darauf hin, daß der Stammhalter der letzten Seitenästchen sich im Teilungszustande befindet.

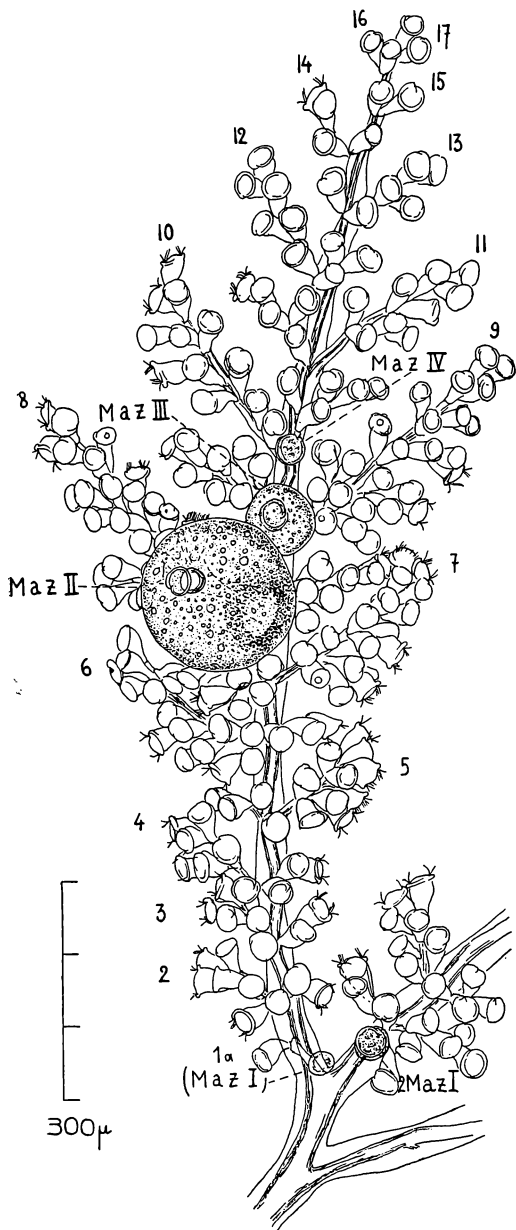
Aus der Tabelle ist einerseits ersichtlich, daß obwohl eine bedeutende Anzahl der Hauptzweige von der Regel abweichen kann, die Abweichung jedoch eine sehr unbedeutende ist (nur in einem Falle — 2). Andererseits, daß größere Kolonien eine größere Menge Abweichungen als die kleineren zeigen, was durch ein Summieren der Abweichungen nach dieser oder jener Richtung hin während der Kolonienentwicklung erklärt werden kann. Außerdem ist aus der Tabelle zu ersehen, daß die Abweichungen an den Zweigen mehr oder weniger zufällig verteilt sind. Die festgestellte Gesetzmäßigkeit, d. h. die Anzahlgleichheit der Generationen der Terminalindividuen, erscheint als Folge des Synchronismus der Teilungen, welche den Seitenästchen ihren Anfang geben. Gewisse Abweichungen verdanken ihre Entstehung den Abweichungen vom Teilungssynchronismus, welche mit dem Wachstum der Kolonie häufiger werden.

Die Entwicklung einzelner Zweige der Kolonie steht in der Korrelation zueinander, was jedoch noch nicht als Hinweisung auf gegenseitige Einwirkung einzelner Teile der Kolonie bei abhängiger Differenzierung dienen kann, oder umgekehrt, es weist auch noch nicht auf unabhängige Entwicklung dieser oder jener in den Stammhaltern der Hauptzweige enthaltenen Fähigkeiten hin (Selbstdifferenzierung) oder schließlich daraufhin, daß die korrelative Entwicklung als Folge der Gleichartigkeit der äußeren Umstände erscheint.

Die allgemeine Anzahl der Seitenästchen wird mit dem Kolonienwachstum größer, doch wurden Kolonien mit einer Anzahl von mehr als 25 Seitenästchen nicht beobachtet (s. Textfig. 16).

Was die Verteilung der Seitenästchen auf den Hauptzweigen anbetrifft, ist sie einiger Beachtung wert, sobald einzelne Hauptzweige sich in dieser Hinsicht voneinander unterscheiden. Im ganzen sind die Seitenästchen alternativ verteilt, das eine nach rechts, das

folgende nach links gerichtet usw. Die Angaben von WESENBERG-LUND (1925) von der gegenständigen Verteilung der Ästchen darf man nicht als richtig betrachten, der Eindruck einer gegenständigen Verteilung entsteht bloß,

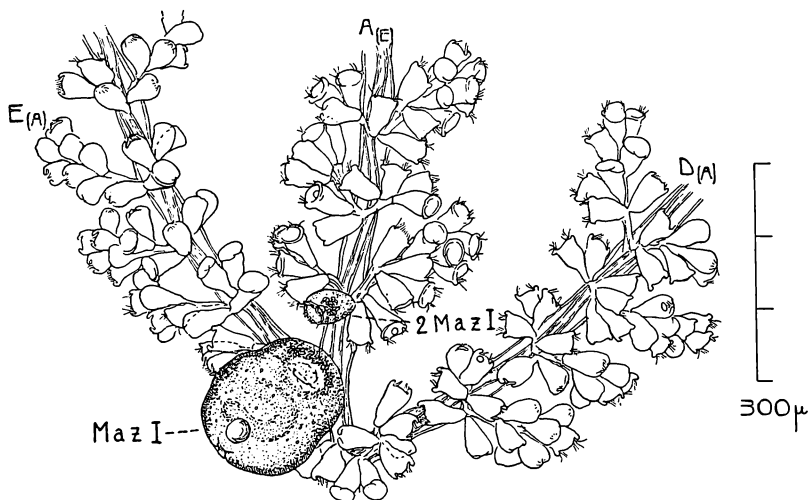


weil das Seitenästchen von sich selbst eine kleine, ihrer eigenen Richtung gerade entgegengesetzte, Abzweigung abgibt (s. näher S. 408 Textfig. 8, 18, 19, 20). Nur die Ästchen, welche auf den Zweigen $A_{(E)}$, $B_{(c)}$ und $C_{(a)}$ sitzen, d. h. auf den Hauptzweigen, von denen nicht nur Seitenästchen, sondern auch Hauptzweige entspringen (von $A_{(E)}$, — $E_{(A)}$ und $D_{(A)}$; von $B_{(c)}$ $c_{(B)}$, $b_{(B)}$ und $a_{(B)}$ und von $C_{(a)}$, — $a_{(c)}$) sind der Regel alternativer Verteilung streng unterworfen.

Textfig. 8. Ansicht von einem der Hauptzweige der Kolonie [$E_{(A)}$ -Zweig] von unten (dextrope Kolonie) Maz II; Maz III; Maz IV = Macrozoid der 2., 3. und 4. Ordnungen; (Maz I) = Abrißstelle des Macrozoiden 1. Ordnung. Arabische Ziffern weisen auf Ordnungsnummern der Seitenzweige hin. 2 Maz I Macrozoiden der 1. Ordnung, 2. Ablösung des Zweiges 1 $A_{(E)}$ ZEISS BB. Comp. Oc. 6. Tubusl. 13,6. Niveau des Arbeitstisches. Zeichenapparat. Verkl. $\frac{1}{2}$.

Es ist zu bemerken, daß das erste Seitenästchen auf diesen 3 Hauptzweigen sich in einer Richtung abzweigt, die derjenigen des vorhergehenden Hauptzweiges entgegengesetzt ist (s. Fig. 9, 11—16).

Außerdem zeichnen sich die 3 angezeigten Äste durch die Eigenartigkeit aus, daß die von ihnen abgehenden ersten Seitenästchen von der Basis des Astes auf eine ungefähr gleiche Entfernung wie das erste Ästchen von dem zweiten abgesondert sind.



Textfig. 9. Die Stelle des Auseinandergehens der Hauptzweige A(E); E(A); D(A) mit Macrozooiden 1. Ordnung, erster und zweiter Ablösung (Maz I und 2 Maz I) (von unten — dextiotrope Kolonie). ZEISS BB Comp. Oc. 6 bei Tubusl. 13,6. Niveau des Arbeitstisches. Zeichenapparat. Verkl. $\frac{1}{2}$.

Die übrigen 6 Kolonienzweige zeichnen sich durch die Eigenheit aus, daß die ersten 3 oder 4 Seitenästchen auf eine und dieselbe Seite abgehen und zwar in der Richtung von dem Hauptzweige ab, welcher für den gegebenen Hauptzweig als Achsenzweig dient, also, wenn der Zweig $a_{(C)}$ links von $C_{(a)}$ liegt, so sind auch die ersten Seitenästchen des Hauptzweiges nach links gerichtet. Diese Beziehungen sind sehr deutlich auch an den Hauptzweigen E(A) und D(A) (Textfig. 8, 9, 11—16) zu sehen, wo der erste Zweig 4 nach links gerichtete Seitenästchen und D(A) dementsprechend auch 4 nach rechts gerichtete Ästchen trägt.

Die Anzahl solcher auf eine Seite abgehender Seitenästchen ist verschieden; für die einen Zweige beträgt sie drei, für die

anderen vier (s. Textfig. 11—16). Zur größten Anschaulichkeit der Lage der Seitenästchen dient folgende Tabelle (Tab. III). Die Buchstaben weisen darauf hin, ob das Seitenästlein nach rechts (r) oder nach links (l) vom Hauptzweige abgeht (s. Textfig. 9, 10—16) bei Betrachtung der Richtung von dem proximalen zu dem distalen Ende des Hauptzweiges. Die Zweige mit regelmäßiger alternativer Verteilung sind mit Fettdruck bezeichnet; die Anzahl der nach der Reihe in einer Richtung gehenden Ästchen ist in der letzten vertikalen Kolonne der Tabelle gegeben. Außerdem sind diese Ästchen mit Fettdruck angemerkt.

Tabelle III.

Seitenäst- chen Haupt- zweige	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	Anzahl der in einer Richtung gehenden Zweige
D _(A)	r	r	r	r	l	r	l	r	l	r	4
A _(E)	r	l	r	l	r	l	r	l	r	l	—
E _(A)	l	l	l	l	r	l	r	l	r	l	4
C _(a)	r	l	r	l	r	l	r	l	r	l	—
a _(C)	l	l	l	r	l	r	l	r	l	r	3
a _(B)	r	r	r	l	r	l	r	l	r	l	3
c _(B)	r	r	r	r	l	r	l	r	l	r	4
B _(e)	l	r	l	r	l	r	l	r	l	r	—
b _(B)	l	l	l	l	r	l	r	l	r	l	4

Die Zweige D_(A), E_(A), a_(C), a_(B), c_(B) und b_(B) unterscheiden sich noch von den Zweigen A_(E), C_(a) und B_(e) durch den Umstand, daß die ersten Seitenästchen sehr nahe von der Basis des Hauptzweiges abgehen. Die Entfernung von der Basis des Hauptzweiges bis zu dem Abzweigungsort des Seitenästchens ist kleiner als die Entfernung von dem ersten Seitenästchen bis zu dem zweiten (s. Textfigur 8, 9, 11—16, 20). Es ist aus der Analyse der Kolonienentwicklung ersichtlich, daß nach der Abteilung von den gegebenen Achsenzweigestammhaltern, der Stammhalter der entsprechenden Abzweigung vor dem Beginn der Bildung der Haupt- oder Seitenzweigestammhalter ein Individuum mit einer geringen prospektiven Bedeutung im Sinne der Astbildung und der nachfolgenden Teilungen, abgibt. Dieses Individuum bildet ein kleines abortives Ästchen, welches an dem Abzweigungsort sitzt (s. S. 440 u. Textfig. 8, 9, 20, 24—34). Augenscheinlich stellen die ersten Seitenästchen der erwähnten Hauptzweige auch abortive Ästchen dar, aber kraft der unbedeutenden Größe der nachfolgenden Ästchen, fallen sie nicht so scharf ins Auge.

Als allgemeine Regel der Bildung sowohl der Hauptzweige, wie auch ihrer Seitenzweige erscheint: Der allgemeine Stammhalter

des Hauptzweiges (oder einer Gruppe der Hauptzweige) sondert vor dem Beginn der Stammhalterbildung der weiteren Seiten- (resp. Haupt-)zweige ein Individuum ab, welches von geringer prospektiver Bedeutung ist und ein kleines Ästchen in dem Verzweigungspunkte bildet.

Der Bequemlichkeit halber sind keine besonderen Benennungen für diese Seitenästchen eingeführt worden. In Übereinstimmung mit den Bezeichnungen anderer abortives Ästchen durch den Buchstaben α darf dieser Buchstabe ergänzungsweise beim Bezeichnen des entsprechenden Ästchens geschrieben werden.

Überhaupt hat es keinen besonderen Sinn, für Seitenästchen eine detaillierte Nomenklatur, wie sie für Hauptzweige gebraucht wird und eine bestimmte Ordnung des Zweiges angibt, einzuführen. A — Achsenzweig, weiter Anfangsbuchstaben B, C, D — für Zweige erster Ordnung und kleine Buchstaben a, b, c — für Zweige zweiter Ordnung oder für entsprechende Stammhalter dieser Zweige. Für die Seitenästchen aller Äste wird die Bezeichnung vereinfacht und zu einfacher Hindeutung der Lage des Zweiges auf dem gegebenen Hauptzweige, mit Hilfe arabischer Ziffern zusammengezogen, z. B. $1_{(A)}$ oder $1 [A_{(E)}]$ ist der erste Zweig des Hauptzweiges A [= $A_{(E)}$] oder $1 \alpha [a_{(C)}] = \alpha [a_{(C)}]$ das erste (abortive) Ästchen des Hauptzweiges $a_{(C)}$ usw. Die Ordnung des Seitenästchens erkennt man, wenn man die Ordnung des Hauptzweiges, welcher es trägt, kennt. Wenn z. B. letzterer als Zweig zweiter Ordnung auftritt, so sind alle seine Seitenästchen — Ästchen dritter Ordnung usw. Die Ordnung des gegebenen Seitenästchens oder Hauptzweiges bei *Zooth. arbuscula* bestimmt nicht die Größe dieses Zweiges (s. S. 390—393).

Hier ist zu bemerken, daß überhaupt ein einzelner Hauptzweig der Kolonie von *Zoothamn. arbuscula* in hohem Grade an eine ganze Kolonie von *Zoothamn. Cienkowski* erinnert. Im ganzen ist jeder Hauptzweig vollständig den anderen Hauptzweigen ähnlich mit Ausnahme der Abweichungen, welche oben erwähnt wurden (s. S. 399).

Anzahl von Microzoiden auf Seitenästchen der Hauptzweige und relative Dimensionen der Seitenästchen.

Um die quantitativen Verhältnisse der Seitenästchen sich klar zu legen, die Anzahl der von ihnen getragenen Microzoiden, ferner die Entwicklung der Seitenästchen der Kolonie von *Zoothamn. arbuscula* zu bestimmen, kann man die Analyse jedes beliebigen Hauptzweiges der Kolonie benutzen, weil er alle Entwicklungsstadien

der Seitenästchen trägt, am distalen Ende die jüngsten und am proximalen die ältesten.

Bevor wir zur Untersuchung der relativen Dimensionen der Seitenästchen übergehen, müssen wir bemerken, daß ein jedes Seitenästchen aus 2 Teilen besteht. Unmittelbar nach dem Abtrennungspunkte vom Hauptaste spaltet es sich in 2 Zweige, einen größeren und einen kleineren: die Lage des ersteren bestimmt die Richtung des ganzen Seitenästchens (s. Textfig. 10, 18, 19, 20). Die zweite Abzweigung ist nach der entgegengesetzten Seite gerichtet und erweckt in Verbindung mit der ersteren zuweilen den Eindruck einer gegenständigen und keiner alternativen Verteilung der Seitenästchen.

Darauf sich stützend schreibt WESENBERG-LUND (1925) irrtümlich der *Zoothamn. arbuscula* gleichzeitig die alternative wie auch die gegenständige Verteilung der Seitenästchen zu.

Das erste, was bei Betrachtung der Kolonie von *Zoothamn. arbuscula* ins Auge fällt, ist die Ungleichwertigkeit der Dimensionen der Seitenästchen und dementsprechend die Ungleichheit der Quantität auf ihnen sitzender Microzoiden, die einer bestimmten Regel unterworfen sind.

Die Länge der Seitenästchen nimmt in der Richtung von der Mitte aus zum distalen wie auch zum proximalen Ende des Hauptzweiges ab (s. Textfig. 8).

Diese Verhältnisse sind am schärfsten an alten Kolonien ausgedrückt und dürfen an sehr jungen fehlen, wo man bloß die Abnahme der Anzahl und der Dimension der Seitenästchen von der Basis zu dem distalen Hauptzweigende feststellen kann. Dieses Verhältnis ist aus der angeführten Zahlentabelle (Tab. IV) anschaulich zu ersehen. Sie wurde folgendermaßen zusammengestellt; es wurde eine gewisse Anzahl der Hauptzweige mit einer bestimmten Quantität Seitenästchen genommen und zwar 15 Zweige mit 4 Seitenästchen, 10 mit 12 und 15 mit 16. Jeder Hauptzweig wurde genau durchgerechnet — die Anzahl der auf jedem seiner Seitenästchen befindlichen Microzoiden wurde bestimmt. Die Zahlen der Quantität der Microzoiden auf den Seitenästchen von ein und derselben Ordnungsnummer und von derselben Größe der Hauptzweige (respektive mit gleicher Quantität von Seitenästchen) bilden eine Variationsreihe. So z. B. bilden allen zehnten Seitenästchen der Hauptzweige mit 12 Seitenästchen eine Reihe, ferner alle zehnten der Hauptzweige mit 16 Seitenästchen eine andere Reihe usw.

Auf diese Weise entstanden einige Mittelwerte für die Anzahl der Microzoiden auf dem Seitenästchen der gegebenen Ordnungs-

Tabelle IV.

Anzahl der Seiten- ästchen	Die Anzahl der Microzoiden auf den Seitenästchen der gegebenen Ordnungsnummer (als Mittelwerte)						
	1	2	3	4	5	6	7
4	3,87 ± 0,31	2,40 ± 0,62	2,00 ± 0	1,20 ± 0,38			
12	8,40 ± 1,09	9,00 ± 0,89	9,00 ± 0,78	10,50 ± 1,14	10,80 ± 1,67	12,30 ± 1,14	10,98 ± 1,28
15	9,43 ± 0,99	9,22 ± 0,76	10,52 ± 0,99	12,22 ± 1,26	13,28 ± 1,04	20,00 ± 1,33	22,60 ± 1,63

8	9	10	11	12	13	14	15	16
8,10 ± 1,04	6,40 ± 0,49	3,70 ± 0,24	2,20 ± 0,10	1,10 ± 0,21				
26,79 ± 1,76	21,64 ± 1,02	17,81 ± 1,15	11,36 ± 1,11	7,40 ± 0,78	5,47 ± 0,44	3,58 ± 0,28	2,13 ± 0,44	1,13 ± 0,31

nummer und der gegebenen Größe des Hauptzweiges, indem diese Mittelwerte in horizontaler Richtung nach ihrer Ordnungsnummer und in vertikaler nach den Hauptzweigen bestimmter Größen gelegen sind, geben sie in horizontalen Linien die Anzahl der Microzoiden auf den einzelnen Seitenästchen eines gewissen ideellen Hauptzweiges an.

Außer den Mittelwerten sind in der Tabelle Fehler der Mittelwerte angezeigt. Die Ästchen mit der maximalen Anzahl der Microzoiden sind mit Fettdruck angemerkt.

Ungeachtet bedeutender Variationen ist aus der Tabelle zu ersehen, daß der Vergrößerung des Hauptzweiges gemäß die an Microzoiden reichsten Seitenästchen anscheinend zu der Kolonienperipherie abrücken (d. h. zu den distalen Enden der Hauptzweige). Während bei den mit 4 Seitenästchen versehenen Hauptzweigen das Maximum der Microzoiden auf das erste Seitenästchen fällt, hat der Hauptzweig mit 12 Seitenästchen das Maximum auf dem sechsten Seitenästchen und der Hauptzweig mit 16 Seitenästchen auf dem achten Seitenästchen. Solche Quantitätsverhältnisse können durch zwei parallelgehende Prozesse erklärt werden: erstens durch progressive Vergrößerung der Individuenanzahl auf den Seitenästchen in der Richtung vom distalen zu dem proximalen Ende, diese Vergrößerung tritt infolge des Alters der Seitenästchen in derselben

Richtung auf; zweitens darf vorausgesetzt werden, daß die gegenseitige Unterdrückung der Seitenästchen und der Nachbarshauptzweige die Entwicklung der am nächsten zu dem proximalen Ende des Hauptzweiges gelegenen Ästchen aufhält.

Als einen anschaulichen Vergleich könnte man in Freiheitsbedingungen aufgewachsene und die Gestalt regelmäßiger Kegel besitzende Tannen anführen und solche, die im Walde aufgewachsen sind und deren unteren Zweige gedrückt, die mittleren aber erweitert erscheinen. Letzterer Fall mag in einem gewissen Grade das Bild der Seitenästchenverteilung der *Zoothamn. arbuscula* illustrieren.

Möglich ist es, daß die einseitige Unterdrückung der Seitenästchen durch die axialen Hauptzweige [$A_{(E)}$, $B_{(C)}$ und $C_{(A)}$] die obenbeschriebene Unterbrechung in der alternativen Verteilung der Seitenästchen auf den Hauptzweigen $D_{(A)}$, $E_{(A)}$, $a_{(C)}$, $a_{(B)}$, $c_{(B)}$ und $b_{(B)}$ erklärt. Tatsächlich sind die ersten Seitenästchen dieser Hauptzweige immer von dem entsprechenden axialen Hauptzweige ab gerichtet.

Die Tatsache, daß die Zone relativer maximaler Anzahl in basifugaler Richtung versetzt wird, erscheint als ein merkwürdiges Resultat, sobald infolge dieser Verrückung auch die sukzessive Entwicklung der Macrozoiden in derselben basifugalen Richtung vor sich geht, wovon in den nächsten Paragraphen die Rede sein wird.

Seitenästchenentwicklung im Zusammenhang mit der Bildung der Individuen, Stammhalter der Macrozoiden.

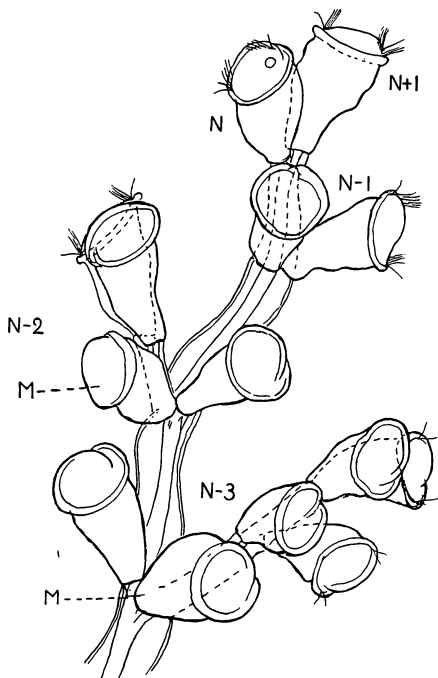
Wie in dem vorhergehenden Paragraph erwähnt wurde, entspricht die Reihe der Seitenästchen von dem distalen Ende des Hauptzweiges zu dem proximalen Ende — einer Reihe der Entwicklungsstadien eines Seitenästchens, was verständlich ist, sobald das Alter der Seitenästchen in derselben Richtung zunimmt.

Um die Kombination der Individuen- und Verzweigungsverteilung, welche in den Grenzen der Kolonie mehrfach wiederholt wird, zu untersuchen, genügt es den Bau des Hauptzweigendes zu analysieren.

Untersucht man einen beliebigen Haupt- oder Seitenzweig der *Zoothamn. arbuscula* von dem distalen zu dem proximalen Ende, so wird in den Hauptzügen sowohl die Individuenverteilung wie auch das allmähliche Zunehmen der entsprechenden Abzweigungsanzahl mehr oder weniger ähnlich sein, unabhängig davon, ob wir es mit dem Ende des Haupt- oder Seitenzweiges zu tun haben. Der

Unterschied besteht hauptsächlich darin, daß einzelne Abzweigungen den Hauptzweigen entlang voneinander durch bedeutend größere Zwischenräume „Internodien“ als die den Seitenzweigen entlang abgesondert sind.

Die Dicke der Hauptzweige übertrifft bedeutend die Dicke der Seitenästchen. Überhaupt sind die Individuen an den Enden der Seitenästchen bedeutend mehr angehäuft als an den Enden der Hauptzweige. Bildlich gesprochen könnten wir die Hauptzweigenden geometrisch untereinander „gleich“ setzen wie auch die Seitenzweigenden untereinander; im Gegenteil würde das Seitenästchen geometrisch dem Ende des Hauptzweiges bloß „ähnlich“ sein. Noch ein Unterschiedsmerkmal der Hauptzweige von den Seitenästchen ist die Unterbrechung der alternativen Verteilung ihrer kleinen Abzweigungen in den Grenzen der letzteren; sie können nämlich mehr oder weniger nach einer Seite gerichtet sein. Dennoch sei es erlaubt, den Ausdruck „Ähnlichkeit“ zur Bezeichnung der sich wiederholenden Zahlengruppierungen an diesen oder jenen Kolonienzweigen zu gebrauchen. Um den Bericht zu erleichtern, muß die Frage der Bezeichnungen bestimmt werden. Für das Terminal-



Textfig. 10. Distaler Teil des Hauptzweiges der Kolonie mit den letzten vier Seitenästchen (N; N—1; N—2; N—3). N+1, —. Das Terminal-individuum des Hauptzweiges. M = Nodular-individuen, d. h. die möglicherweise Stammhalter der Macrozoiden. ZEISS DD. Comp. Oc. 6. Tubusl. 13,6. Niveau des Arbeitstisches. Zeichenapparat. Verkl. $\frac{1}{2}$.

individuum, den Stammhalter des Hauptzweiges, nehmen wir als Symbol N + 1 an, indem N der allgemeinen Anzahl der Seitenästchen des Hauptzweiges entspricht; das erste Seitenästchen von dem distalen Ende ab wird also mit N, das zweite mit N — 1, das dritte mit N — 2 usw. bezeichnet.

Für das Terminalindividuum des Seitenästchens kann man das Symbol $n + 1$ gebrauchen, in dem n — die Anzahl der Abzweigungen des Seitenästchens vorstellt, für die aufeinanderfolgenden Abzweigungen des Seitenästchens: n , $n - 1$, $n - 2$ usw., in voller Übereinstimmung mit den angeführten Bezeichnungen für die Hauptzweige mit ihren Seitenästchen.

Wie früher bemerkt wurde, sitzt am Ende des Hauptzweiges ein einzelnes Individuum, welches seine Länge mittels Sekretion des Stiels und Bildung des Stiefadens vergrößert und welches von sich Stammhalter der Seitenästchen abteilt. — Im Vergleich zu den anderen Individuen des Hauptzweigendes ist das Terminalindividuum größer, was insbesondere an jungen Kolonien scharf ins Auge fällt. An den großen Kolonien kann dieses Individuum allen übrigen Individuen vollständig gleich sein.

Diese Eigenschaft wurde schon von TREMBLEY (1747) und von WESENBERG-LUND (1925) angedeutet. Nach dem Terminalindividuum in der Richtung zu der Basis des Stieles (nach links und nach unten Textfig. 10) liegt der Stammhalter des in diesem Moment letzten Seitenästchens — N , weiter nach rechts geht das Seitenästchen $N - 1$ ab, in diesem Moment aus 2 Individuen, sodann $N - 2$ aus 4 und $N - 3$ aus 6 Individuen bestehend.

Dergleichen Zahlenverhältnisse sind in großem Maße für die Enden der Hauptzweige konstant, was nicht schwer aus den Mittelwerten der obenangeführten Tabelle zu ersehen ist (Tab. IV), wenn man sie von rechts nach links liest. Einigermassen verschieden sind junge Kolonien, bei welchen das Anwachsen der Individuenanzahl auf den letzten Seitenästchen ein wenig langsamer vor sich geht (erste Reihe der Tabelle, wo $N = 4$).

Diese Beständigkeit in den Zahlenverhältnissen kann dadurch erklärt werden, daß, sobald das Terminalindividuum des Hauptzweiges bei einer Teilung den Stammhalter eines neuen Seitenästchens ergibt, eine Reihe von Individuen die auf tiefer liegenden Seitenästchen sich befinden, auch Teilungen unterliegt, und zwar zu einer dem Moment der Teilung der Terminalindividuums nähergerückten Zeit.

Aus der angeführten Abbildung ist es nicht schwer, sich zu überzeugen, daß Seitenabzweigungen gebende Individuen in ähnlicher Weise sich verteilen; es besteht nämlich der größte Teil des Ästchens $N - 3$ aus 4 Individuen — einem Terminalindividuum $n + 1$, weiter noch aus 1 Individuum n , und noch 2 Individuen $n - 2$.

Also erweist sich die Verteilung der Individuen auf den Enden der Hauptzweige der Verteilung der Individuen auf dem Seitenästchen ähnlich. In einem ebensolchen Ähnlichkeitsverhältnis steht die Gesamtheit der Individuen $N+1$ und N zu der Gesamtheit $n+1$ und n . Überhaupt werden dergleichen Gruppierungen verschiedener Art vielfach in den Grenzen der Kolonienverzweigungen wiederholt und weisen auf ein allgemeines Prinzip der Kolonienverzweigung hin. Im allgemeinen wird die Vermehrungsschnelligkeit des Seitenästchenstammhalters im Vergleich zu der des Hauptzweigstammhalters verzögert, und je weiter das Seitenästchen von dem Ende des Hauptzweiges absteht, desto schärfer bemerkbar ist die Verzögerung.

Die Verzögerung der Vermehrungsschnelligkeit wird in dem Widerspruch der theoretisch berechneten Zahlen der Seitenästchen mit den in Wirklichkeit vorhandenen ausgedrückt. Nur die Terminalseitenästchen, bei denen Synchronismus in den Teilungen mehr oder weniger vorhanden ist, entsprechen den theoretischen Zahlen (s. Tab. V).

Tabelle V.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
I	8,40	9,00	9,00	10,50	10,80	12,30	10,98	8,10	6,40	3,70	2,20	1,10
II	2048	1024	512	256	128	64	32	16	8	4	2	1

I = Eine Reihe aus der Tabelle IV.

II = Eine theoretische Reihe mit der Voraussetzung des Teilungssynchronismus zusammengestellt.

FAURÉ-FREMIET (1922 und 1925) weist auf eine schwächere Vermehrungsschnelligkeit der Seitenästchen-Stammhalter im Vergleich zu derjenigen des Hauptzweigstammhalters hin. (Kolonien mit unregelmäßiger Dichotomie — „dichotomie inégale“, z. B. *Epistylis arenicolae*, *Carchesium polypinum*.)

In Übereinstimmung mit FAURÉ-FREMIET's Ansichten geht die für die Kolonien der Peritricha allgemeine Abnahme der Vermehrungsschnelligkeit mit Vergrößerung der Generation der Kolonienindividuen auch bei *Zooth. arbuscula* schneller in der Richtung der Seitenästchen als in derjenigen des Hauptzweiges vor sich.

Auf der Erscheinung der Verzögerung der Vermehrungsschnelligkeit beruhen die Grenzen der Kolonienentwicklung (resp. die Grenzen ihrer Dimensionen) s. ausführlich bei FAURÉ-FREMIET 1922.

Wie schon oben bemerkt: untersuchen wir eine Reihe von

Seitenästchen von dem allerletzten angefangen, so können wir den Entwicklungsgang eines Seitenästchens und folglich auch die Genealogie einzelner, es bildender Individuen, wenn solche vorhanden sind, bestimmen. Das gleich am Hauptzweigende entspringende, erste Seitenästchen — N, — Resultat der Teilung des Terminalindividuums des Hauptzweiges stellt das Ausgangsstadium der Seitenästchenentwicklung dar. Das zweite Seitenästchen, gewöhnlich aus 2 Individuen bestehend, ist das Resultat der Teilung des einzelnen Stammhalters des Seitenästchens. 2 Individuen, welche das ganze Seitenästchen vorstellen, sind ihrerseits Stammhalter der 2 Teile des Seitenästchens. Der Stammhalter des größten Teils des Seitenästchens orientiert sich in der Richtung des einzelnen Stammhalters des ganzen Seitenästchens und hat einen etwas größeren Stiel als der ein wenig nach der entgegengesetzten Seite hin abgebogene Stammhalter des kleineren Teils (s. Textfig. 8, 10)¹⁾.

Das von dem Hauptzweig als drittes auftretende Seitenästchen besteht aus 4 Individuen, von denen 2 das Resultat einer Teilung des Stammhalters des größeren, und die 2 anderen Abkömmlinge des Stammhalters des kleineren Teiles des Seitenästchens sind. Von den 4 Individuen, welche als Resultat dieser Teilung entstanden, teilt sich das eine nicht weiter, nämlich dasjenige von den Individuen, welches als Resultat der Stammhalterteilung des kleineren Teiles vom Seitenästchen auftritt. Jetzt besteht der größte Teil des Seitenästchens aus 2 Individuen. Auf diese Weise nehmen an der Bildung des Seitenästchens eigentlich nur 3 von den 4 Individuen dieses Stadiums teil. Das sich nicht teilende oben erwähnte Individuum wird unter bestimmten Bedingungen zum Stammhalter des Macrozoiten. Es ist seiner Lage nach am nächsten zu dem Stiel des Hauptzweiges gelegen und ist mit einem verhältnismäßig kurzen Stiel versehen. Weitere Entwicklungsstadien des Seitenästchens sind als Teilungen zweier, den größten Teil des Seitenästchens bildender Individuen, anzusehen und auch als Teilung eines Individuums, welches dem kleineren Teil entspricht. Als Resultat ergibt sich schließlich ein bis 50 Microzoiten zählendes Seitenästchen.

Das von den drei übrigen sich auszeichnende Individuum im oben beschriebenen Stadium wird nach seiner prospektiven Bedeu-

¹⁾ Auf der Abbildung ist, infolge der alternativen Verteilung der größten Teile der Seitenästchen, der Stammhalter des Seitenästchens N nach der direkt entgegengesetzten Seite zu dem Individuum, Stammhalter des größten Teils des N—1 Seitenästchens (Fig. 8) gerichtet.

tung zum Stammhalter des zukünftigen Macrozoiden. In Wirklichkeit entwickeln sich die Macrozoiden nicht auf allen Seitenästchen. Zuweilen kann dieses Individuum späterhin in Kulturbedingungen in 2 Individuen und auch unter Einfluß des naheliegenden Conjuganten (S. 482) in eine bedeutende Anzahl Individuen geteilt werden, aber das geschieht nur nach Beginn seines Wachstums.

Diese von anderen sich durch ihre Bedeutung auszeichnenden Individuen dürfte man Nodularindividuen (von *nodulus* — der Knoten) nennen.

Es wird in früheren Schriften (TREMBLEY 1747, EHRENBERG 1838, BÜTSCHLI 1888—89, WESENBERG-LUND 1925) angegeben, daß Macrozoiden in den Stellen der Verzweigungen entwickelt werden. Die Punkte, in denen sich Macrozoiden entwickeln, dürfte man als formative Punkte bezeichnen.

Es dürfte uns aus dem oben Erwähnten verständlich sein, daß nicht alle Nodularindividuen den formativen Punkten entsprechen, weil nicht alle Nodularindividuen Macrozoiden ergeben. Aus dem Weiteren wird zu ersehen sein, daß nur Nodularindividuen von bestimmtem Lageverhältnis in der Kolonie den formativen Punkten ihren Anfang geben. Kolonienregionen, in denen die Macrozoidenentwicklung vor sich geht, d. h. solche Regionen, in denen Nodularindividuen zu formativen Punkten werden können, sind als formative Zonen bezeichnet (s. S. 414).

Es muß bemerkt werden, daß in einigen Fällen Individuen, die längs den Seitenästchen sitzen und ihrer Lage nach den längs der Hauptzweige in der Basis der Seitenästchen sitzenden Nodularindividuen entsprechen, auch Macrozoiden ergeben.

Der Prozeß der Abteilung des Macrozoidenstammhalters oder des Nodularindividuums kann als Anlageausbildung einer bestimmten Spezifikation — eines Individuums angesehen werden und zwar mit vielfachen Potenzen (d. h. eines totipotenten Individuums), was zum Vergleich mit der Keimbahn der Metazoa Anlaß gibt.

Doch ist eine derartige Schlußfolgerung aus zwei Gesichtspunkten unrichtig. Erstens kann man es nicht als bewiesen ansehen, daß der Organismus des Einzelligen genau der Zelle der Mehrzelligen entspricht.

Kolonien einzelliger Organismen und der mehrzellige Organismus sind ungleichwertigen Bildungen.

In Übereinstimmung mit DOBBEL bin ich geneigt den Organis-

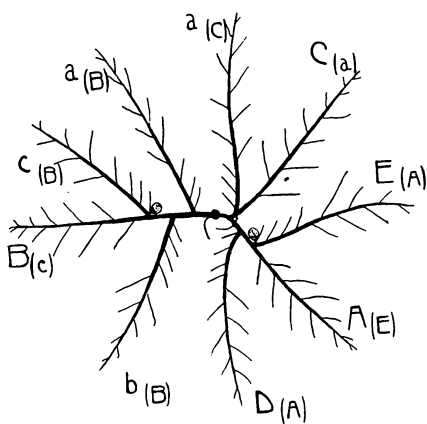
mus der Protozoa für eine gewisse Größe „sui generis“ im Verhältnis zu der Zelle der Metazoa zu halten.

Andererseits halte ich es für unumgänglich notwendig, noch einmal das Verdienst meines Lehrers, des Herrn Professors V. A. DOGIEL hervorzuheben, welcher darauf hinweist, daß die Protozoa in erster Linie einen selbständigen Organismus und nur in zweiter Linie eine Zelle vorstellt.

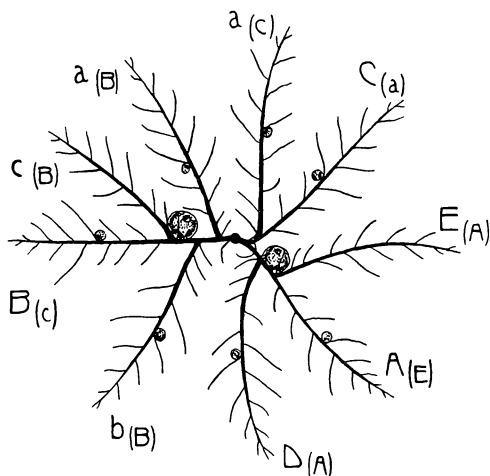
In dem Falle, wenn es in den Grenzen der Kolonie von *Zoothamn. arbuscula* auch eine Keimbahn geben sollte, so ist es eine Keimbahn „sui generis“, welche streng genommen mit der Keimbahn in den Grenzen des Metazoa-keimes nicht zu vergleichen ist. Tatsächlich aber ist nach den Angaben des Verfassers auch eine solche Keimbahn „sui generis“ nicht vorhanden, sondern die Kolonie stellt ein aequipotentielles System dar. Die Erörterung dieser Frage ist eine der Aufgaben dieser Arbeit.

Die sukzessive Entstehung von Macrozoiden in der Kolonie.

Die Macrozoiden entstehen, wie aus den vorhergehenden Untersuchungen bekannt (WESENBERG-LUND 1925 u. Verf. 1924), infolge zu



Textfig. 11. Schema einer Kolonie mit Macrozoiden 1. Ordnung am Anfange ihres Wachstums (von unten — dextro trope Kolonie).



Textfig. 12. Dasselbe (wie Textfig. 11) mit den Macrozoiden 1. Ordnung, welche ihre Enddimensionen beinahe erreicht haben. Die Macrozooiden 2. Ordnung am Anfange ihres Wachstums.

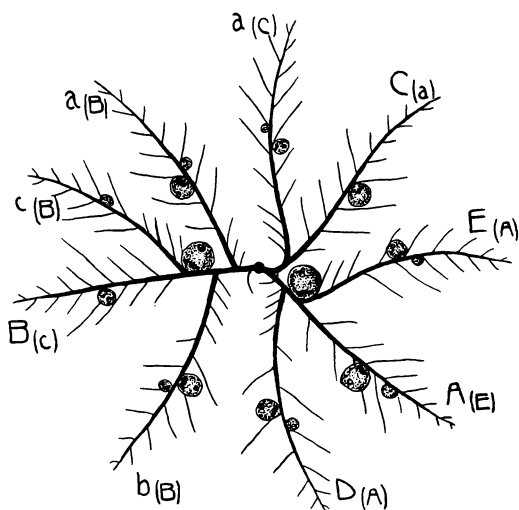
starken Auswachsens der Microzoiden und zwar derjenigen, welche an Abzweigungspunkten sitzen.

Wie im vorigen Paragraph angedeutet wurde, entwickeln sich

Macrozoiden aus mehr oder weniger bestimmten Individuen, — Nodularindividuen genannt.

Die ersten Macrozoiden erscheinen auf den jungen Kolonien. Die Kolonien sind bis zu diesem Moment vollständig homomorph, etwas größer sind bloß Terminalindividuen der Hauptzweige, — diejenigen Individuen, welche unter keinen Umständen zu Macrozoiden werden. Die Entstehung der Macrozoiden geht nicht gleichzeitig vor sich, sondern allmählich und zwar in bestimmter Ordnung und in bestimmten Zonen und Punkten der Kolonie. Auf die sukzessive Macrozoidenentstehung weist auch WESENBERG-LUND (1925) hin, jedoch sind seine Angaben nicht erschöpfend.

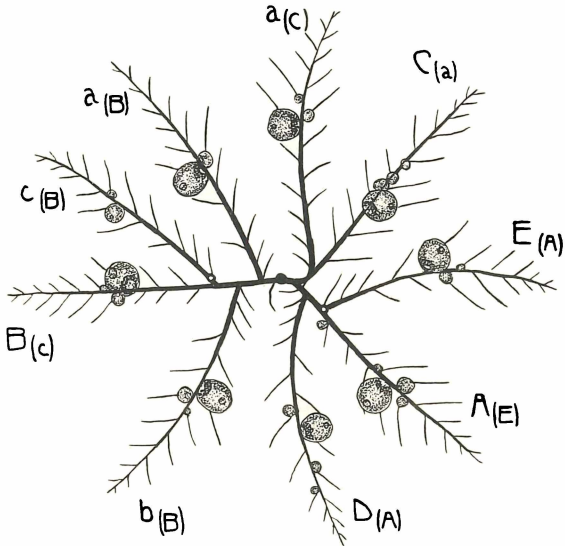
Die ersten Macrozoiden, 2 an der Zahl, entstehen aus Nodularindividuen der zwei Seitenästen des $E_{(A)}$ -Zweiges und des $c_{(B)}$ -Zweiges, d. h. an der Basis der beiden Zweige, welche als letzte, von den Achsenzweigen der Kolonienhälften



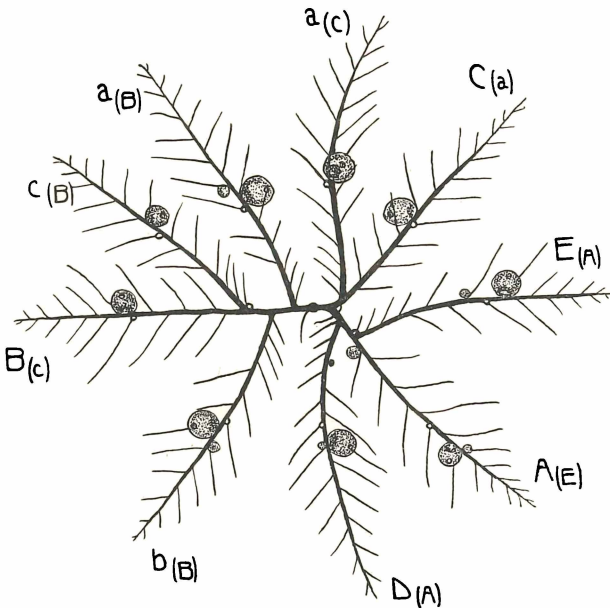
Textfig. 13. Dasselbe mit den Macrozoiden 1. Ordnung, welche ihre Enddimensionen erreicht haben, mit den in ihrer Entwicklung vorgerückten Macrozoiden 2. Ordnung und mit den Macrozoiden 3. Ordnung, welche in der Entwicklung begriffen sind.

$A_{(E)}$ und $B_{(c)}$ abgehende Hauptzweige erscheinen (s. Textfig. 11). Das sind die Macrozoiden der ersten Ordnung.

Etwas später, auf einem entsprechend größeren Stocke sind die Macrozoiden bis zu einer gewissen Grenzgröße ($200-220 \mu$) angewachsen, und auf den mittleren Teilen aller 9 Hauptzweige der Kolonie können Macrozoiden zweiter Ordnung am Anfange des Wachstums gefunden werden (Textfig. 12). Weiterhin werden diese Macrozoiden an Dimension größer, während zwei erste Macrozoiden wegschwimmen, nachdem sie lokomotorische Membranula gebildet haben. Nach den Macrozoiden der ersten Ordnung wachsen bis zu



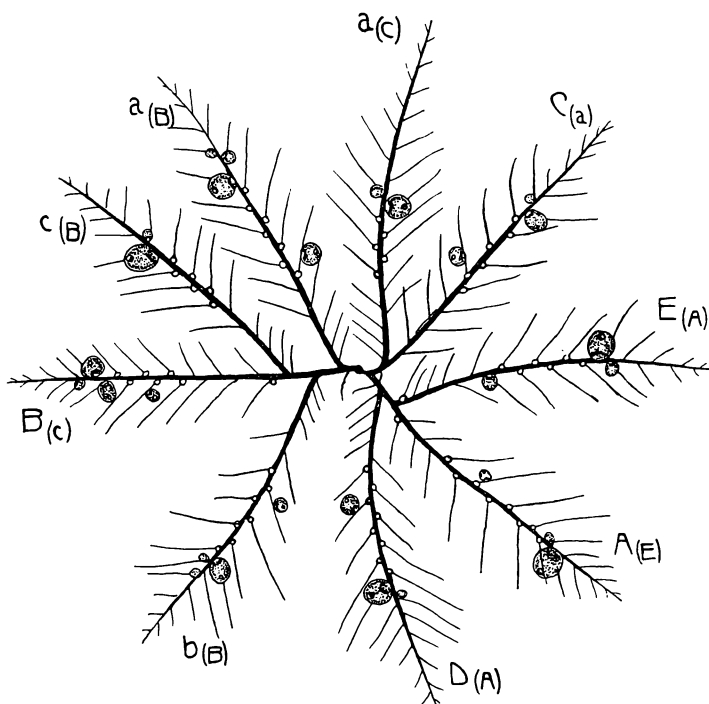
Textfig. 14. Dasselbe. Die Macrozoiden 1. Ordnung sind fortgeschwommen. Die Macrozoiden 2. Ordnung haben ihre Enddimensionen erreicht. Die Macrozoiden der 3., 4. und 5. Ordnungen, an verschiedenen Stadien der Entwicklung. Anfang der Macrozoidenentwicklung 1. Ordnung 2. Ablösung.



Textfig. 15. Dasselbe. Eine Kolonie, welche die Macrozoiden 2. Ordnung verloren hat; die Entwicklung der anderen Ordnungen ist dementsprechend vorgerückt.

ihrer Endgröße die Macrozoiden der zweiten Ordnung an, während das Auswachsen der Nodularindividuen auf naheliegenden Seitenästchen bemerkbar wird (s. Textfig. 13, 14).

Am öftesten geschieht der aufeinanderfolgende Wechsel der Macrozoidenordnungen längs dem Hauptzweige in streng basifugaler Richtung. Nur selten bilden ein oder zwei Seitenästchen eine Ausnahme davon.



Textfig. 16. Dasselbe. Eine Kolonie, welche Macrozoiden bis zu der 8. Ordnung verloren hat. Spätere Ordnungen an verschiedenen Stadien der Entwicklung. An einigen Seitenästlein sind Macrozoiden 2. Ablösung und 2. Ordnung (Ersatzmacrozoiden 2. Ordnung) zu sehen. Macrozoiden der 1. Ordnung und der 2. Ablösung sind fortgeschwommen.

Die Entstehung der Macrozoiden der 2. Ordnung ist für alle Hauptzweige den 5. bis 8. Seitenästchen angepaßt, in den meisten Fällen den 6. Seitenästchen.

Der aufeinanderfolgende basifugale Wechsel der Macrozoiden kann die 13. Ordnung erreichen (s. Textfig. 16).

Der Umstand, daß an Stelle des Macrozoiden, der einst auf dem Hauptzweige sich befand, eine Abrißstelle in der Gestalt eines

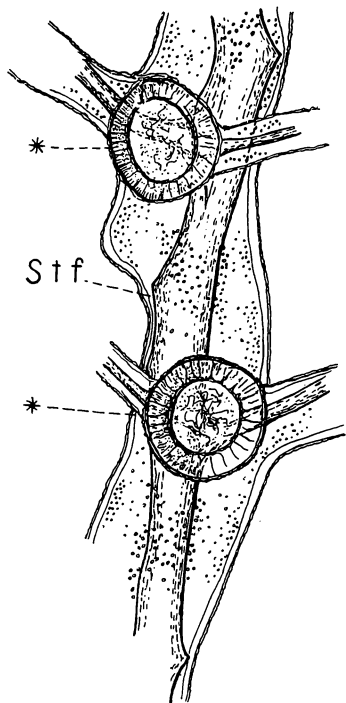
trichterförmigen Stieles nachbleibt, hilft die Aufeinanderfolge des Abschwimmens der Macrozoiden festzustellen (s. Textfig. 17, 19, 20, 21). Diese Trichter wurden auch von WESENBERG-LUND (1925) beschrieben. Doch werden mit den Nodularpunkten der Seitenästchen, d. h. der Ästchen $A_{(E)}$ und $B_{(C)}$ und auch der Seitenästchen aller Hauptzweige, von dem 5. und höher angefangen, nicht alle Möglichkeiten der Macrozoidenentwicklung erschöpft; — es gibt eine zweite Ablösung der wachsenden Macrozoiden, welche in derselben basifugalen Richtung geht.

Um die Macrozoiden der ersten Ablösung, die Hauptmacrozoiden zu unterscheiden, kann man die Macrozoiden der zweiten Ablösung Ersatzmacrozoiden nennen.

Der erste Macrozoid der zweiten Ablösung entwickelt sich aus dem Nodularindividuum des ersten Seitenästchens der $A_{(E)}$ -Zweige und seltener aus dem Nodularindividuum des ersten Seitenästchens des $B_{(C)}$ -Zweiges in Übereinstimmung mit den Macrozoiden der ersten Ordnung von der ersten Ablösung (oder Hauptmacrozoiden der ersten Ordnung), das sind die Ersatzmacrozoiden der ersten Ordnung.

Fernere Ordnungen der Ersatzmacrozoiden aber entwickeln sich nicht aus den Nodularindividuen der Seitenästchen, sondern aus den Nodularindividuen ihrer weiteren Verzweigungen (s. Textfig. 16).

Textfig. 17. Abrißstellen der Macrozoiden — *. Stf = Stiefaden. ZEISS DD Comp. Oc. 6. Tubusl. 13,6. Verkl. $\frac{2}{3}$.



der zweiten Ablösung (d. h. die Ersatzmacrozoiden) verhältnismäßig selten vor, gewöhnlich erreicht die Kolonie kein so hohes Alter und Größe, und die Sache beschränkt sich entweder auf die erste Ordnung der Ersatzmacrozoiden, oder nur noch auf den Anfang der zweiten.

Es ist nicht schwer zu bemerken (siehe Textfig. 11—16, 18), daß die Macrozoidenentwicklung außer des Wechsels in basifugaler Richtung noch durch eine bestimmte zonale Verteilung charakterisiert

wird. Und zwar ist die erste Ordnung sowohl der ersten wie auch der zweiten Macrozoidenablösung einer bestimmten Zone angepaßt, welche Abzweigungsorte der Hauptzweige $E_{(A)}$ oder $c_{(B)}$ und des ersten Seitenästchens des Achsenzweiges [$A_{(E)}$ oder $B_{(c)}$] enthält. Solche Zonen sind symmetrisch in zwei Hälften des Stockes verteilt (s. Textfig. 9 und 18).

Ferner gibt es 9 Zonen, eine auf jedem Hauptzweige, welche im ganzen eine ringförmige Zone bilden und diese enthält Hauptmacrozoiden und Ersatzmacrozoiden von der zweiten Ordnung und höher angefangen.

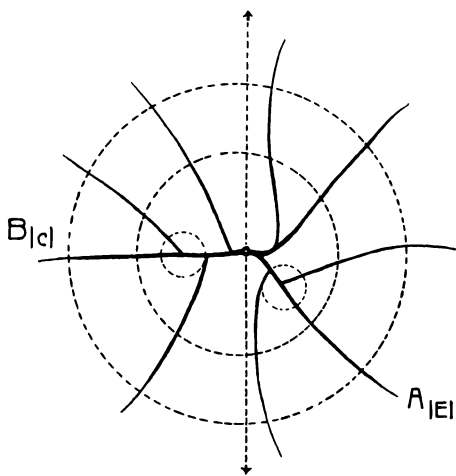
Diese Zone beginnt bei den 5. Seitenästchen der Kolonie und ihre distale Grenze schwankt in Abhängigkeit von dem Grade der Kolonieentwicklung in gewissen Grenzen und kann sogar die 17. und 18. Seitenästchen umfassen (siehe Textfigur 16).

Die sukzessive Entstehung der Macrozoiden in den Grenzen der Zone kann bis zu einem gewissen Grade variieren. So kann z. B. ein Nodularindividuum dieses oder jenes Seitenästchens fehlen. Oder es entwickeln sich z. B. Macrozoiden auf dem 5., 6., 7., 9. und 10. Seitenästchen, doch wird das Nodularindividuum des 8. Seitenästchens in einem Macrozoid gar nicht entwickelt.

Oder es kann auch solche Fälle geben, wo der streng basifugale Macrozoidenwechsel unterbrochen wird und das Nodularindividuum in relativ mehr distaler Lage früher in ein Macrozoid entwickelt wird als das Nodularindividuum eines mehr proximaler Nachbarästchens.

Es kommen Fälle vor, daß in den Grenzen einer der symmetrischen Zonen sich ein Macrozoid z. B. nicht an der Basis von $E_{(A)}$ entwickelt, sondern an der Basis des $D_{(A)}$ -Hauptzweiges (d. h. nur auf dem ersten Seitenästchen, des $D_{(A)}$ -Zweiges und auf dem ersten Seitenästchen des $E_{(A)}$ -Zweiges sich gar nicht entwickelt).

Die zonale Verteilung der Macrozoiden steht im Zusammenhange



Textfig. 18. Schema der zonalen Macrozoidenverteilung.

mit der zonalen Verteilung der Microzoiden der Kolonie. Wie früher (s. S. 402) hingewiesen wurde, entspricht das Maximum der Microzoidenanzahl den mittleren Seitenästchen der Hauptzweige. Dementsprechend entwickeln sich die Macrozoiden an der Basis der Seitenästchen mit maximaler Microzoidenanzahl. Wenigstens fällt es scharf ins Auge für Macrozoiden der ringförmigen Zone. Was die Macrozoiden der ersten Ordnung beider Ablösungen anbetrifft, so sind sie den 2 symmetrischen Zonen, welche in früheren Stadien der Kolonienentwicklung an der Basis der Ästchen mit maximaler Microzoidenanzahl verteilt sind, angepaßt. (Vgl. Tab. IV).

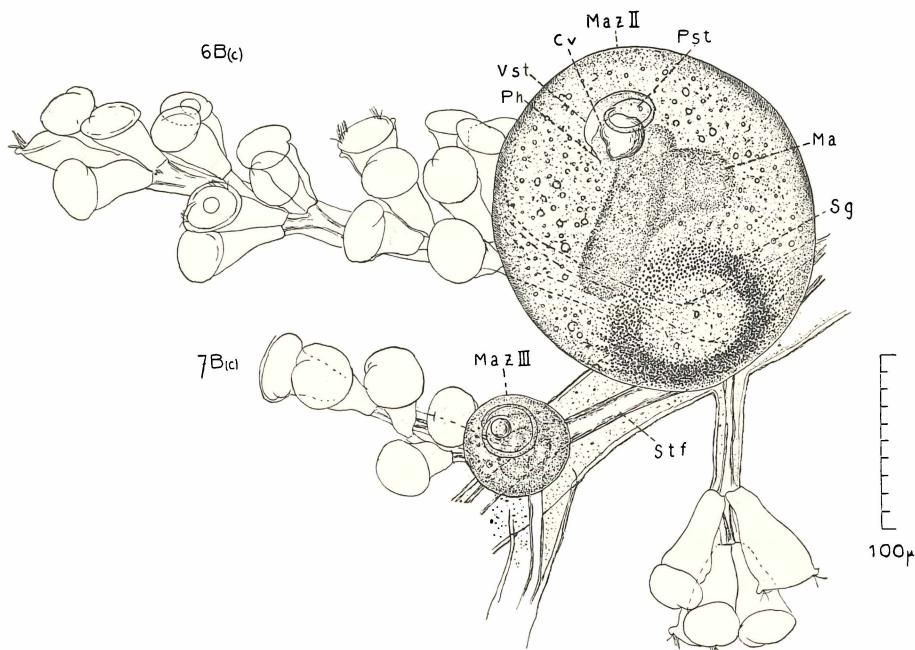
Die Entstehung der Macrozoiden an den mittleren Teilen der Microzoidenanhäufungen ist charakteristisch: solche Anhäufungen für die zweite Macrozoidenordnung und höher sind einzelne ihr entsprechende Hauptzweige und für die erste Ordnung sind es die ihr entsprechenden Kolonienhälften.

Von den Macrozoiden und Microzoiden in ihrem Zusammenhang.

Die aus der Untersuchung der Kolonie ermittelten Angaben bei Anwesenheit bloß vegetativer Prozesse geben die Möglichkeit, bestimmte Schlußfolgerungen über die Natur der Macrozoiden zu ziehen.

Wenn man das Microzoid von morphologischem Gesichtspunkt aus untersucht, entspricht es vollständig seinem Bau nach gewöhnlichen indifferenten Individuen jeder beliebigen kolonienbildenden Vorticellide (*Carchesium*, *Epistylis*) oder einzelnlebenden *Vorticella*. Die Dimension des Microzoiden in einer großen Kolonie beträgt 50—60 μ Länge und 25—35 μ der größten Breite, welche der Breite des Peristoms entspricht. Der Körper des Microzoiden hat die Form eines Glöckchens mit etwas schräg abgestutzter Peristomscheibe, wobei an dem am meisten hervorragenden Scheibenrande der Vestibulumeingang liegt. Die Individuen sind an der Kolonie in bestimmter Weise orientiert nämlich sie sind alle auf die dem Substrat zugewandte Seite der Kolonie gerichtet, wobei die Peristomscheiben der einzelnen Individuen erstens in einer Fläche liegen, welche der Fläche der diese Individuen tragenden Verzweigungen parallel ist, zweitens liegen die morphologischen Achsen dieser Individuen einer solchen Orientierung entsprechend unter einem Winkel zu der Verzweigungsfläche, drittens endlich sind die Vestibulumengänge, dank solcher Orientierung, am meisten von dem Befestigungspunkte des Individuums entfernt (s. Textfig. 22 u. a.).

Der innere Bau des Microzoiden ist, wie darauf hingewiesen wurde, dem Bau anderer Vertreter der Vorticelliden ähnlich. Die abgeschrägte Peristomscheibe trägt eine Spirale aus 2 Reihen von Wimpergebilden, welche etwas mehr als eine Wendung macht. Die peristomalen Wimpergebilde gehen als 2 Membranen in das Vestibulum über, welches schräg orientiert im Verhältnis zu der morphologischen Achse ist, und mit einem zugespitzten Schlund

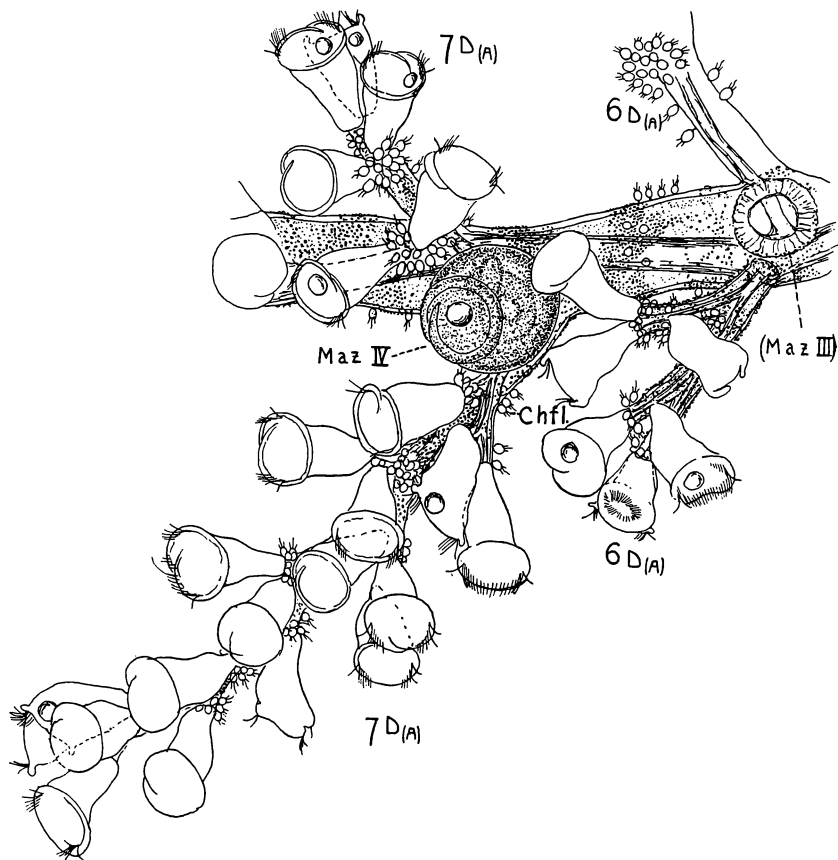


Textfig. 19. Ein Macrozoid in fast äußerster Größe (2. Ordnung 1. Ablösung) = Maz II und ein Macrozoid am Anfang des Wuchses (3. Ordnung) = Maz III. Beide Macrozoiden in den basalen Teilen der Seitenästchen (der 5. und 7. des Hauptzweiges B(c)) — 6 B(c) und 7 B(c). Ma = Macronucleus; Pst = Peristom; Vst = Vestibulum; Ph = Schlund; Sg = Sekretgranula; Stf = Stiefaden. ZEISS DD. Comp. Oc. 6. Tubusl. 13,6. Niveau des Arbeitstisches. Zeichenapparat. Verkl. $\frac{2}{15}$.

endigt. Auf seiner Peripherie ist die Scheibe von einem Peristomsaum umgeben (s. Textfig. 21, Taf. 12 Fig. 1).

Die einzige kontraktile Vakuole öffnet sich ins Vestibulum und ist in der Gegend des Peristomfeldes gelegen (Eigenheit, bei *Zoothamn.* Cienkowski beobachtet, siehe WRZESNIEWSKI 1877 und MÖBIUS 1888). Das Entoplasma enthält immer eine ziemlich große Anzahl von Nahrungsvakuolen.

In dem von mir in den Hauptzügen untersuchten Fibrillensystem fällt ein Bündel von Myonemen auf, welches von der Basis des Individuums divergiert und in dem unteren Drittel des Körpers in das Entoplasma eindringt.



Textfig. 20. Ein Macrozoid 4. Ordnung — Maz IV; (Maz III) — Abrißstelle des Macrozoiden 3. Ordnung. Seitenästchen 6 D_(A) und 7 D_(A). Chfl — Ectoparasitische Choanoflagellaten. ZEISS DD Comp. Oc. 6. Tubusl. 13,6. Niveau des Arbeitstisches. Zeichenapparat. Verkl. $\frac{1}{2}$.

Der basale Teil des Infusors ist von einem nur wenige Einschlüsse in Form rundlicher Körner enthaltenden corticalen Plasma besetzt. Der wurstförmige Macronucleus liegt im Gebiete des Vestibulums (s. Taf. 12 Fig. 1). Die Struktur des Macronucleus ist derjenige anderer Vorticelliden ähnlich und wird durch Anwesenheit der Micro- und Macrosomen charakterisiert, welche, je nachdem mit

welchem Kolonienindividuum wir es zu tun haben, eine verschiedene gegenseitige Lage annehmen können. So zeichnen sich z. B. die Kerne der an den Enden der Hauptzweige sitzenden Individuen durch bedeutend größere Färbbarkeit von den Kernen der Individuen, welche kleinere Verzweigungen krönen, aus. Während es in den ersten zahlreiche Macrosomen mittlerer Größe gibt und der Zwischenraum von Microsomen dicht angefüllt ist, haben die zweiten eine unbedeutende Anzahl etwas größerer Macrosomen und eine sehr kleine Anzahl Microsomen (Taf. 13 Fig. 6, Taf. 15 Fig. 20).

Der Micronucleus liegt nicht dicht am Macronucleus, sondern in einiger Entfernung von ihm, in der Peristomgegend etwas von dem Vestibulum. Seine Lage ist in Hinsicht der adoralen Organellen streng konstant. Eine derartige Lage des Micronucleus veranlaßte augenscheinlich WESENBERG-LUND (1925), ihn zu übersehen und einen zufälligen, zur Seite des Macronucleus liegenden, Einschluß als einen Micronucleus zu beschreiben. Die Micronuclei bei *Bursaria truncatella* (s. SCHMEHL 1926) nehmen in analoger Weise eine von dem Macronucleus unabhängige Lage ein. Der Micronucleus ist in der Weise gebaut, daß er eine homogene und mit Kernfarben sich schwach färbende, von einer Membran umhüllte und kleine Chromatinklumpchen enthaltende Substanz hat (s. Taf. 15 Fig. 20).

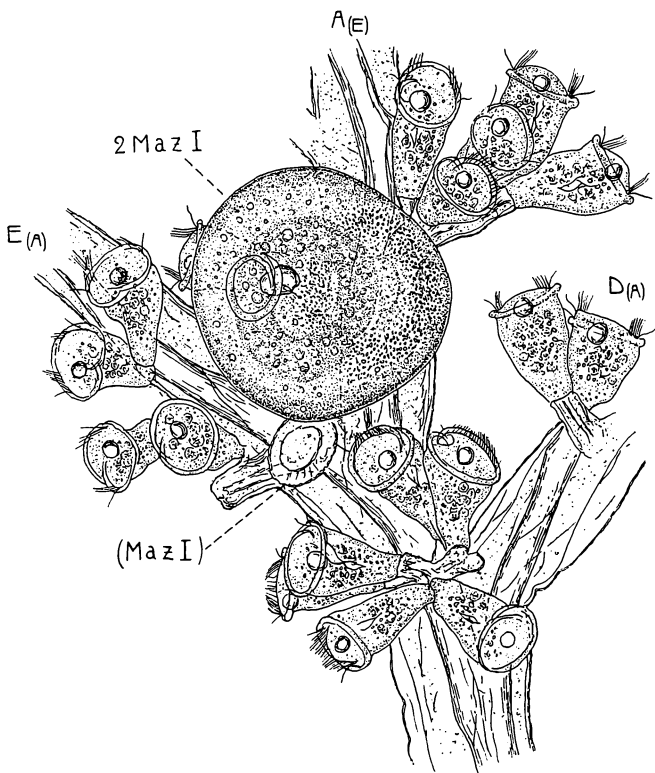
Macrozoiden sind das Resultat des Auswachsens der Microzoiden (darauf weist auch WESENBERG-LUND hin 1925). Im Einklang damit bewahrt der Macrozoid eine Reihe der Züge eines Microzoiden. Auf dem Stocke kann man gewöhnlich verschiedene Stadien der Macrozoidenentwicklung finden.

Erstens vergrößert sich das Plasmavolum unmäßig: wenn wir den Microzoidenumfang für den Umfang des Kegels ansehen mit einer Basis von $30\ \mu$ im Durchschnitt und einer Höhe von $55\ \mu$, und den Macrozoid für eine Kugel mit einem Diameter von $200\ \mu$, so wird das Körpervolum des letzteren um ca. 200 mal größer als das Microzoidenkörpervolum sein. Die Körperform wird nach und nach kugelförmig. Die pulsierende Vakuole wird bedeutend größer (von $6\text{--}8\ \mu$ auf ca. $30\ \mu$ Diameter) und der Macronucleus ca. $35 \times 250\ \mu$. Gleich am Anfang des Macrozoidenwachstums ändert sich die Struktur des Macronucleus, er wird farbenempfindlicher (Taf. 15 Fig. 20).

Das Auftreten der großen, sich einige Zeit erhaltenden und sich etwas gegen Ende des Entwicklungsprozesses an Dimension vermindernenden Macrosomen ist für frühere Stadien der Macrozoidenentwicklung charakteristisch. Die äußerst färbbaren Macronuclei

der reifen Macrozoiden enthalten zahlreiche Macrosomen und sind von Microsomen durchweg angefüllt.

Als einzige, mit dem Entwicklungsprozeß des Macrozoiden verbundene Neubildungen erscheinen neue Fibrillengebilde, ein mehr oder weniger kompliziertes Myonemensystem, das aus zwei der Länge nach gelegenen, von der Basis des Infusors zu dem Peristom gehenden



Textfig. 21. Teil der Kolonie. Verzweigungsort der Hauptzweige $D(A)$, $E(A)$ und $A(E)$ mit einem Macrozoiden 1. Ordnung 2. Ablösung — 2 Maz. I und Abrißstelle des Macrozoiden der 1. Ordnung der 1. Ablösung — (Maz I). ZEISS DD Comp. Oc. 6.

Tubusl. 13,6. Niveau des Arbeitstisches. Zeichnenapparat. Verkl. $1\frac{1}{2}$.

den Strängenreihen besteht, der eine davon durch das Plasma in bedeutender Entfernung von der Pellicula, während der andere unmittelbar unter der Pellicula durchgeht. Beide Bündel gehen zusammen durch das Plasma, von der Basis bis zum Niveau des lokomotorischen Wimperkranzes, wo ihre Trennung vor sich geht.

Außer diesen zwei Bündeln hat man erstens unter ihnen zahl-

reiche Anastomosen und zweitens eine Reihe ringförmiger Sphinktern in der Peristomgegend.

Ferner ist für das Macrozoid die Erhaltung aller adoralen Organellen charakteristisch (resp. Vestibulum und Pharynx), aber letztere erweisen sich an dem reifen Macrozoid stark zusammengezogen und nicht reduziert, wie es WESENBERG-LUND voraussetzt.

Adorale Organellen vergrößern sich nicht während des Macrozoidenwachstums und infolge eines gewissen Zuschließens der Ränder des Peristomsaumes über der Scheibe, und auch der Kontraktion aller Teile, scheinen sie verkleinert zu sein.

Schließlich erscheinen im Moment des vollen Reifens der Macrozoiden eigenartige, in dem basalen Teile sich anhäufende Granulationen in Form eines dicken Ringes („dark mass“ von WESENBERG-LUND 1925).

Ähnliche Granulationen sind in dem Schwärmerzustand bei vielen Vorticelliden von FAURÉ-FREMIET beschrieben, welche der Meinung dieses Autors nach an der Stielbildung Anteil nehmen.

Trotz der Angaben von WESENBERG-LUND (1925) erhält sich der Micronucleus bei den Macrozoiden und seine Lage bleibt dieselbe.

Während des Macrozoidenwachstums geschehen keine Veränderungen des Micronucleus, er vergrößert sich fast unmerklich und wird etwas weniger färbbar. (Die Chromatinklumpchen sind nicht so scharf sichtbar.)

Es ist mit Sicherheit anzunehmen, daß der Entwicklungsprozeß des Macrozoiden aus dem Microzoid bloß ein vegetativer Prozeß ist, welcher sich hauptsächlich im Wachstum einzelner Teile äußert. Die bei der Macrozoidenentwicklung vorgehenden Veränderungen sind hauptsächlich quantitative.

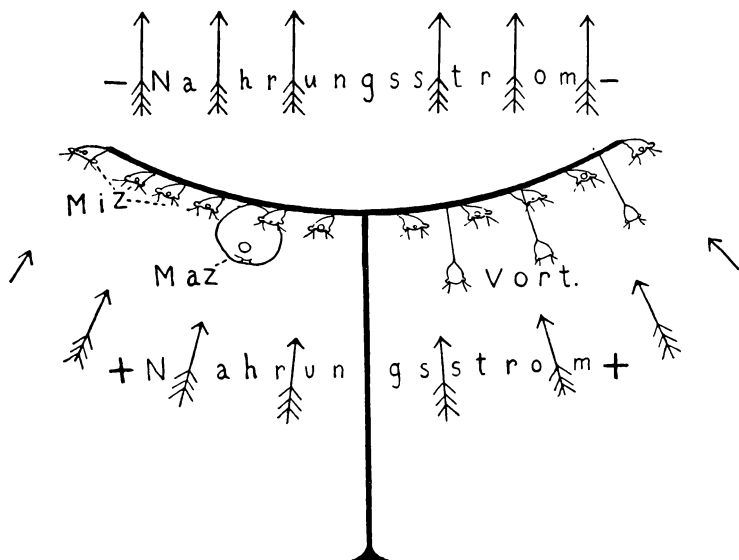
Die vollständige Einstellung der aktiven Ernährung ist für den physiologischen Zustand des Macrozoiden charakteristisch, worauf unmittelbare Beobachtung hinweist, und zwar hört die Arbeit der adoralen Organellen auf, die ziehen sich zusammen, was schon in relativ frühen Stadien von beinahe voller Abwesenheit der Nahrungsvakuolen begleitet wird.

Daß Macrozoiden ungeachtet ihrer Lage im Nahrungsraum (s. Textfig. 22) keine Nahrung zu sich nehmen, wurde auch durch Ernährungsexperimente mit Karminsuspension bestätigt (s. Verf. 1924).

Als einzig mögliche Voraussetzung bleibt die Möglichkeit der Ernährung der Macrozoiden auf Kosten der ganzen Kolonie durch ihre Stiele auf osmotischem Wege. Eine solche Voraussetzung wird außerdem durch eine Reihe von Erwägungen bestätigt.

Die Verteilung der Macrozoiden in der Mitte der Microzoidenanhäufungen ist für die Ernährung durch Stiele auf Kosten der Microzoidenernährung am vorteilhaftesten. In solchem Falle darf man annehmen, daß die Macrozoidenentwicklung auf dem Wege abhängiger Differenzierung vor sich geht.

Darauf weist auch der Wechsel der Ordnungen der Macrozoiden hin, welcher in der Richtung der Versetzung der maximalen Microzoidenanzahl auf den Seitenästchen geschieht (s. S. 403).



Textfig. 22. Schema des Nahrungsstromes der *Zoothamnium arbuscula*-Kolonie.
 Vort = Ectoparasitische Vorticellen; Miz = Microzooiden der *Zoothamnium*;
 Maz = Macrozoid.

Die Abwesenheit eines streng konstanten Wechsels der Macrozoidenordnungen, welche in zahlreichen Modifikationen ausgedrückt wird, und die daraus folgende Verbindung nicht mit dem gegebenen Punkte der Kolonie, sondern mit der Zone, dient nur als eine nochmalige Bestätigung dieser Voraussetzung.

Es ist vorauszusetzen, daß die prospektiven Potenzen zu der Macrozoidenentwicklung in den Grenzen des Kolonieganzen bedeutend mehr verbreitet sind als ihre prospektiven Bedeutungen. Es ist möglich, daß in Hinsicht der Macrozoidenentwicklung die Kolonie ein äquipotentiales System darstellt; und daß, bloß kraft der Abwesenheit zusagender Ernährungsbedingungen, sich die Macrozoiden nicht aus allen (resp. beliebigen) Kolonienindividuen entwickeln;

doch ist dies bloß eine Vermutung, welche für ihre genaue Begründung des Experimentes bedarf, falls ein solches vollzogen werden kann.

Die sich während der Conjugation bildenden Kolonien sind von den vegetativen verschieden und einige Eigenheiten ihres Baues sind an der Macrozoidenentwicklung zu bemerken.

Die Natur selbst stellt ein Experiment dar, und wenn das Resultat dieses letzteren auch keine endgültige Lösung der Frage von dem Charakter der Macrozoidendifferenzierung gibt, so bringt es doch in bedeutendem Maße diese Frage der Lösung näher und bestätigt die erwähnten Annahmen.

Eine analoge Auffassung wurde hinsichtlich der Differenzierung und des Wachstums der Macrozoiden bei dem kolonienbildenden Infusor *Systylis Hoffi* von BRESSLAU ausgesprochen. Leider ist es weder ihm noch mir gelungen die Übergabe dieser oder jener Nahrungsstoffe durch die Stiele zu sehen.

Vom Gesichtspunkte der Ernährung der Macrozoiden auf osmotischem Wege auf Kosten der Kolonie tritt ein interessanter Vergleich auf, welcher zum Teil die ausgesprochenen Auffassungen bestätigt, und zwar der Vergleich der Micro- und Macrozoiden des *Zoothamn. arbuscula* mit den zwei Formen der *Vorticella microstoma* (*V. microstoma* und *V. microstoma* var. *hians*), welche, wie das Experiment zeigt, eine von der anderen entsprossen (FAURÉ-FREMIET 1905). FAURÉ-FREMIET gelang es bei Ernährung auf osmotischem Wege durch die Infusionen tierischer Herkunft aus gewöhnlicher *Vorticella microstoma* eine Varietät, von ihm *V. microstoma hians* benannt, zu erhalten.

Die Unterscheidungsmerkmale der zweiten Form von der ersten sind im allgemeinen dieselben, welche für Macro- und Microzoiden der *Zoothamn. arbuscula* charakteristisch sind. FAURÉ-FREMIET erhielt im allgemeinen größere und mehr abgerundete Infusorien mit vergrößertem Macronucleus, welcher große, aber in kleiner Anzahl vorhandene Macrosomen enthält, wobei die Tiere eine vergrößerte pulsierende Vakuole und eine absolut und auch relativ zu der Körperdimension verkleinerte adorale Zone und Vestibulum besaßen.

Wenn man die angeführten Erwägungen in Betracht zieht, scheint mir die schon einmal ausgesprochene Meinung, daß Macrozoiden aus Microzoiden entstehen, überzeugend genug, und zwar daß es auf dem Wege abhängiger Differenzierung geschieht, wo Bedingungen der osmotischen Ernährung in den Koloniestielen als Ursache des Beginns der Entwicklung und ihrer Fortsetzung auftreten.

Anheftung des Schwärmers und Beginn der Stielbildung.

Die Wege der Schwärmer (d. h. losgerissenen Macrozooids) in Uhr- oder Kristallisierschalen gehen in stark gebrochenen Linien. Falls der Schwärmer auf eine Unterlage stößt, gleitet er über sie mit der Scopula oder dreht sich auf der Stelle, ohne die Wimpernarbeit zu unterbrechen. Die der Achse des Schwärmers nach gerichteten Kräfte werden in diesem Falle von dem Widerstand des Substrates in Gleichgewicht gebracht. Die Folgen des Anstoßens des Schwärmers an eine Unterlage können zweierlei sein; entweder macht der Schwärmer eine scharfe Wendung, vor welcher er von dem Substrat gleichsam zurückweicht (bei vollständiger Unterbrechung der Wimpernarbeit) oder der Anstoß führt zur Anheftung und folglich zu dem Übergang in eine neue Phase des Entwicklungscyclus.

Das Verhalten der eben von der Mutterkolonie abgerissenen Schwärmer und solcher, welche einige Zeit herumgeschwommen sind — ist verschieden. Während die ersten sich energisch im Wasser bewegen und rasch von den Hindernissen in Form verschiedener, im Wasser sich befindender Gegenstände abprallen, haben die zweiten dagegen verlangsamte Bewegungen und auch die Tendenz auf dem Substrat einer *Trichodina* gleich zu gleiten (vgl. WESENBERG-LUND 1925).

Interessant ist es, daß die Planula der Hydroiden, z. B. die Planula der *Dynamena pumila* sich in gleicher Weise verhalten (s. TEISSIER 1923).

Vom Gesichtspunkt der Anpassung hat eine derartige Eigenschaft ihre Bedeutung, soweit die erste Periode des freien Lebens des Schwärmers für die Verbreitung der gegebenen Form in den Grenzen eines Wasserbehälters von Wichtigkeit ist.

Am Anfang meiner Untersuchungen schien mir, daß der Schwärmer hinsichtlich der Unterlage eine gewisse Fähigkeit der Wahl besitze (s. Verf. 1924).

Vom formellen Gesichtspunkte ist es in der Tat so. In Naturbedingungen fand ich Kolonien von *Zoothamnium* am häufigsten und in größter Anzahl an der Elodea, seltener kommen sie an anderen Wasserpflanzen vor, und noch seltener an Steinchen, abgefallenen Zweigen usw.

Nach WESENBERG-LUND's Angaben (1925) ist die einzige Unterlage des *Zoothamn. arbuscula* die untere Oberfläche der Blätter von *Nuphar* und *Nymphaea*, seltener der Blattstiele dieser Pflanzen. Die Elodea wird in seinen Angaben über die Fundorte des *Zoothamn.*

arbuscula, nicht erwähnt. ENGELLMANN (1872) zeigt als Unterlage des *Zoothamn. arbuscula*, *Ceratophyllum* an. Ich fand, zwar in kleinerer Anzahl als auf *Elodea*, Kolonien an der unteren Fläche der schwimmenden Blätter von *Potamogeton natans*.

In Kulturbedingungen, in Kristallisierschalen mit *Elodea*ästchen setzen sich die Schwärmer am öftesten auf letztere nieder, seltener auf die Wände und noch seltener heften sie sich an die Wasseroberfläche an.

Hier führe ich das Resultat eines Experimentes an, das speziell für die Erläuterung der Schwärmeransiedlung dieser oder jener Unterlage angestellt wurde. In dem Kristallisierglas mit Teichwasser wurden 35 Schwärmer und ein, die Länge des Kristallisierglases einnehmendes, *Elodea*ästchen untergebracht.

Es heftet sich an:

die <i>Elodea</i>	18
an die Wand des Kulturglases	7
an den Boden des Kulturglases	8
an die Wasseroberfläche	2
	35

Wenn man in Betracht zieht, daß die Fläche der Wände und des Bodens des Kulturglases um mehreremal die Oberfläche des *Elodea*ästchens übertrifft, so darf man von einer Bevorzugung, welche die Schwärmer dieser Unterlage erweisen, reden.

Es ist möglich, daß diese Eigenschaft von rein mechanischen Bedingungen abhängt, und zwar von einer derartigen Anheftungsweise, auf welche KEISER (1921) hinweist.

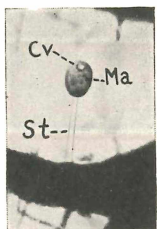
Auf die Unbequemlichkeit der Anheftung an manche Unterlagen weist auch der Umstand hin, daß die Stiele der an die Wasseroberfläche angehefteten Individuen eine unvollständig entwickelte Basalplatte haben, welche schmaler als der Stiel selbst ist. Natürlich ist die Anheftung an die Wasseroberfläche äußerst unzuverlässig.

Zum Schlusse sei es gesagt, daß es mir nicht gelungen ist, ein Abhängigkeitsverhältnis der Anheftungszeit bei Tag und Nacht zu konstatieren (s. auch BRESSLAU an *Systylis Hoffi* 1919), und auch nicht die Bevorzugung der Licht- oder Schattenseite des Gefäßes. Nach WESENBERG-LUND sammelten sich die Schwärmer am Tage, bei diffusem Lichte an der von dem Fenster entfernteren Seite des Gefäßes, und in der Nacht im Gegenteil an der zu dem Fenster näher gelegenen.

Der Schwärmer wählt seine Lage nicht; seine morphologische

Achse kann bei Anheftung nach einem beliebigen Winkel hin orientiert sein, weshalb auch die Kolonienstämmchen in beliebiger Weise im Wasserraum orientiert sein können. Wenn der Schwärmer einen „passenden Ort“ für die Anheftung „gefunden hat“, macht er eine Wendung um die Achse herum, einmal gegen die Rotationsrichtung und dann in entgegengesetzter Richtung (d. h. in der Richtung der Rotation). Anscheinend entspricht dieser Moment dem Moment der Ausscheidung der Basalplatte des Stieles („plaque basale“, COLLIN 1912—13). Bei WESENBERG-LUND findet man eine Beschreibung des Anheftungsprozesses und des Beginnes der Stielausscheidung, welche mir irrtümlich erscheint. Seiner Meinung nach geschieht die Ausscheidung des Schleimes in Form eines breiten Säulchens am Anfang

der Stielbildung und dieser Schleim „vertrocknet“, gibt den Anfang des Koloniestieles. Auch hat WESENBERG-LUND die Wendung um die Achse nach hinten und nach vorne bei der Anheftung nicht beobachtet.



Textfig. 23.
„*Epistylis*“-Sta-
dium. ZEISS Phoku
A***. Verkl. $\frac{2}{3}$.

Meinen Beobachtungen nach, welche mit denen von COLLIN und FAURÉ-FREMIET übereinstimmen, wird der Stiel gleich am Anfang in seiner Endform ausgeschieden. Was die Natur des Stieles anbetrifft, der gleich nach der Bildung der Basalplatte ausgeschieden wird, so kann ich mich nur an die von FAURÉ-FREMIET ausgesprochenen Ansichten anschließen (s. FAURÉ-FREMIET 1904

und 1905 für die Vorticelliden und COLLIN 1912 für die Sauginfusorien).

Den Ansichten dieser Autoren nach wird der Stiel von einem Stück der hinteren (d. h. ventralen) Oberfläche des Infusors, der sog. Scopula, ausgeschieden. Nach FAURÉ-FREMIET kann die Scopula als eine Modifikation eines Wimperfeldes gelten. Für die Scopula sind die in Form von Stäbchen veränderten Wimpern charakteristisch, deren Zwischenräume als Stielausscheidungsorte erscheinen (Sekretion nach FAURÉ-FREMIET und Keratinisation nach COLLIN). Als Resultat einer derartigen Struktur des ausscheidenden Stückes wird der Stiel als ein Bündel Röhrchen vorgestellt, morphologisch ist das Bündel einer durchbohrten Cuticula der Metazoa gleichwertig (s. FAURÉ-FREMIET).

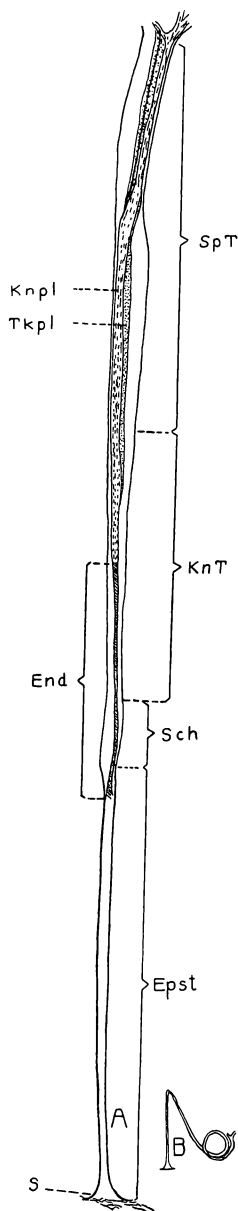
Dieses Bündel von Röhrchen ist von einer cylindrischen Scheide umgeben („gaine externe“ von FAURÉ-FREMIET 1904, 1905), welche auf der inneren Peripherie des die Scopula umgebenden Saumes („bou-

rellet periscopulien“ von FAURÉ-FREMIET) hervorsteht. Die Mannigfaltigkeit der Vorticellidenstiele wird vollständig vom Gesichtspunkte dieser einfachen morphologischen Beziehungen erklärt.

FAURÉ-FREMIET führt (1905) die Beschreibung der Stielentwicklung bei *Vorticella*, die im allgemeinen der Stielentwicklung bei *Zoothamnium* entspricht, an.

Bei dem angehefteten Macrozoiden von *Zoothamn. arbuscula* wird gleich nach der Ausscheidung der Basalplatte der Stiel in Form eines hohlen Rohres ausgeschieden. Die Länge dieses Stückes ist 0,6—1,8 mm (s. Textfig. 23, 23 a u. Tab. VI). Dieser Teil des Stieles ist vollständig den Stielen der Vertreter der Acontractilia ähnlich.

Das Macrozoid mit seinem Stiele erinnert in diesem Stadium an eine einzelne *Epistylis* (von dem Moment der Anheftung des Schwärmers und bis zur ersten Teilung). In der ersten Arbeit des Verf. über *Zoothamn. arbuscula* ist dieses Stadium als „*Rhabdostyla*“-Stadium genannt, was nicht sehr passend ist, da die Vertreter der Gattung *Rhabdostyla* (wenigstens nach FAURÉ-FREMIET (1904 u. 1905)) bei *Rhabdostyla arenicolae* und *Rhabd. ovum* außer dem sich nicht reduzierenden Stiel noch ein Stück des Infusorienkörpers, welches in sein Inneres hineingewachsen ist, aufweisen. (Nach FAURÉ-FREMIET's Ansicht bildet die *Rhabdostyla*, dem Typus ihres Stielbaues nach, den Übergang zu den Contractilia.) Es bleibt



Textfig. 24. Der Hauptstiel der *Zoothamnium*-Kolonie. A. Epst = unkontraktiler Teil des Stieles; Sch = sog. „Scharnier“ — d. h. Biegungsstelle des Stieles bei der Kontraktion; KnT = der sich gerade biegende Teil des Stieles; SpT = der sich spiralig aufrollende Teil; End = sog. „Sehne“ des Stieles; Knpl = Kinoplasma des Stiefadens; Tkpl = Tekoplasma desselben. ZEISS AA. Comp. Oc. 6. Tubusl. 13,6. Niveau des Arbeitstisches. Zeichenapparat. Verkl. $\frac{2}{5}$. B. Der Stiel im Kontraktionszustand.

nichts anderes übrig als für dieses Stadium die Benennung „*Epistylis*“-Stadium zu nehmen.

Die Anwesenheit eines unkontraktilen Teils des Stieles an seiner Basis wird von WESENBERG-LUND für *Zoothamn. arbuscula* unbegründet verworfen (1925). Dieser Autor findet dieses Merkmal für *Zoothamn. geniculatum* AYRTON, welches letztere meiner Ansicht nach mit *Zoothamn. arbuscula* EHRBERG identisch ist, charakteristisch.

Für *Zoothamn. arbuscula* EHRBERG wurde der unkontraktile Teil des Stieles, welcher keine Myoneme enthält, schon von ENGELMANN (1875) und auch von BÜTSCHLI (1887—89) beschrieben. Nach ENGELMANN beträgt die Länge dieses Teiles 0,4—0,6 μ (vgl. meine Angaben S. 432).

Der Zeitverlauf der Ausscheidung dieser Stielabteilung variiert ziemlich stark. Im Sommer wird auf die Ausscheidung dieses Teils im Mittel ca. 1 Stunde gebraucht. Im Frühling geht überhaupt jede Entwicklung ein wenig verlangsamt vor sich.

Schließlich sind noch zwei Erscheinungen für das „*Epistylis*“-Stadium charakteristisch: erstens das Verschwinden der Granulanhäufung in dem basalen Teile des Infusorienkörpers, und zweitens eine energische Cyclose des Protoplasma, welche den Großkern mitführt.

Im allgemeinen ist die Granulanhäufung für das Schwärmerstadium charakteristisch. WESENBERG-LUND (1925) paßt irrtümlich die Zeit ihres Verschwindens der Periode der Stiefadenentwicklung an, und meint aus diesem Grunde, daß die Körner dieser Anhäufung (oder „dark mass“ wie er sie nennt) unmittelbar an der Bildung der Stielmyoneme Anteil nehmen. BÜTSCHLI (1887—89) betrachtet die Körner in dem hinteren Teile des Macrozoidenkörpers als Exkretkörner.

ENGELMANN meint, daß die Körneranhäufung im hinteren Teile des Infusorienkörpers als derjenige Vorrat auftritt, aus welchem die Myoneme des Stieles gebildet werden. Andererseits sagt er auf Grund seines Fundes analoger Einschlüsse bei der Acontractilia, daß diese Granula auch für die Bildung der Stielwandung von Bedeutung seien.

Das „*Epistylis*“-Stadium ist noch hinsichtlich der Encystierung interessant (Cysten 2. Art s. S. 483 und Textfig. 55). Ein Stiel mit Durchschnittslänge von ca. 400 μ wird vor der Cystenbildung ausgeschieden. Der Stiel wächst bis zu dieser Länge an, hört zu wachsen auf, und weiter beginnt der ihn vergrößernde Macrozoid sich zu encystieren. Solche Cysten werden bei *Epistylis plicatilis*

beobachtet (CLAPARÉDE u. LACHMANN 1856) und auch bei den Suctoria (COLLIN 1912—13).

Doch ist das Schicksal der sich in der Cyste befindenden Infusorien etwas verschieden bei *Zoothamn. arbuscula* einerseits und bei *Epistylis plicatilis* andererseits. Während bei *Zoothamn. arbuscula* aus der Cyste bei der Excystierung Schwärmer entstehen, durchbricht das Infusor bei *Epistylis plicatilis* die obere Seite der Cyste und setzt das Wachstum des alten Stieles (d. h. des Cystenstieles) fort.

Auf diese Weise haben wir bei *Zoothamn. arbuscula* bei der Excystierung nicht die Fortsetzung des Wachstums und keinen allmählichen Übergang zu dem weiteren Stadium, sondern den Rückgang zu dem Anfangsstadium und dann die Wiederholung der von dem gegebenen Macrozoid schon durchgegangenen Stadien (des Schwärmers und ersten Stadien der Stielbildung).

Ich bin nicht geneigt, den gegebenen Fall als Beispiel einer umkehrbaren Entwicklung zu betrachten. Eher könnte man ihn als ein Beispiel der Plastizität im Übergange aus einem Stadium in das andere ansehen.

Im allgemeinen werden die Schwärmer bei der Mehrzahl der kolonienbildenden Peritricha gebildet, nachdem die Kolonie eine gewisse Grenzenentwicklung erreicht (FAURÉ-FREMIET 1904 u. 1922) hat, oder in gewissen ungünstigen Verhältnissen. Bei *Zoothamn. arbuscula* kann der Schwärmer nur bis zu einer gewissen Grenze angewachsene Individuen (Macrozoiden) bilden, doch wird diese Fähigkeit zur Schwärmerbildung durchaus nicht nur auf die auf der Mutterkolonie sitzenden Macrozoiden beschränkt, sondern auch Macrozoiden, welche das freie Stadium durchgemacht und Stiele ausgeschieden haben, sind auch imstande, Schwärmer zu bilden. Auf diese Weise ist die Schwärmerbildung im „*Epistylis*“-Stadium nur der Ausdruck einer allgemeinen Erscheinung der Bildung der Schwärmer durch die Macrozoiden.

Sobald aus der Cyste ein Schwärmer entsteht, wäre es interessant zu prüfen, inwiefern *Zoothamn. arbuscula* in ungünstigen Verhältnissen in demselben „*Epistylis*“-Stadium unmittelbar Schwärmer zu geben, fähig wäre.

Wenn man das Köpfchen von dem Stiele in dem „*Epistylis*“-Stadium abschneidet, so geht folgender Regulationsprozeß vor sich: erstens verliert das von dem Stiele abgeteilte Macrozoid seine ovale Form und wird kugelförmig, an seinem basalen Teile werden Falten gebildet, und nach einiger Zeit fängt die Ausscheidung des Stieles wieder an, wobei die Körperform mehr oder weniger kugelförmig

bleibt und die Falten an dem hinteren Ende des Körpers verschwinden. Weiter kann der Prozeß zweifach vor sich gehen.

Entweder geht das Wachstum des Stieles auf gewöhnlichem Wege vor sich, d. h. die Anlage des Stieles nimmt ihren Anfang und weiter entwickelt sich eine normale Kolonie mit dem Unterschiede jedoch, daß ihr Hauptstämmchen in seinem unterem Teile nicht normal ist, sondern einerseits keine Sohle (resp. Basalplättchen) hat, und andererseits hat der im „*Epistylis*“-Stadium ausgeschiedene Teil des Stieles eine geringere Länge als im Falle normaler Entwicklung. Man gewinnt den Eindruck, als ob der von dem Stiele abgerissene Macrozoid, nach zeitweiligem Stillstand, seine Entwicklung fortsetzt, und zwar von dem Moment an, wo er durch das Einschalten des Experimentes unterbrochen wurde.

Oder der Prozeß geht zuweilen anders vor sich: es beginnt wie im ersten Falle ein Teil des unkontraktilen Stieles sich auszuschneiden, aber er gelangt nicht bis zur Anlage des Stielfadens. Nach Ausscheidung eines kleinen Stielteils beginnt das Macrozoid, sich zum Übergang in den beweglichen Schwärmerzustand vorzubereiten. Die zerstäubten (oder aufgelösten) Granula der Körneranhäufung akkumulieren im basalen Teile des Macrozooids wiederum in Form eines dunklen Ringes. Ferner werden Wimpergebilde des lokomotorischen Kranzes angelegt und nach einiger Zeit von 5—20 Stunden von dem Moment des Abreißen an haben wir einen ausgebildeten Schwärmer, der sich von dem Stiele losreißt und fortschwimmt.

In Kulturbedingungen, welche beständig ungünstig waren, hatte ich die Gelegenheit, ein willkürliches Verlassen der Stiele durch die Macrozooiden im „*Epistylis*“-Stadium zu beobachten.

Meiner Ansicht nach sprechen alle diese Beobachtungen für die in diesem Stadium noch erhaltene Fähigkeit des Macrozooids, bei gewissen ungünstigen Bedingungen (anscheinend gerade bei solchen, die für das Wachstum des Stieles ungünstig sind) einen Schwärmer zu ergeben.

Als eine mehr oder weniger wahrscheinliche Annahme könnte man sagen, daß die Fortsetzung des Stielwachstums durch das abgerissene Köpfchen im „*Epistylis*“-Stadium ein typischer Prozeß ist, während die Bildung des Schwärmers (nach der Ausscheidung durch das Köpfchen eines gewissen Stielstückes, was von Wichtigkeit ist) einen atypischen, von ungünstigen äußeren Bedingungen abhängigen Prozeß vorstellt.

Bei späteren Entwicklungsstadien des Stieles, wenn die Anlage der Myoneme entsteht, ist es mir nicht gelungen, eine Schwärmer-

bildung zu beobachten. Es gelang mir durch das Experiment einen Schwärmer nur einmal und zwar im „*Rhabdostyla*“-Stadium zu erhalten. Es ist zu vermuten, obgleich es nicht bewiesen ist, daß von diesem Moment an Individuen der Kolonie von *Zoothamn. arbuscula* ihre Fähigkeit zur Schwärmerbildung verlieren, bis zu dem Moment, wenn die Kolonie selbst neue Macrozoiden zu bilden anfängt.

Weitere Stadien der Stielbildung.

Die nächstfolgenden Stadien der Stielbildung werden von der Bildung des Stielfadens einerseits und der „Sehne“ des, das Ende des Stielfadens zu dem Grundteile des Stieles befestigenden Elements andererseits charakterisiert („verge élastique“ FAURÉ-FREMIET 1905). Nachdem der Stiel eine gewisse Länge erreicht hat, geschieht ein eigenartiger Prozeß, welcher in der Zerteilung der sekretierenden ringförmigen Skopula in zwei konzentrische Ringe ausgedrückt wird.

Der Moment dieser Zerteilung entspricht dem Moment der Absonderung von dem im „*Epistylis*“-Stadium sich befindenden Rohre, des zweiten Rohres (oder eines Stabes), welches wie in eine Scheide, in die äußere Röhre hineingefügt ist (s. Textfig. 24). (Vgl. FAURÉ-FREMIET 1905). Die Ausscheidung des inneren und des äußeren Rohres geht mit verschiedener Geschwindigkeit vor sich und die Differenz dieser zwei Geschwindigkeiten bestimmt die Geschwindigkeit des Einwachsens des hinteren Teiles des Infusorienkörpers in das Innere des Stieles. (Es ist selbstverständlich, daß die Geschwindigkeit der Ausscheidung des äußeren Rohres größer ist als die des inneren.) Ferner beginnt bald nach dem Anfange des Hineinwachsens in das Innere des Stieles eines Körperteiles des Infusors, in diesem Teile eine charakteristische Differenzierung der Myoneme des Stieles und deren Scheide vorzutreten.

Die Kenntnis dieser Erscheinungen genügt vollständig, um den ganzen Mechanismus der Stielbildung zu begreifen. (Nach der Arbeit von KOLTZOFF (1911—1913) ist die „Sehne“ des Stieles nicht ein Stück des letzteren, kein sekretiertes Gebilde, sondern die Fortsetzung der Stütz fibrillen des Stielfadens selbst.)

Schon gleich am Anfang des *Rhabdostyla*-Stadiums finden einige Eigentümlichkeiten in dem Prozeß der Ausscheidung des äußeren Rohres (d. h. des Stieles) statt, und zwar wird der letztere an einem bestimmten Stücke viel dünner und folglich auch biegsamer als auf dem übrigen Teile; auf diese Weise geschieht die Bildung des „Scharniers“, der Bruchstelle des bei der Kontraktion gebildeten

Stieles. Wenn der verdünnte Teil des Stieles einen Bruch ermöglicht, so gibt im Gegenteil der dickere Teil dem Stiele die Fähigkeit, nach Abschluß der Kontraktion des Stiefadens sich wieder gerade aufzurichten. Auf diese Weise wirkt der Stiel selbst kraft seiner Elastizität wie ein Antagonist der Myoneme des Stiefadens (s. Textfig. 24).

Dem Hineinwachsen eines Stückes des Infusorienkörpers in das Gebiet des Stieles der Anlage des zukünftigen Stiefadens gemäß, geschieht in dem letzteren eine Differenzierung in die eigentliche Myoneme des Stieles und auf das sie umgebende Plasma („Teko- und Kinoplasma“ KOLTZOFF 1911—1912). Jedoch wird die Stielmyoneme erst in dem Moment der ersten Teilung des Kolonienstammhalters definitiv formiert. Für den ausgebildeten Stiel des Hauptstämmchens der Kolonie ist eine gewisse Konstanz der Dimensionen der Teile charakteristisch. Dies ist aus der angeführten Tabelle (Tab. VI, Textfig. 23) in Form der Mittelwerte M und extreme Varianten Lim. zu sehen.

Tabelle VI.

	M mm	Lim. mm
1. Der unkontraktile Teil des Stieles (ep)	1,0	0,6—1,8
2. Die „Sehne“ des Stieles (end)	0,5	0,4—0,8
3. Stiefaden (my)	1,5	1,3—1,8
4. Der ganze Stiel (st)	3,2	2,6—4,0

Die Angaben stimmen mit WESENBERG-LUND, welcher die Länge des Stieles gleich 2,5—3 mm angibt, überein.

Ein wenig anders sind die Angaben von ENGELMANN (1875), bei dem der ganze Stiel gleich 0,8—1,4 mm bei einem unkontraktilen Teile, welcher gleich 0,4—0,6 mm ist.

Der allgemeine Zeitraum der Entwicklung des Stieles schwankt zwischen 3—4 Stunden (nach WESENBERG-LUND 13 Stunden).

Bei WESENBERG-LUND (1925) ist eine in den Hauptzügen richtige Beschreibung des Stieles vorhanden. In den Einzelheiten kommen jedoch bedauernswerte Ungenauigkeiten vor, so z. B. beschreibt er die kegelförmige Erweiterung der „Sehne“ in seinem unteren Teile, anscheinend durch die Ansicht des optischen Schnittes getäuscht, als zwei Stränge. Ferner beschreibt er im Gebiete des „Scharniers“ des Stieles gewisse Scheiben, welche tatsächlich nur als Falten des Stieles erscheinen. Im Unterschied von dem Stiel

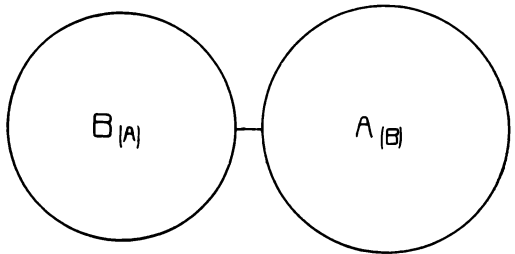
erscheint die „Sehne“ nach WESENBERG-LUND als kein Produkt der Sekretion, sondern nur als die Fortsetzung der äußeren Myonemenscheide. (Den Muskelscheiden und Sehnen bei den Wirbeltieren analog).

Die Stielmyoneme erhalten die Kontraktilität einige Zeit vor dem Erreichen der Hälfte ihrer Länge. Bei verschiedenen Arten der Vorticelliden, welche in diesem oder jenem Grade der Endentwicklung der Stielmyoneme sich befinden (FAURÉ-FREMIET 1905), dürfte man das Stadium, von dem Moment der Anlage des Stielfadens an und bis zu dem Anfang der morphologischen Differenzierung in derselben Sprosse als das „*Rhabdostyla*“-Stadium bezeichnen (mit *Rhabdostyla ovum* und *Rh. arenicolae* analog s. FAURÉ-FREMIET 1904 u. 1905).

Das Stadium vom Anfang der Differenzierung und bis zu dem Moment, wenn der Stiel alle für den Stiel von *Zooth. arbuscula* charakteristische Eigenschaften erreicht hat, kann man als „*Intranstylum*“-Stadium (entsprechend den Vertretern der Art *Intranstylum* FAURÉ-FREMIET 1904 u. 1905) bezeichnen; und zuletzt als letztes Stadium ergibt sich das eigentliche „*Zoothamnium*“-Stadium.

Erste Teilung des Macrozoiden, Stammhalters der Kolonie.

Sobald der Hauptstiel seine endgültige Länge erreicht hat beginnt die Teilung des Macrozoiden. Der Kolonienentwicklung geht so regelmäßig vor sich, wie in Hinsicht der Proportionen der einzelnen Individuen, so auch im Sinne ihrer Lage, und endlich im Sinne des Tempos ihrer Teilungen, daß das äußere Bild dieses Prozesses in seiner Regelmäßigkeit an die Furchung des Metazoa-keimes, im Falle einer determinativen Entwicklung erinnert.

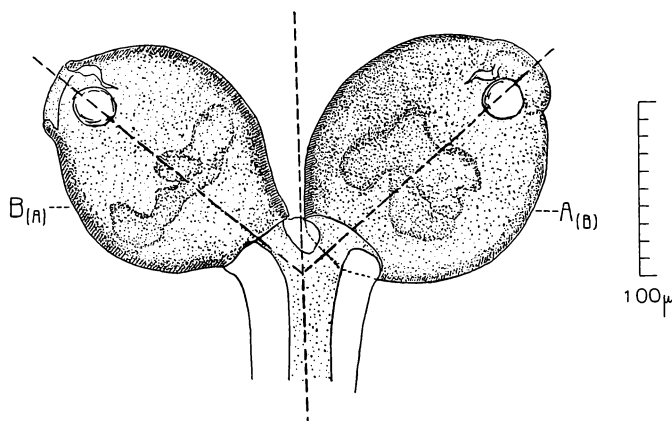


Textfig. 25. Stadium der zwei Individuen. — Schema von unten.

Bei der ersten Teilung teilt sich der Macrozoid in zwei ungleiche Individuen (s. Textfig. 25, 26).

Um die Kolonienentwicklung bequemer zu analysieren, dürfte man bestimmte Bezeichnungen für bestimmte Individuen gebrauchen. Das große Individuum in der ersten Teilung wird durch A bezeichnet, und das kleinere durch B. Um zu zeigen, wie das andere

Tochterindividuum gestaltet ist, wollen wir nach dem das gegebene Individuum bezeichnende Symbol in Klammern das Symbol ihres entsprechenden Schwesterindividuums stellen, dann wird unser größeres Individuum A als $A_{(B)}$ und das B als $B_{(A)}$ bezeichnet.



Textfig. 26. Stadium von zwei Individuen in der Entwicklung der Kolonie. (Für Bezeichnungen s. Text.) ZEISS DD. Comp. Oc. 6. Tubusl. 13,6. Niveau des Arbeitstisches. Zeichenapparat. Verkl. $\frac{2}{5}$.

Zur allgemeinen Orientierung in den Bezeichnungen wird eine Tabelle (Tab. VII) angeführt, welche gleichzeitig auch den Entwicklungsgang der Kolonie anzeigt. Im allgemeinen dauert die Teilung eine Halbstunde. Die Stiele der Tochterindividuen bilden einen Winkel untereinander, wie auch je einen Winkel zur Achse der Hauptstämmchen der Kolonie. Letztere zwei Winkel sind mehr oder minder untereinander gleich, und entsprechen folglich der Hälfte des Gemeinwinkels (s. Textfig. 26).

Zweite Teilung (4 Individuen).

Nachdem die Tochterindividuen Stiele ca. 30μ lang während einer halben Stunde ausgeschieden haben, schreiten beide Individuen synchron zu einer zweiten Teilung.

Die zweite Teilung ist interessant, weil sie vier Individuen von ungleichen Dimensionen bildet. Eines von ihnen ist im Vergleich zu den drei übrigen sehr klein. Das Individuum $A_{(B)}$ teilt sich in die Individuen $A_{(C)}$ und $C_{(A)}$, von denen das erste größer als das zweite ist (s. Tab. VII u. Textfig. 27, 28). Die Relation der Dimensionen dieser zwei Individuen zueinander ist der Relation der Dimensionen

der $A_{(B)}$ und $B_{(A)}$ Individuen, die als Resultat der ersten Teilung sich ergeben, annähernd gleich.

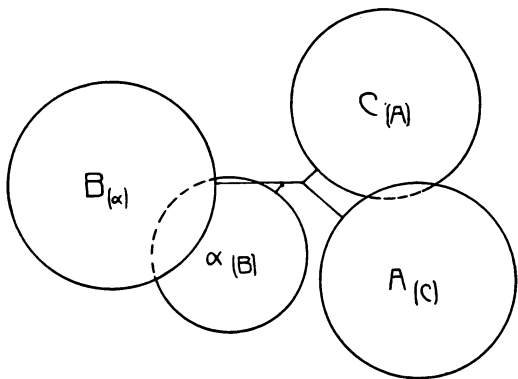
Dagegen zeichnet sich die Teilung des Individuums $B_{(A)}$ in die Individuen $B_{(\alpha)}$ und $\alpha_{(B)}$, scharf von der Teilung des Stammhalter-macrozoiden ab, und ebenso von der Teilung des Individuums $A_{(B)}$, insofern als das Individuum $\alpha_{(B)}$ im Vergleich mit dem Individuum $B_{(\alpha)}$ sehr klein ist (s. Tab. VII u. Textfig. 26, 27).

Die Richtung der Teilungsachsen ($A_{(B)}$ und $B_{(\alpha)}$) zeigt in der zweiten Teilung einen Unterschied von 90° für die beiden Individuen, d. h. diese Achsen liegen in zwei zu der Ebene PQ der ersten Teilung senkrecht orientierten Ebenen P'Q' und P''Q'', welche miteinander einen Winkel von ca. 100° bilden, einen uns schon bekannten Winkel, welcher von den Stielen der zwei Tochterindividuen der ersten Teilung gebildet wird.

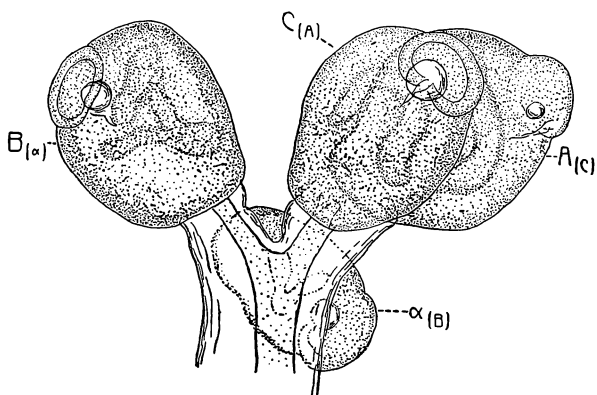
Die Form des Körpers der aus dieser Teilung entstandenen Infusorien wird mehr länglich, am meisten langgestreckt

ist das Individuum $\alpha_{(B)}$, welches seinem Ansehen nach an einen Microzoiden erinnert.

Die für die zweite Teilung charakteristische Wendung der Teilungsachsen auf 90° bestimmt in weiterer Entwicklung die ganze Form der Kolonie. Wenn es keine Wendung auf 90° (und nur auf



Textfig. 27. Stadium von vier Individuen (Schema von unten — dextroptre Kolonie).



Textfig. 28. Stadium von vier Individuen in der Entwicklung der Kolonie. (Für die Vergrößerung s. Textfig. 26.)

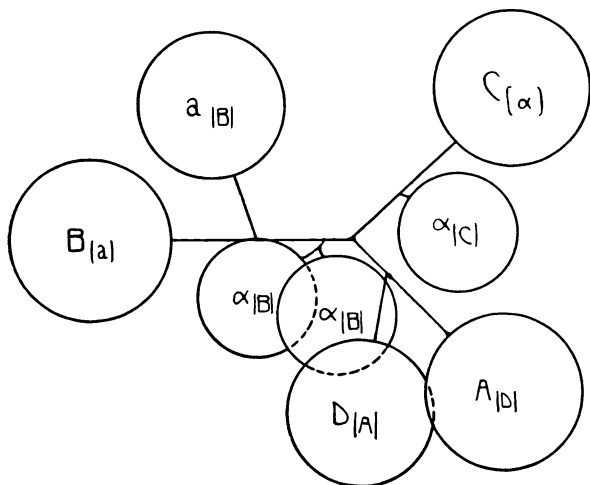
180°) geben sollte, würden alle Individuen und Stiele der Kolonie in einer Ebene gelegen.

Im gegebenen Fall verwandelt sich die Kolonie aus einer alternativen (wie bei *Zoothamn. alternans* CL. u. LACHM. oder bei *Zoothamn. Cienkowskii* WRZ.) in eine komplizierte nur dank der Anwesenheit dieser Wendung der Achsen (vgl. S. 390).

Die fernere Verteilung der Teilungsachsen wird von einer gewissen sphärischen Oberfläche definiert. Dieses letztere Stück ist so in Hinsicht des Stieles orientiert, daß man die ganze Kolonie mit einem Schirm mit dem Griff an seiner konvexen Seite versehen, vergleichen könnte. Die Richtung der Stiele der drei Individuen $A_{(C)}$, $C_{(A)}$ und $B_{(\alpha)}$ definiert bis zu einem gewissen Grade die Richtung der drei Meridiane der Oberfläche (s. S. 392 u. Textfig. 2, 3, 6).

Dritte Teilung (8 Individuen).

Die nächstfolgende Teilung gibt synchron oder beinahe synchron acht Individuen, von denen fünf von annähernd gleichen Dimensionen sind, während die drei übrigen etwas kleiner sind und ihrer Form



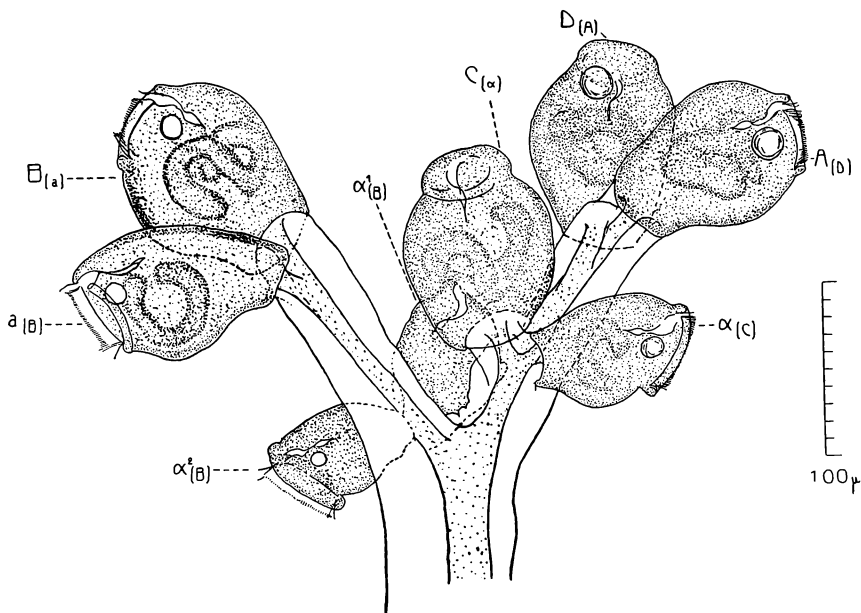
Textfig. 29. Stadium von acht Individuen (Schema von unten).

nach mehr an einen Microzoiden erinnern. Das Individuum $A_{(C)}$ ergibt $A_{(D)}$ und $D_{(A)}$, das Individuum $C_{(A)}$ ergibt $C_{(\alpha)}$ und $\alpha_{(C)}$.

Die Teilung dieses letzteren Individuums erinnert an die Teilung des Individuums $B_{(A)}$.

Im allgemeinen teilt sich die Hälfte der Kolonie (die Individuen $A_{(C)}$ und $C_{(A)}$ in ihrer dritten Teilung nach demselben Typus wie die ganze Kolonie in ihrer zweiten Teilung. Von den vier als Resultat der Teilung erhaltenen Individuen $A_{(C)}$ und $C_{(A)}$ bei der dritten, oder der Individuen $A_{(B)}$ und $B_{(A)}$ bei der zweiten Teilung,

werden drei Individuen von annähernd gleicher Dimension und ein bedeutend kleinerer gebildet. Sollten wir ein wenig vorgreifen, so könnte man zusetzen, daß dieses vierte kleine Individuum in dem Stockaufbau von keiner großen Bedeutung ist, und zwar, während z. B. die Individuen $A_{(C)}$, $C_{(A)}$ und $B_{(\alpha)}$ späterhin alle Kolonienhauptzweige ergeben (das Individuum $B_{(\alpha)}$ — 4 Hauptzweige, $A_{(C)}$ — 3 Hauptzweige und $C_{(D)}$ — 2 Hauptzweige), ergibt das Individuum $\alpha_{(B)}$ nur ein kleines Ästchen an der Basis des Schirmes. Ebenso



Textfig. 30. Stadium von acht Individuen in der Entwicklung der Kolonie.
(Für die Vergrößerung s. Textfig. 26.)

werden auch die Individuen $A_{(D)}$, $D_{(A)}$ und $C_{(\alpha)}$ späterhin das erste und das dritte je 2 Hauptzweige ergeben, und das zweite einen. Das Individuum $\alpha_{(C)}$ gibt bloß ein kleines Ästchen an der Basis der als $C_{(a)}$ und $a_{(C)}$ bezeichneten Zweige.

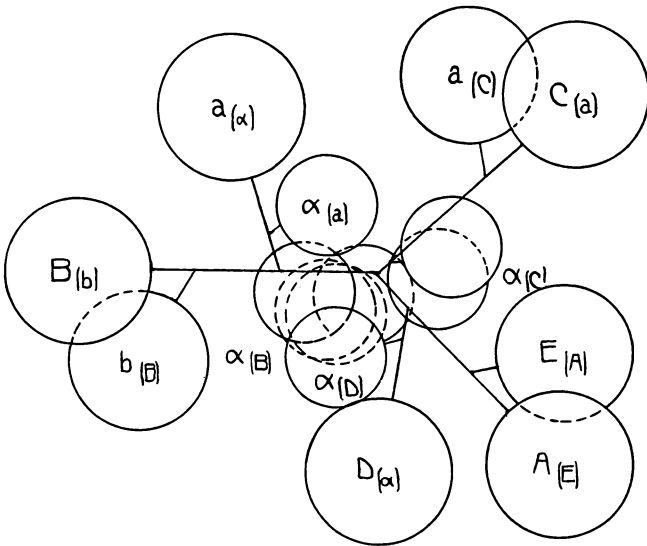
In der anderen Hälfte der Kolonie ergibt das Individuum $B_{(\alpha)}$ die Individuen $B_{(a)}$ und $a_{(B)}$. Das Individuum $\alpha_{(B)}$ teilt sich in zwei fast gleiche Individuen $\alpha^1_{(B)}$ und $\alpha^2_{(B)}$ (s. Tab. VII u. Textfig. 29, 30).

Vierte Teilung (16 Individuen).

Die nächste Teilung geht auch fast synchron vor, zuweilen bleiben die Individuen etwas zurück.

In dieser wie auch in den vorgehenden Teilungen wird eine ge-

wisse Anzahl von Individuen in zwei, beinahe gleiche Tochterindividuen, und der andere Teil ungleichmäßig geteilt. So ergibt $A_{(D)}$, indem es sich teilt, $A_{(E)}$ und $E_{(A)}$, von denen das erste nur ein wenig größer als das zweite ist. $D_{(A)}$ dagegen teilt sich in ein großes Individuum $D_{(1\alpha)}$ und in ein kleines $1\alpha_{(D)}$ [= $D_{(\alpha)}$ und $\alpha_{(D)}$]; ferner ergibt $C_{(\alpha)}$ zwei beinahe an Dimension gleiche Individuen $C_{(a)}$ und $a_{(C)}$, von denen das erste größer als das zweite ist. Ferner ergibt $\alpha_{(C)}$ zwei Individuen $\alpha^1_{(C)}$ und $\alpha^2_{(C)}$, von denen das erste etwas das zweite überragt. Es ist nicht schwer zu bemerken, daß die Teilung der



Textfig. 31. Stadium von 16 Individuen (Schema von unten).

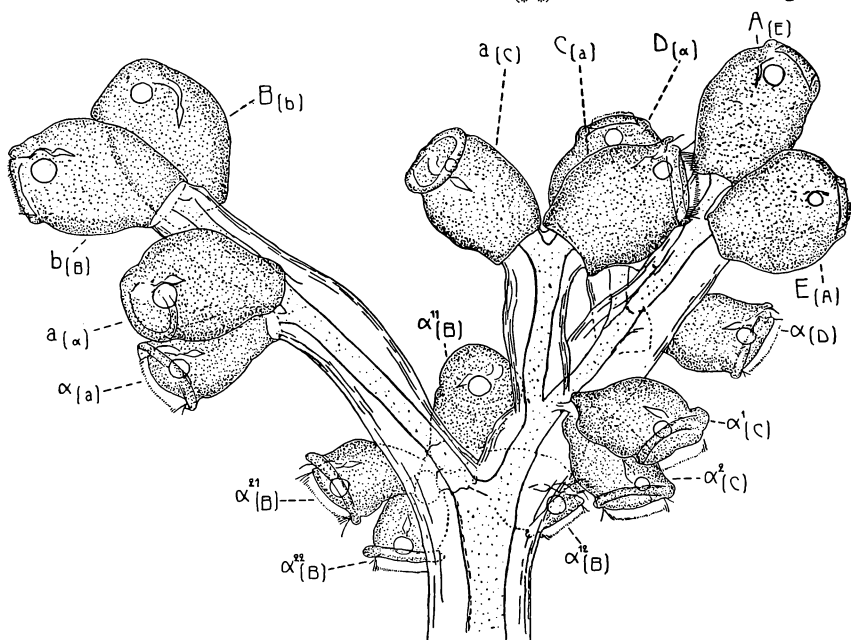
Individuen $C_{(\alpha)}$ und $\alpha_{(C)}$ den Teilungen der Individuen $B_{(\alpha)}$ und $\alpha_{(B)}$ (in dem vorhergehenden Stadium) in Hinsicht der Relation der Dimensionen ihrer Teilungsprodukte sehr ähnlich ist (s. Textfig. 31, 32).

Der Gedanke entsteht von selbst, daß die Teilungen im Anfang der Kolonienentwicklung einer gewissen Regel unterworfen sind. Man kann dieselbe folgenderweise formulieren:

1. Wenn wir eine Teilung in zwei Individuen haben, welche sich an Dimension wenig voneinander unterscheiden, so teilt sich das größere von ihnen bei der nächsten Teilung in zwei beinahe gleiche Individuen, d. h. nach demselben Typus wie das Stammhalterindividuum. Das kleinere im Gegenteil ergibt ein Tochterindividuum, welches das andere an Größe bedeutend übertrifft. (Bildung der α -Individuen.)

2. In einer Reihe nachfolgender Generationen der Individuen des Stockes darf man die, welche größer bleiben, Achsenindividuen nennen, sobald sie die Richtung dieser oder jener Zweige bestimmen.

Das Individuum $A_{(*)}$ ist dasjenige, welches gleich vom Anfang der Entwicklung der Kolonie an größer im Vergleich zu seinem Schwesterindividuum in entsprechender Teilung geblieben ist. Auf diese Weise definiert das Individuum $A_{(*)}$ die Achsenrichtung der



Textfig. 32. Stadium von 16 Individuen in der Entwicklung der Kolonie. (Für die Vergrößerung s. Textfig. 26.)

ganzen Kolonie (besonders im Vergleich mit *Zoothamn. Cienkowski* s. S. 390).

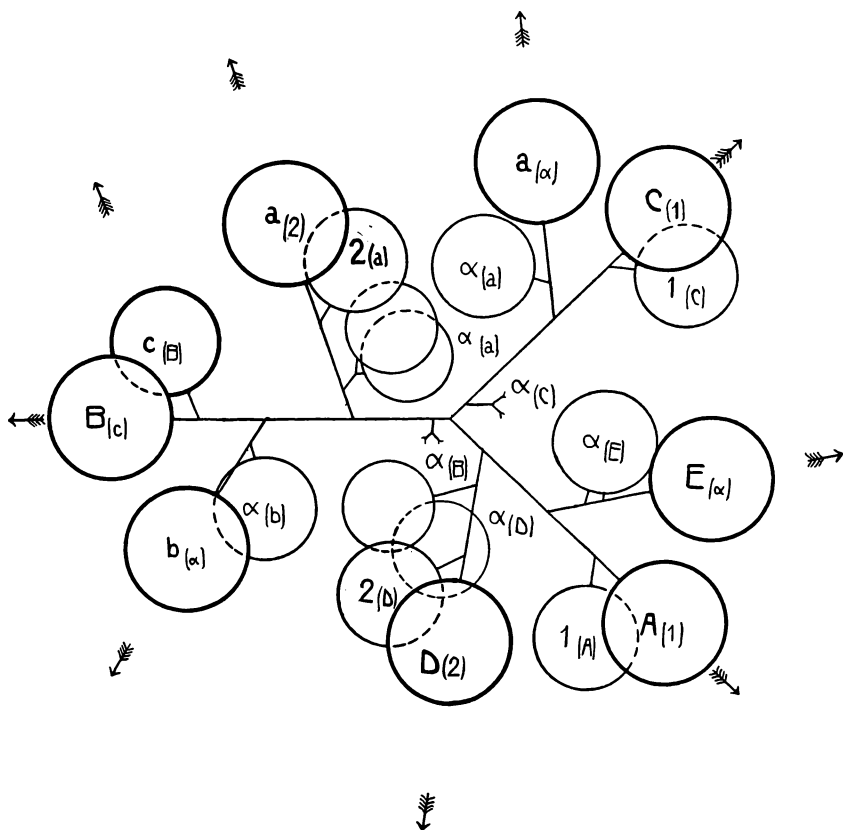
Das Individuum $B_{(*)}$ ist dasjenige, welches in einer Reihe von Generationen das größere bleibt, jedoch nicht für die ganze Kolonie, sondern für deren eine Hälfte.

Nach dem Vorhergesagten wird es selbstverständlich sein, daß das Achsenindividuum keine kleine α -Individuen ausscheidet mit Ausnahme der Teilung, welche nach seiner Abtrennung von dem Achsenzweige höherer Ordnung erfolgt. Das Individuum A scheidet niemals α -Individuen ab.

3. Wenn wir vier Individuen von demselben Stammhalter erhalten haben, so wird die Länge der Stielabteilungen von der ersten

Verzweigung bis zur zweiten eine größere für das größere Individuum sein (welches sich beinahe gleichmäßig teilt) als für das kleinere (welches sich stark ungleichmäßig teilt) (s. Textfig. 30 ff.).

4. Das Schicksal der Individuen (α -Individuen), welche bedeutend kleiner bleiben ist das folgende: sie nehmen keinen Anteil an der



Textfig. 33. Stadium von 28 Individuen (Schema von unten — dextroptre Kolonie).

Bildung der neun Hauptzweige und verweilen entweder an den Basen dieser letzteren oder an früheren Verzweigungsstellen, wo sie späterhin kleine abortive Ästchen ergeben, — z. B. an der Stelle der Absonderung einer ganzen Hälfte der Kolonie befindet sich das Individuum $\alpha_{(B)}$, welches späterhin nur ein kleines Ästchen von 15—30 Individuen ergibt.

Die Wiederholung eines und desselben Prinzips der Bildung von Stammhaltern verschiedener Zweige definiert die Anwesenheit „ähnlicher“ Gruppierungen der Individuen (s. S. 405).

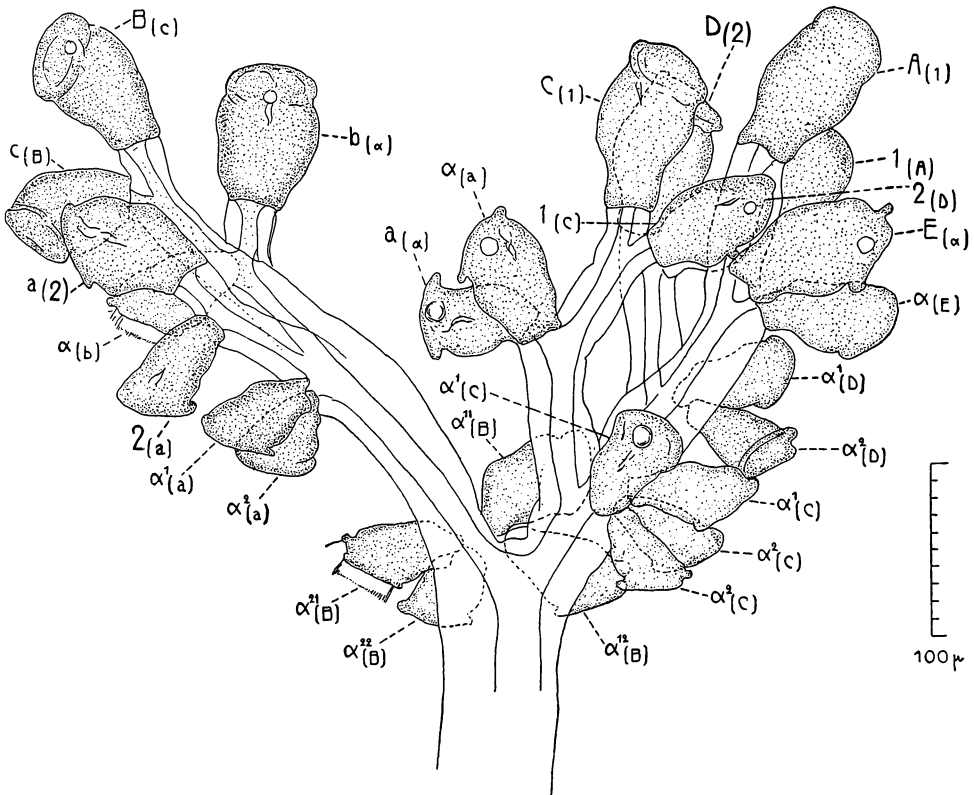
So z. B., wenn wir von diesem Begriff ausgehen.

$$\begin{aligned} A_{(B)} \text{ und } B_{(A)} &\sim A_{(C)} \text{ und } C_{(A)} \\ \text{oder } A_{(C)} \text{ und } C_{(A)} &\sim A_{(D)} \text{ und } D_{(A)} \\ B_{(\alpha)} \text{ und } \alpha_{(B)} &\sim C_{(\alpha)} \text{ und } \alpha_{(C)} \text{ usw.} \end{aligned}$$

Es versteht sich von selbst, daß das Ähnlichkeitszeichen in diesem Falle keine streng mathematische Bedeutung hat, sondern nur zur Aufklärung der sich wiederholenden morphologischen Abhängigkeiten dient.

Fünfte Teilung (ca. 28 Individuen).

Eine fernere Teilung berührt mehr oder weniger gleichzeitig alle Individuen mit Ausnahme der aus vier Individuen, — Nachkommen von $\alpha_{(B)}$, bestehenden Gruppe. Wie aus der Textfigur und aus der Tabelle zu ersehen ist (Textfig. 33, 34, Tab. VII) sind die Teilungen folgende:



Textfig. 34. Stadium von 28 Individuen in der Entwicklung der Kolonie. (Für die Vergrößerung s. Textfig. 26.)

$A_{(E)}$ ergibt $A_{(1)}$ und $1_{(A)}$ und dabei teilt das Individuum A das Stammhalterindividuum nicht des Hauptzweiges ab, sondern des Seitenästchens. Schon bei der vorhergehenden Teilung wurde die Anlage der Hauptzweigestammhalter in dieser Kolonienhälfte abgeschlossen.

$E_{(A)}$	ergibt	$E_{(1\alpha)}$	und	$1\alpha_{(E)}$	[= $E_{(\alpha)}$	und	$\alpha_{(E)}$]
$D_{(1\alpha)}$	„	$D_{(2)}$	„	$2_{(D)}$			
$1\alpha_{(D)}$	„	$1\alpha^1_{(D)}$	„	$1\alpha^2_{(D)}$	[= $\alpha^1_{(D)}$	„	$\alpha^2_{(D)}$]
$C_{(a)}$	„	$C_{(1)}$	„	$1_{(C)}$			
$a_{(C)}$	„	$a_{(1\alpha)}$	„	$1\alpha_{(a)}$	[= $a_{(\alpha)}$	„	$\alpha_{(a)}$]
$\alpha^1_{(C)}$	„	$\alpha^{11}_{(C)}$	„	$\alpha^{12}_{(C)}$			
$\alpha^2_{(C)}$	„	$\alpha^{21}_{(C)}$	„	$\alpha^{22}_{(C)}$			

In der anderen Hälfte der Kolonie (die Nachkommen von $B_{(A)}$ Individuums), als Resultat einer fünften Teilung, trennt sich der letzte Stammhalter des Hauptzweiges ab, nämlich: das Individuum $B_{(b)}$ ergibt $B_{(c)}$ und $c_{(B)}$; im übrigen geht der Prozeß der $A_{(B)}$ -Hälfte der Kolonie analog vor sich.

$b_{(B)}$	ergibt	$b_{(1\alpha)}$	und	$1\alpha_{(b)}$	[= $b_{(\alpha)}$	und	$\alpha_{(b)}$]
$a_{(1\alpha)}$	„	$a_{(2)}$	„	$2_{(a)}$			
$1\alpha_{(a)}$	„	$1\alpha^1_{(a)}$	„	$1\alpha^2_{(a)}$	[= $\alpha^1_{(a)}$	„	$\alpha^2_{(a)}$]

Die Gruppe der Individuen, Nachkommen vom $\alpha_{(B)}$ -Individuum wird in der Teilung zurückgehalten.

Sechste Teilung (ca. 46 Individuen).

Im Zusammenhang mit der Unterbrechung des Synchronismus der Teilungen ist dieses Stadium nicht dermaßen scharf abgegrenzt, was die Konstanz der Individuenanzahl anbetrifft (s. Textfig. 35, Tab. VII).

46 Individuen (welche als Resultat der Teilung von den 28 des vorigen Stadiums entstanden sind).

$A_{(1)}$	ergibt	$A_{(2)}$	und	$2_{(A)}$	
$1_{(A)}$	„	$1^1_{(A)}$	„	$1^2_{(A)}$	— zwei Stammhalter der beiden
$E_{(1\alpha)}$	„	$E_{(2)}$	„	$2_{(E)}$	Hälften der Seitenästchen
					— $1_{(A)}$ (s. S. 407)
$1\alpha_{(E)}$	„	$1\alpha^1_{(E)}$	„	$1\alpha^2_{(E)}$	[= $\alpha^1_{(E)}$ und $\alpha^2_{(E)}$]
$D_{(2)}$	„	$D_{(3)}$	„	$3_{(D)}$	
$2_{(D)}$	„	$2^1_{(D)}$	„	$2^2_{(D)}$	
$1\alpha^1_{(D)}$ und $1\alpha^2_{(D)}$ — bleiben ungeteilt					
$C_{(1)}$	ergibt	$C_{(2)}$	und	$2_{(C)}$	

$1_{(C)}$ „ $1^1_{(C)}$ „ $1^2_{(C)}$
 $a_{(1\alpha)}$ „ $a_{(2)}$ „ $2_{(a)}$
 $1\alpha_{(a)}$ „ $1\alpha^1_{(a)}$ „ $1\alpha^2_{(a)}$ [= $\alpha^1_{(a)}$ und $\alpha^2_{(a)}$]
 (auf Textfig. 33 $\alpha_{(a)}$ ist noch nicht geteilt)
 $\alpha^{11}_{(C)}$, $\alpha^{12}_{(C)}$, $\alpha^{21}_{(C)}$, $\alpha^{22}_{(C)}$ — bleiben ungeteilt.

Es ist nicht schwer sich zu überzeugen, daß die Tendenz in der Teilung zurückzubleiben in verschiedenen Gruppen der α -Individuen beobachtet werden kann.

In der $B_{(A)}$ -Hälfte der Kolonie gehen die Teilungen in ähnlicher Weise vor.

$B_{(c)}$ ergibt $B_{(1)}$ und $1_{(B)}$
 $c_{(B)}$ „ $c_{(1\alpha)}$ „ $1\alpha_{(c)}$ [= $c_{(c)}$ und $\alpha_{(c)}$]
 $b_{(1\alpha)}$ „ $b_{(2)}$ „ $2_{(b)}$
 $1\alpha_{(b)}$ „ $1\alpha^1_{(b)}$ „ $1\alpha^2_{(b)}$ [= $\alpha^1_{(b)}$ und $\alpha^2_{(b)}$]
 $a_{(2)}$ „ $a_{(3)}$ „ $3_{(a)}$
 $2_{(a)}$ „ $2^1_{(a)}$ „ $2^2_{(a)}$
 $1\alpha^1_{(a)}$ und $1\alpha^2_{(a)}$ bleiben ungeteilt
 $\alpha^{11}_{(B)}$, $\alpha^{12}_{(B)}$ teilt sich eine jede
 $\alpha^{21}_{(B)}$, $\alpha^{22}_{(B)}$ bleiben ungeteilt.

Hiermit könnte man die Analyse der früheren Stadien der Kolonienentwicklung beschließen. Es ist zu bemerken, daß die sechste Teilung den Individuen, welche bei Antritt der Conjugation Macroconjuganten werden können, Ursprung gibt. Es sind meistens die Individuen $A_{(2)}$ und $B_{(1)}$ (s. S. 447, Tab. VII u. VIII und auch Textfig. 35, 36). Wir überzeugen uns leicht, daß die Stammhalter aller Hauptzweige des Stockes schon bei der fünften Teilung gebildet wurden (s. Tab. VII und Textfig. 34, s. auch Verf. 1925).

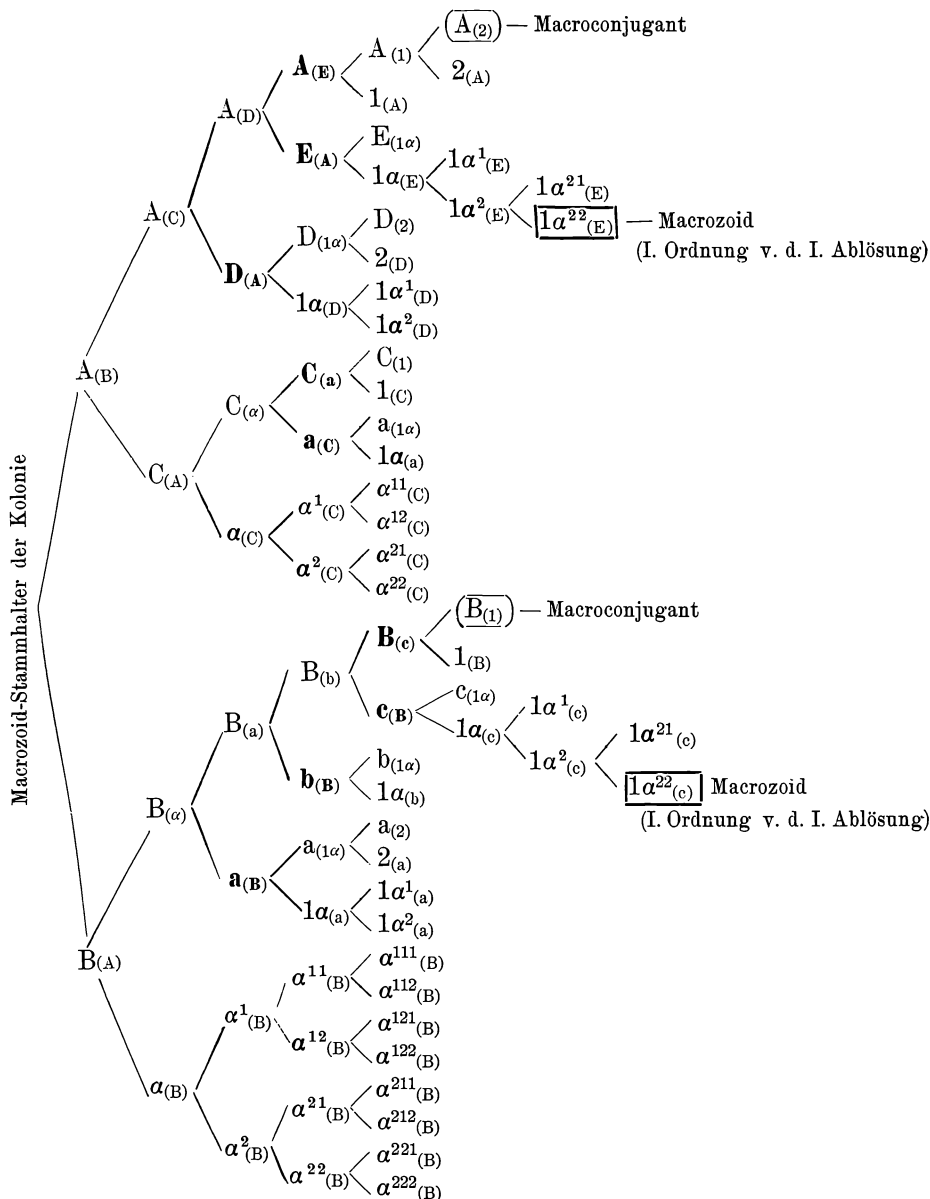
Die Dimension der Individuen nach der sechsten Teilung und auch ihre Form sind schon in der Dimension und der Form den Microzoiden ähnlich. Größer bleiben nur die auf den Enden der Hauptzweige sitzenden Individuen (vgl. WESENBERG-LUND, 1925, TREMBLEY, 1747 und BÜTSCHLI, 1887—1889).

Ferner muß man einige Eigentümlichkeiten, welche für die zwei letzten Teilungen charakteristisch sind, anmerken. Diese sind:

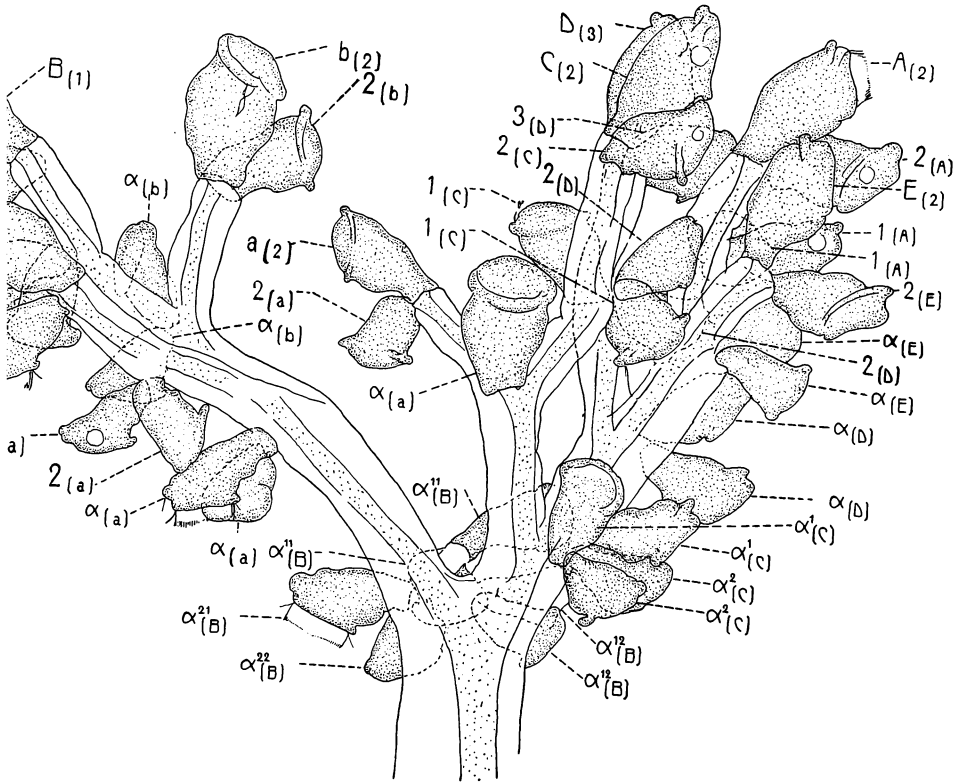
1. Das Anhalten der Teilungen kleinerer Individuen (α -Individuen) im Vergleich zu der größeren Geschwindigkeit der Teilungen großer Individuen. Als Resultat einer solchen Eigentümlichkeit geht das Ausgleichen der Individuendimension in der Kolonie vor sich (siehe WESENBERG-LUND, 1925). Das Nebeneinanderstellen der angeführten Textfig. 34, 35 und der Tabelle VII kann das erwähnte erklären.

Tabelle VII.

Ge- nera- tionen	1	2	3	4	5	6	7	8	
------------------------	---	---	---	---	---	---	---	---	--



2. Das Auftreten der Stammhalter der Seitenästchen an den Hauptzweigen und der Produkte ihrer Teilungen. Im allgemeinen geht die Entwicklung der Seitenästchen etwas anders als die Entwicklung der Hauptzweige vor sich.



Textfig. 35. Stadium von 46 Individuen in der Entwicklung der Kolonie. B₍₁₎ und A₍₂₎ sind Individuen, welche Macroconjuganten werden können. (Für die Vergrößerung s. Textfig. 26.)

Der Stammhalter des Seitenästchens teilt sich in zwei Individuen, von denen eines zum Stammhalter seiner größeren und das andere zu dem Stammhalter der kleineren Teile wird; z. B. ergibt 1_(A) — 1¹_(A) und 1²_(A) (s. auch S. 407), ferner ergibt das Individuum 1¹_(*), indem es sich teilt größeren Teil des Ästchens und das Individuum 1²_(*) ergibt bei der Teilung ein 1²¹_(*) den Stammhalter des kleineren Teils und 1²²_(*), den Stammhalter des Macrozoiden, falls er sich in dem gegebenen Punkte entwickelt haben sollte (vgl. Nodularindividuen S. 409). Dieses Individuum besitzt einen kleinen Stiel, der an

der Basis des Seitenästchens sitzt und sich gewöhnlich nicht teilt. (Fälle der Macrozoidenbildung aus einem als das Resultat noch einer Teilung entstandenen Individuum sind möglich.)

Die ersten Macrozoiden der Kolonie (s. S. 411), welche aus $1\alpha^{22}[\text{c(B)}]$ und $1\alpha^{22}[\text{E}_{(\text{A})}]$ -Individuen entstanden sind, also aus Nodularindividuen der entsprechenden Ästchen $\alpha[\text{c(B)}]$ und $\alpha[\text{E}_{(\text{A})}]$. — Die sechste Teilung ist auf diese Weise die vorletzte für die Bildung des Stammhalters der Macrozoiden der ersten Reihenfolge. Während der siebenten Teilung teilt sich das $\alpha^{21}[\text{E}_{(\text{A})}]$ -Individuum in $\alpha^{21}[\text{E}_{(\text{A})}]$ und $\alpha^{22}[\text{E}_{(\text{A})}]$, von denen das letzte auch der Stammhalter des ersten Macrozoiden ist.

Für $\alpha[\text{c(B)}]$ ist noch eine Teilung nötig, um den Stammhalter des Macrozoiden zu ergeben (s. Tab. VII). Auf diese Weise tritt der Macrozoid in einer Hälfte der Kolonie als ein Individuum der 7. Generation und in der anderen Hälfte als ein Individuum der 8. Generation auf.

Weiteres ist aus der Beschreibung des Stockbaues verständlich (s. S. 410).

Die Entstehung und das Reifen der Macrozoiden vollendet den Cyclus der Kolonie, welcher vielfach während des Sommers wiederholt und von der Conjugationsepidemie und der Cystenbildung unterbrochen wird.

Bildung der Macroconjuganten.

Es wurde bei den kolonienbildenden Vorticelliden, bei denen bis jetzt nur die anisogame Conjugation beschrieben wurde, nicht bemerkt, daß die weiblichen Individuen, Macroconjuganten, zu diesen oder jenen Punkten der Kolonie gehörten und gleichfalls, daß die Anzahl der weiblichen Geschlechtsindividuen in der Kolonie beständig wäre.

Es gibt keine dergleichen Angaben auch für männliche Individuen-Microconjuganten. ENGELMANN (1876) wies bei *Epistylis plicatilis* darauf hin, daß die Entwicklung der Gameten (Conjuganten) nur in einer bestimmten Richtung, in den Grenzen der Kolonie, vor sich geht.

Andererseits hat ENRIQUES (1907) Hinweisungen auf Teilung des indifferenten Individuums in einen Macro- und zwei Microconjuganten, wobei einer von den letzteren, d. h. ein sehr nahe verwandtes Individuum, mit dem Macroconjuganten conjugiert.

Endlich schreibt POPOFF (1908), daß die Prozentanzahl der Präconjuganten der Kolonie von *Carchesium polypinum* in Abhängigkeit von der Temperatur entweder zugunsten der Microconjuganten,

bei niedriger, oder zugunsten der Macroconjuganten bei hoher Temperatur, verändert wird.

Sollte man die Angaben von WESENBERG-LUND verwerfen, so wären die bei der Untersuchung der Conjugation bei *Zoothamnium arbuscula* erhaltenen Angaben von den bei anderen Vorticelliden ermittelten Angaben verschieden. Während wir bei den letzteren eine bedeutende Labilität und Plastizität in den Präconjugationsprozessen bemerken, sind bei den *Zoothamn. arbuscula* diese Erscheinungen bestimmten Regeln unterordnet.

Im ganzen ist die Kolonie von *Zoothamn. arbuscula* wie auch die Kolonien anderer Vorticelliden potentiell monoecisch, unterscheidet sich aber durch einen definierten Wechsel der Entstehung der Individuen der Kolonie von den anderen Vorticelliden. Junge Kolonien entwickeln weibliche Individuen-Macroconjuganten, eine reifere Kolonie entwickelt bis zum Schluß ihres individuellen Lebens Microconjuganten.

Für die Bezeichnung der bei *Zoothamn. arbuscula* beobachteten Beziehungen könnte man den Ausdruck Proterogynie benutzen, mit dem Vorbehalt, daß hier keine Organe oder Zellen in den Grenzen des mehrzelligen Organismus, sondern Individuen des Einzelligen in den Koloniengrenzen vorhanden sind.

Es wäre zunächst angemessen, die Frage von der Entstehung der Macroconjuganten in der Kolonie von *Zooth. arbuscula* zu erörtern.

Wie schon im vorhergehenden Paragraphen bemerkt wurde, können nur zwei Individuen der Kolonie Macroconjuganten werden und dabei muß die Kolonie sich in einem bestimmten Entwicklungsstadium befinden, welches im Maximum der Fälle, der 6. Generation der Individuen von dem Beginn der Bildung der gegebenen Kolonie an entspricht. Abweichungen von dieser Regel können dieses oder jenes Kolonienindividuum betreffen und die Generation beider Conjuganten der Kolonie variieren mehr oder weniger unabhängig (s. Tab. VIII).

Die Lage beider Individuen ist streng fixiert, es sind Stammhalter der zwei Hauptzweige der Kolonie $A_{(E)}$ und $B_{(C)}$, d. h. die Achsenzweige der zwei Hälften der Kolonie (s. oben).

Die zweite Eigentümlichkeit in der Lage beider Macroconjuganten besteht darin, daß jeder von ihnen nahe zu der entsprechenden symmetrischen Zone der Macrozoidenbildung jeder Kolonienhälfte gelegen ist.

Wie es aus dem vorhergehenden leicht zu ersehen ist (siehe S. 443 u. Textfig. 35, 36; Taf. 2 Fig. 6) bilden sich Macroconjuganten gewöhnlich aus dem Stammhalter des Hauptzweiges $A_{(E)}$, nachdem er zwei Stammhalter der Seitenästchen $1_{(A)}$ u. $2_{(A)}$ abgeteilt



Textfig. 36. Allgemeine Ansicht der Kolonie während der Conjugation. Kj = Individuen-Macroconjuganten (zwei für die ganze Kolonie). Sth = Individuen, — Stammhalter der Ersatzzweige. (Für die Vergrößerung s. Textfig. 37.)

hat also aus dem Individuum $A_{(2)}$; auch aus dem Stammhalter des Hauptzweiges $B_{(c)}$ bilden sich dieselben, nachdem er einen Stammhalter des Seitenästchens $1_{(B)}$ abgeteilt hat ($B_{(1)}$ -Individuum). Sollte eine Abweichung von der Regel vorkommen, wäre die Bildung von Macroconjuganten aus Individuen der 7. Generation in beiden Hälften der Kolonie (d. h. aus den $A_{(3)}$ - und $B_{(2)}$ -Individuen); und aus einem Individuum der 5. Generation nur in einer Hälfte der Kolonie, nämlich an dem Zweige $A_{(E)}$ möglich (aus dem $A_{(1)}$ -Individuum). Dieser Umstand gibt die Möglichkeit die Regel festzustellen, daß die Bildung eines Macroconjuganten nach der Ausscheidung aller Stammhalter der Hauptzweige plus wenigstens eines Stammhalters des Seitenästchens jenes Hauptzweiges, dessen Stammhalter zum Macroconjuganten wird, erfolgt (s. Tab. VIII).

Tatsächlich geschieht die Conjugation am öftersten in zwei Punkten der Kolonie, wobei zwei Macroconjuganten sich entwickeln, aber zugleich sind Fälle der Conjugation nur in einem Punkte der Kolonie bekannt; dies kann entweder in dem Fall eintreffen, wenn der Macroconjugant von seinem Partner zufällig nicht gefunden wurde. (Zwei nicht conjugierte Macroconjuganten habe ich an der Kolonie nicht beobachtet, doch ist theoretisch solcher Fall voll-

Tabelle VIII.

Generation Hauptzweig	4	5	6	7	8	Im ganzen an beiden Hauptzweigen
A _(E)	—	5	14	2	—	21
B _(c)	—	—	17	4	—	21
Im ganzen für drei Generationen	—	5	31	6	—	42

ständig denkbar.) Es ist auch ein anderer Fall möglich, nämlich daß der Macroconjugant aus irgendwelchem Grunde auf einer der Kolonienhälften abwesend ist.

Eine von den zwei Ursachen der nicht zustande gekommenen Conjugation ist nicht schwer festzustellen, weil, wie es sich bewiesen hat, die Bildung des Macroconjuganten unabhängig von der Conjugation das Anhalten des Wachstums des entsprechenden Hauptzweiges bestimmt.

Es werden Kolonien von ziemlich großer Dimension getroffen, wo einerseits z. B. bei dem Individuum A_(E) Prozesse der Exconjugationsperiode vorhanden sind, und bei dem anderen [B_(c)] Conjuganten keine Spuren von Kernprozessen zu finden sind und darüber zu urteilen, ob letzterer wirklich ein Präconjugant ist, kann man nur nach seinen verhältnismäßig großen Dimensionen und nach Wachstumsstörungen des von ihm eingenommenen Zweiges; zugleich werden andere, die Conjugation begleitende Veränderungen in der entsprechenden Hälfte der Kolonie — wie die Bildung von Compensationszweigen, beobachtet (s. unten S. 479, Taf. 13 Fig. 6). Im Falle der zweiten Art wird diejenige Hälfte der Kolonie, wo keine Conjugation stattgefunden hat, von keinerlei Veränderungen begleitet und das führt uns zu der Annahme, daß hier ein Macroconjugant sich überhaupt nicht entwickelt hat.

Es gelang mir nicht in dem Individuum, welches zum Macroconjuganten wird, irgendwelche sichtbare Veränderungen zu entdecken, äußerlich ist es ein ganz gewöhnlicher Stammhalter eines Hauptzweiges. Seine größere Dimension dürfte vollständig durch die Entwicklung der Kolonie erklärt werden, bei welcher, wie früher darauf hingewiesen wurde, die Stammhalter der Hauptzweige immer größer im Verhältnis zu den anderen Individuen der Kolonie bleiben und an ihren absoluten Dimensionen bei jeder neuen Teilung sich vermindern (bedeutend minder bis zu der 7., 9. Generation der Kolonieindividuen).

Bildung der Microconjuganten.

Im Unterschiede zur Entstehung der Macroconjuganten ist die Entstehung der Microconjuganten in der Kolonie mit keinerlei bestimmten Punkten verbunden.

Im allgemeinen können alle (resp. beliebige) Individuen der Kolonie mit Ausnahme der Macroconjuganten oder der Individuen, welche die Conjugation überstanden haben — Microconjuganten ergeben. Andererseits ist die Bildung der Microconjuganten an größere Kolonien angepaßt. Während die Bildung der Macroconjuganten in einer Kolonie von ca. 50 Individuen vor sich geht — beginnt die Bildung der Microconjuganten in den Kolonien mit nicht weniger als 200 Individuen und kann bis zum Schluß des Lebens der Kolonie fort dauern.

Microconjuganten können sich an Kolonien mit einer Conjugation, wie auch an Kolonien, welche gar nicht conjugieren, entwickeln (d. h. auf solchen, die keine Macroconjuganten an sich entwickelt haben).

Auf diese Weise können die Kolonien monoecisch oder dioecisch sein; unabhängig davon, können dank einer späteren Bildung der Microconjuganten nur Individuen verschiedener Kolonien conjugieren und demgemäß ist zwischen einzelnen Kolonien eine Kreuzung gesichert.

Die Quantität der Microconjuganten an der Kolonie kann in bedeutenden Grenzen, von einer sehr geringen Anzahl an und bis zu der gänzlich „Verstäubung“ der ganzen Kolonie in Microconjuganten, variieren. Während der Epidemie der Conjugation wurden durchweg aus Microconjuganten bestehende Kolonien angetroffen, welche entschieden das Bild eines Bienenschwarmes vortäuschten (s. Textfigur 37; Taf. 12 Fig. 1; Taf. 13 Fig. 4, 5).

In einigen Fällen zeigten die Macrozoiden die Fähigkeit, sich vielfach zu teilen und einen „Schwarm“ von Microconjuganten zu ergeben. Eine solche Erscheinung wurde nur in Kulturen beobachtet; anscheinlich verhinderten ungünstige Bedingungen den Macrozoid, sich zu nähren und als Resultat begann er sich zu teilen. Diese Erscheinung ist noch von dem Gesichtspunkte aus interessant, daß sie auf die äußerste Plastizität des Dimorphismus bei *Zooth. arbuscula* hinweist (s. Taf. 12 Fig. 2; Taf. 13 Fig. 7, 8).

Andererseits weist die Bildung der Microconjuganten aus allen Individuen der Kolonie bestimmt auf allgemeine Äquipotenzialität der Kolonie hin, bei welcher die Differenzierung einzelner Individuen

eine sekundäre, in dem Sinne der abhängigen Differenzierung liegende Erscheinung ist.

Es wäre wahrscheinlich irrtümlich, der Bildung der Macroconjuganten nur in zwei Punkten der Kolonie den Wert einer Durchbrechung der Äquipotenzialität der Kolonie zuzuschreiben.

Für die beiden Punkte der Macroconjugantenentwicklung wäre es wünschenswert, eine Erklärung gleich derjenigen, welche bei der Analyse der zonalen Verteilung der Macrozoiden vorlag, zu ermitteln.



Textfig. 37 Endteil des Hauptzweiges der Kolonie mit Microzoiden und Microconjuganten (Punktiert!). ZEISS A. Comp. Oc. 6. Tubusl. 13,6. Niveau des Arbeitstisches. Zeichenapparat. Verkl. $\frac{2}{3}$.

Zunächst ist es von wesentlicher Bedeutung, daß in dem Falle, wenn der Stammhalter $A_{(E)}$ - oder $B_{(c)}$ -Hauptzweiges kein Macroconjugant wird, sondern einen Hauptzweig bildet, letzterer zugleich mit allen übrigen Hauptzweigen Microconjuganten ergeben kann.

Daraus folgt, daß weder der Zweig $A_{(E)}$ noch $B_{(c)}$ eine besondere, z. B. „weibliche“ Potenzen tragen, daß sie in Abhängigkeit von ihrem Alter bald Macro- bald Microconjuganten ergeben können.

Die Microconjugantenbildung geht in der Kolonie ohne bestimmte Ordnung vor sich und wird auf eine (progame) Teilung des Microzoiden zurückgeführt; letzterer ergibt zwei Individuen, welche sehr schnell in Microconjuganten, die mit lokomotorischen Wimperkränzen

versehen sind und den Microconjuganten anderer Vorticelliden vollständig gleichen, umgewandelt werden.

Um feststellen zu können, ob jedoch irgendwelche Gesetzmäßigkeit der Microconjugantenbildung an der Kolonie bestehe, wurde ein ansehnliches Material untersucht.

Es ergab sich dabei, daß die einzige Regel darin besteht, daß die terminalen Individuen der Hauptzweige und der größeren Seitenästchen etwas später geteilt werden als die tiefer in den Individuenanhäufungen der Kolonie sitzenden Individuen. Im allgemeinen: Individuen, welche kleinere Potenzen in Hinsicht der Zweigbildung der Kolonie und weiterer Teilungen haben, werden etwas früher von progamen Teilungen erreicht als Individuen mit größeren Potenzen zu weiterer Entwicklung (s. Textfig. 37, Taf. 12 Fig. 1; Taf. 13 Fig. 4). Diese Regel ist jedoch ungenau und hat zahlreiche Ausnahmen.

Im Unterschied von der Macrozoidenentwicklung, welche in den Grenzen bestimmter Zonen der Kolonie vor sich geht, wird die Entwicklung der Microconjuganten zwar oft in der Kolonie von gewissen Regionen begrenzt, doch sind diese Regionen nicht streng fixiert und progame Teilungen entstehen bald in diesem, bald in jenem Teil der Kolonie und nehmen die letztere zuweilen vollständig ein.

Anscheinend können auf die Ausbildung der Microconjuganten einige, für die Entwicklung der ganzen Kolonie ungünstige Verhältnisse (z. B. Hunger, Mangel an Sauerstoff) einwirken, sowie auch ungünstige Bedingungen für die Lebenstätigkeit einzelner Teile, wie die Beschädigung dieser oder jener Zweige der Kolonie. In den Fällen, wenn am Stiele des Zweiges der Stielfaden beschädigt war, wurde eine Massenbildung von Microconjuganten, von der Stelle der Beschädigung zur Peripherie zu, beobachtet. Im allgemeinen steht die Entwicklung der Microconjuganten in keiner streng korrelativen Beziehung zu der Kolonie und ihrer Entwicklung, wie z. B. die Entwicklung der Macrozoiden oder der Macroconjuganten. Es scheint mir, daß die Microconjugantenentwicklung in physiologischer Beziehung zu der Kolonie, wie zu einem gewissen Ganzen, in viel geringerem Grade als die früher untersuchten Prozesse steht.

Der Entwicklungsprozeß der Microconjuganten eignet sich weniger für den Begriff der abhängigen Differenzierung und die Ursache der Entstehung der Microconjuganten wäre einerseits in den einzelnen Individuen der Kolonie und andererseits in diesen oder jenen äußeren Verhältnissen zu suchen.

Um die Analyse der mit der Microconjugantenentstehung verbundenen Erscheinungen zu schließen, müßte man den progamen Teilungsgang etwas beleuchten. Wie oben erwähnt, hat *Zooth. arbuscula* eine progame Teilung, da der Microzoid, indem er sich in zwei Teile spaltet, zwei Micropräconjuganten ergibt. Es wäre äußerst schwer, die Teilungsanzahl festzustellen, wenn nicht die in der Kolonie beobachtete Beständigkeit der Verteilung der Individuen vorhanden wäre. Wie in dem vorhergehenden Kapitel untersucht wurde, zeichnen sich die Enden der Zweige durch eine besondere Beständigkeit in Zahlenbeziehungen aus (s. S. 406 u. Textfig. 10 u. auch Tab. IV).

Wenn an dem Endteile des Zweiges Microconjuganten vorhanden sind, wird an den Punkten, wo ein Individuum — Microzoid zu erwarten wäre, letzterer immer durch zwei Microconjuganten ersetzt.

Im allgemeinen müßte man die Anzahl der Microzoiden verdoppeln, um die Anzahl der Microconjuganten zu ermitteln (Taf. 13 Fig. 4)¹⁾.

Die progame Teilung selbst geht in einer der gewöhnlichen vegetativen Teilung analogen Weise vor sich. Es gelang mir nicht, irgendwelche morphologischen Merkmale, welche die progame Teilung von den vegetativen Teilungen unterscheiden, außer den Dimensionen der sowohl sich teilenden, wie auch produzierten Individuen festzustellen. Damit das Individuum die progame Teilung antritt, scheint vorhergehendes Wachstum im Unterschied von der vegetativen Teilung nicht unbedingt notwendig zu sein.

Die Teilung fängt damit an, daß der Micronucleus eines gewöhnlichen Microzoiden etwas größer wird, aufschwillt, für die Kernfarben weniger empfänglich wird und eine gleichmäßig punktierte Struktur aufweist.

Darauf fängt der Micronucleus sich aus dem peristomalen Gebiet in den mittleren und weiter in den basalen Teil des Infusors niederzulassen, indem er an dem Macronucleus vorbeigeht. Zu gleicher Zeit mit diesem Prozeß fängt der Macronucleus an, seine Gestalt zu ändern, indem er sich windet und sich aus einem Bogen oder einer Schlinge in eine Art kurzen Korkenziehers verwandelt.

Weiter geht eine Einbiegung der Ränder des Peristoms vor sich. Der Macronucleus ballt sich in eine unregelmäßige kompakte Masse zusammen, der Micronucleus streckt sich etwas aus und geht

¹⁾ Nur in zwei oder drei Fällen (aus Tausenden) ist es mir gelungen, einen größeren und außerdem die Stelle eines Microzoiden einnehmenden Microconjuganten zu beobachten. Anscheinend kann der Microzoid ausnahmsweise einen Microconjuganten ergeben, wobei er die progame Teilung überspringt.

in das Stadium der Metaphase über. Die Ränder des Peristoms werden hineingezogen und das ganze Individuum nimmt eine kugelförmige Gestalt an; in diesem Stadium erfolgt die Teilung des Peristoms und der kontraktile Vakuole (Taf. 12 Fig. 1).

Weiter folgt ein Stadium, in welchem der Micronucleus in den Zustand der Anaphase übergeht; er nimmt die Gestalt einer ausgestreckten Spindel an, mit dem zu den Enden der Spindel in Form von Kämpchen angesammelten Chromatin. Diese Kämpchen sind an ihren äußeren Enden etwas zugespitzt und sind miteinander außer der Hülle noch durch ein Bündel sich schwach färbender Fäden vereinigt.

Der Macronucleus streckt sich in diesem Stadium etwas in der Richtung der Teilung aus und ist unmittelbar über dem Micronucleus gelegen. Die Tochterperistome fangen an, auseinander zu gehen.

Weiteres Auseinandergehen der Micronucleuspole geht mit dem Bilden einer bisquitförmigen, ausgestreckten Spindel mit abgerundeten keulenförmigen Enden zusammen vor sich. Der mittlere Teil des Biscuits, das aus zusammengelöteten Verbindungsfäden und einer Hülle besteht, erhält die Fähigkeit, sich stark mit Eisenhämatoxylin zu färben.

In diesem Stadium hat der Macronucleus die Form eines Beilstieles und die Peristome dürfte man als endgültig auseinandergegangen betrachten. Eine Furche entsteht zwischen den zwei sich bildenden Tochterindividuen.

Das nächste Stadium wird von einem noch größeren Auseinandergehen der Micronuclei und von der Biegung der Verbindungsstränge nach oben begleitet. Die Furche zwischen den Tochterindividuen vertieft sich.

Das fernere Stadium wird durch die Abtrennung der Micronuclei von den Verbindungssträngen und durch fernere Ausstreckung des Macronucleus und auch durch die Vertiefung der Furche zwischen den Tochterindividuen charakterisiert.

Im nächsten Stadium wird der Verbindungsstrang in zwei Teile geteilt, welche in beiden Individuen in der Form von Stäbchen liegen und noch immer die Fähigkeit, mit Eisenhämatoxylin gefärbt zu werden, beibehalten. Die Micronuclei liegen in den Basalteilen der Tochterindividuen. Der Macronucleus hat sich in zwei kurze Blöckchen geteilt und die Furche zwischen den Tochterindividuen, die sich im peristomalen Teile des sich teilenden Infusors zu bilden angefangen hat, reicht beinahe bis zu dem Basalende.

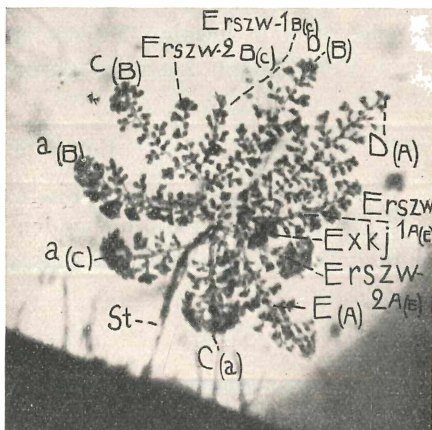
Endlich sondern sich beide Individuen endgültig voneinander ab und liegen nebeneinander, indem ihre Peristome noch immer eingezogen sind und die Macronuclei der Tochterindividuen, die sich ausstrecken und die Form des Buchstaben C annehmen, so gelegen sind, daß beim Betrachten von der basalen oder peristomalen Seite der beiden Tochterindividuen sie die Form des Buchstaben S annehmen, d. h. ihre Krümmungen nach gerade entgegengesetzten Seiten gerichtet sind.

Nach der Wanderung der Micronuclei ins peristomale Gebiet und nach dem Öffnen der Peristome der Tochterindividuen dürfte man die Teilung als vollendet betrachten.

Doch dauert ein solcher Ruhezustand äußerst kurze Zeit¹⁾. Nach einem kurzen Zeitraum sinkt der Micronucleus abermals zum Macronucleus herab.

Dem Anschein nach dürfte man dieses Herabsinken als Vorbereitung zur ersten Reifungsteilung ansehen. Diese Teilung erscheint im Microconjuganten im wesentlichen als eine verschobene nicht bis ans Ende durchgeführte, überflüssige progame Teilung.

Das Peristom wird abermals eingezogen, es beginnt die Verwandlung der geteilten Individuen in bewegliche Microconjuganten, welche sich in folgenden Prozessen äußert: die glockenförmige Gestalt geht in eine ellipsoidale über. Mit der Veränderung der äußeren Form entwickelt sich ein lokomotorischer Cilienkranz in dem basalen Teile des Körpers. Also bildet sich zum Schluß ein typischer Microconjugant mit einem charakteristischen, bogenförmig gekrümmten Macronucleus, welcher kleine Macrosomen und ziemlich zahlreiche



Textfig. 38. Allgemeine Ansicht der Conjugationskolonie von *Zoothamnium arbuscula* von oben betrachtet (dextiotrope Kolonie). Ersatzzweige sind zu sehen = Erszw 1 A(E); 2 A(E); 1 B(c) und 2 B(c); Excj = Exconjugantenästchen.
ZEISS Phoku A***.

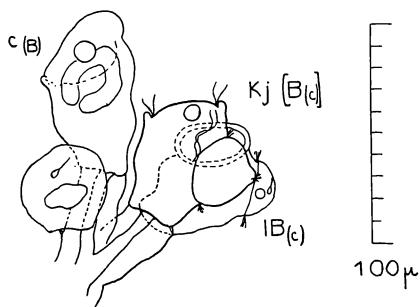
¹⁾ Gewöhnlich kommen die Peristome nicht dazu sich vollständig aufzuschließen, da ihr abermaliges Zuschließen sofort erfolgt.

Microsomen enthält. Eine solche, feinkörnige Struktur des Macronucleus ist für Conjuganten von *Zooth. arbuscula* charakteristisch (wie für Micro-, so auch für Macroconjuganten).

Nachdem die Microconjuganten sich von der Kolonie losgerissen haben, bewegen sie sich rasch im Wasser oder schwimmen zu den Kolonien hinzu und gleiten an deren Stielen auf und nieder. Eine abermalige Befestigung an die Kolonie habe ich entgegen den Angaben von WESENBERG LUND (1925) nicht bemerken können, so wie auch die von diesem Autor beschriebene Versetzung der kontraktilen Vakuole in den basalen Körperteil des Microconjuganten. Diese beiden Mitteilungen kommen mir zweifelhaft vor.

Conjugation.

Die Bildung der Macroconjuganten, unmittelbar im Aufhalten des Wachstums des entsprechenden Zweiges ausgedrückt, wird gewöhnlich in der allernächsten Zeit von dem Prozeß der Conjugation, dem Zusammentreffen der Individuen begleitet. Auf den Macroconjuganten schwimmt der Microconjugant zu. Gewöhnlich gleiten zahlreiche Microconjuganten an den Stielen der jungen Kolonie und schwärmen im Wasser herum und nur einer von ihnen heftet sich an den Macroconjuganten an und conjugiert mit ihm. Es gibt Fälle, wo auf einem Macroconjuganten zwei Microconjuganten vorkommen, aber späterhin fiel der überflüssige Microconjugant dem Anschein nach ab (vgl. MAUPAS, 1889; PRANDTL, 1906; ENRIQUES, 1907; POPOFF, 1908). Einen gleichfalls unbeständigen Charakter haben auch Fälle, wo der Microconjugant mit irgendwelchen anderen Individuen außer den Macroconjuganten verschmilzt (s. Textfig. 39). Es schien wirklich zuweilen, daß die Conjugation auch bei Individuen (Microzoiden), welche keine Macroconjuganten sind, vorkommt, jedoch beschränkte sich die vermeintliche Conjugation dieser Individuen nur auf eine äußere und kurzdauernde Verschmelzung mit dem Microconjuganten.



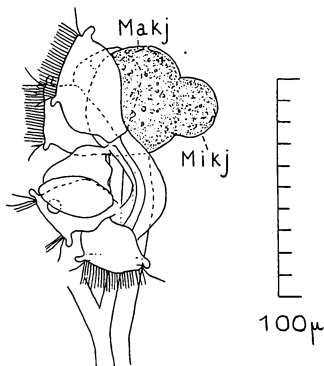
Textfig. 39. Conjugation von *Zooth. arbuscula* — B(c). (Das Individuum 1B(c), Stammhalter des Ersatzzweiges fängt an anomal zu conjugieren.) ZEISS DD. Comp. Oc. 6. Tubusl. 13,6. Niveau des Arbeitstisches. Zeichenapparat. Verkl. $\frac{1}{2}$.

Es conjugieren also in der Kolonie von *Zooth. arbuscula* nur zwei Individuen-Macroconjuganten, jedes mit einem Microconjuganten.

Der Microconjugant heftet sich an einer mehr oder weniger bestimmten Stelle an den Macroconjuganten an, und zwar an derjenigen Seite, welche ins Innere der Kolonie gerichtet ist; diese Seite ist diejenige, neben welcher der Vestibulumeingang liegt.

Die Lage des Microconjuganten ist etwas verschieden von der gewöhnlichen Lage des Microconjuganten bei der Mehrzahl der Vorticelliden, weil er sich nahe zu dem peristomalen Gebiet und nicht in dem basalen Teil des Infusors anheftet.

Der Microconjugant bei *Zooth. arbuscula*, wie auch bei anderen Vorticelliden, heftet sich mit seinem basalen Ende (d. h. mit der Scopula) an. Bald nach der Anheftung verliert er seinen lokomotorischen Wimperkranz und ferner lötet er sich mit dem Macroconjuganten zusammen; jedoch bleibt sein Plasmahalt lange Zeit getrennt und fließt erst nach der Rekonstruktion des Kernapparates in den Macroconjuganten hinüber. Auf den frühesten Stadien der Conjugation hat der Macroconjugant noch die Form eines gewöhnlichen Macrozoiden und der Microconjugant hat seine schwache kegelförmige Gestalt und den lokomotorischen Wimperkranz noch nicht verloren. Auf einem späteren Stadium ist das Peristom bei dem Macroconjuganten eingezogen, er hat eine beinahe kugelförmige Gestalt, der Microconjugant eine mehr oder weniger regelmäßige halbsphärische Gestalt (s. Textfig. 40). Letztere Gestaltsänderungen treten während der ersten Reifungsteilung auf und dauern bis zur Periode der Rekonstruktion des Kernapparates an. Während der Rekonstruktion des Kernapparates und mit Beginn des Wachstums des Exconjuganten (vgl. S. 462) geht der Inhalt des Microconjuganten in den Macroconjuganten (den Exconjuganten) über (s. Textfig. 41—42).



Textfig. 40. Conjugation — ein späteres Stadium. (Für die Vergrößerung s. Textfig. 39.)

Peristomale Organellen werden bei der Conjugation sowohl bei Micro- wie auch bei Macroconjuganten eingezogen. Reduziert werden sie, dem Anschein nach, nur bei dem Microconjuganten und bei dem Macroconjuganten werden sie beibehalten, obwohl in verfallenem Zustande.

Was die Kernprozesse während der Conjugation anbetrifft, so verlaufen sie, soweit man nach dem mangelhaften Material urteilen kann, in ähnlicher Weise wie bei allen anderen Vorticelliden (*Vorticella*: MAUPAS, 1889; *Carchesium*: POPOFF, 1908).

Wie bei den anderen Vorticelliden gibt es bei dem Microconjuganten eine überflüssige Micronucleus-Teilung, welche vor dem Anfang der Mi-Teilungen im Macroconjuganten abgeschlossen wird; halten wir diese für die erste Reifungsteilung, so fangen die Teilungen im Macroconjuganten gleich mit der zweiten an (s. Taf. 14 Fig. 9). Dem Anschein nach ist diese überzählige Mi-Teilung im Microconjuganten, welche die doppelte Anzahl der Kerne bestimmt, eine letzte progame Teilung, welche jedoch nicht zu der Bildung zweier Individuen führt. Diese Teilung ist von den nächstfolgenden, eigentlichen Reifungsteilungen verschieden, auch nach dem Charakter der Spindel, welche noch typisch vegetativ ist und keine für die Kerne während der Conjugation so charakteristische Vergrößerung an Dimension aufweist (s. Taf. 14 Fig. 10).

MAUPAS (1889) und POPOFF (1908) geben der ersten Teilung im Microconjuganten eine analoge Erklärung und meine Angaben dürften bloß als Bestätigung derselben dienen.

Die zweite Mi-Teilung im Microconjuganten und die erste Teilung im Macroconjuganten entsprechen einander vollständig: alle Kernprozesse gehen parallel in beiden Conjuganten vor sich, aber für das Anfangsmoment muß man dasjenige halten, wenn im Macroconjuganten ein und im Microconjuganten zwei ruhende Kerne vorhanden sind (s. Taf. 14 Fig. 10). Von diesem Moment an bestimmt die beginnende Vergrößerung der Kerndimension den Anfang der ersten Reifungsteilung.

Diese Teilung ist mir nicht genügend ausführlich bekannt. Am meisten werden Stadien mit Micronuclei von ausgestreckter Form mit Auswüchsen an einem Ende angetroffen (s. Taf. 14 Fig. 11) — Sichelstadium (?)

Ferner gelang es das Stadium der Metaphase der Micronuclei-Teilung zu finden, doch ist mir nicht gelungen, ungeachtet der bedeutenden Dimension der Spindel, die Anzahl der Chromosomen, wenn auch annähernd, weder an diesem noch an den nächstfolgenden Stadien festzustellen.

Während der ersten Teilung geht im Macroconjuganten der Zerfall des Macronucleus in Fragmente vor sich und zu dem Moment des Verschmelzens der Pronuclei vergrößern sich die Fragmente des Macronucleus bedeutend an Zahl, während sie an Dimension kleiner

werden und eine abgerundete Gestalt annehmen. Der Macronucleus des Microconjuganten fällt dem Zerfallen bedeutend später, gegen Ende der Teilungen des Syncaryons anheim (s. Taf. 14 Fig. 9—12).

Die zweite Reifungsteilung ist mir unbekannt geblieben. Das nächste Stadium, welches ich beobachtet habe, ist die Teilung in Wanderkerne und stationäre Kerne.

Ein deutliches Bild der Teilung gelang mir leider nur im Macroconjuganten zu beobachten, während es mir im Microconjuganten nicht gelungen ist, die volle Anzahl der Spindeln festzustellen (s. Taf. 14 Fig. 13).

Es ist deutlich an dem Präparat zu sehen, daß die zur Bildung von Geschlechtskernen führende Teilung dann geschieht, wenn die 3 übrigen, zur Zerstörung bestimmten Spindeln noch im Plasma unbeschädigt erhalten sind. An einem anderen Präparat, welches leider für Rekonstruktion nicht wohl erhalten genug ist und dem Übergangsmoment der Kerne, d. h. einem späteren als das eben beschriebene Stadium entspricht, waren die überflüssigen Spindeln im Zustande der eben beginnenden Degeneration begriffen.

Im weiteren erscheint als eine sehr bedauernswerte Lücke die Abwesenheit des Bildes des Überganges und der Verschmelzung der Pronuklei. Das nächste Stadium besteht in der Verschmelzung der Geschlechtskerne, welche, wie es scheint, sowohl im Microconjuganten wie auch im Macroconjuganten vor sich geht. Mangelhaftes Material erlaubt mir nur mit gewissem Vorbehalt eine solche Behauptung auszusprechen; gewöhnlich geschieht bei den Vorticelliden die Verschmelzung der Geschlechtskerne — die Bildung des Befruchtungskernes — nur im Macroconjuganten, während es bei dem Microconjuganten zu keiner Verschmelzung kommt, da auch der Wanderkern aus dem Macroconjuganten in ihn nicht hineindringt. Eine derartige Voraussetzung wird durch das nächstfolgende Stadium bestätigt (s. Taf. 14 Fig. 14), welches letztere der zweiten Teilung des Syncaryons im Macroconjuganten entspricht, da in diesem Stadium im Microconjuganten ein Gebilde vorhanden ist, welches an eine Spindel erinnert und welches man für die erste Spindel des Syncaryons halten könnte. Theoretisch wäre die Bildung des Syncaryons im Microconjuganten gar nicht unmöglich, doch war diese Erscheinung bis jetzt unbekannt.

Das Bild der Rekonstruktion des Kernapparates ruft keinen Zweifel hervor: der ganze Prozeß geht genau so vor sich, wie bei *Carchesium* und *Vorticella*; im Vergleich mit *Opercularia* (Angaben

von ENRIQUES, 1907), haben wir eine überzählige Teilung des Syncaryons.

Im allgemeinen hat *Zooth. arbuscula* wie die erstgenannten Formen drei Teilungen des Syncaryons, welche zu der Bildung von acht vollständig gleichen Kernen führen, von denen sieben Macronuclei und einer den Micronucleus ergeben (s. Taf. 16 Fig. 21).

Im ganzen sind einzelne Teilungen des Syncaryons einander ähnlich (es wird hauptsächlich von der zweiten und dritten Teilung geredet), denn die erste Teilung ist durch ein einziges und zwar unzuverlässiges Präparat dargestellt (s. Taf. 14 Fig. 14).

Am Anfang der Teilung wird eine Anschwellung der Spindel in Metaphase beobachtet (s. Taf. 14 Fig. 15, 17). Die Anaphasen haben eine charakteristische Form von Bisquiten mit einem sich stark färbenden Verbindungsfaden (s. Taf. 14 Fig. 16, 18 und vgl. S. 454). Kernspindeln in späten Anaphasen können sehr lange Verbindungsfäden aufweisen, welche die Länge des Infusors bedeutend übertreffen.

Es gelang mir nicht Ruhestadien der Kerne zwischen Teilungen des Syncaryons zu finden.

Wird das oben erwähnte resumiert, so muß man bemerken, daß die Conjugation von *Zooth. arbuscula*, indem sie sich nicht merklich von derjenigen anderer Vorticelliden unterscheidet, einige bemerkenswerte Abweichungen aufweisen kann. Für die vorliegende Untersuchung ist es wesentlich wichtig, daß der Typus der Conjugation bei *Zooth. arbuscula* nicht komplizierter, sondern eher primitiver als bei den übrigen Vorticelliden auftritt, besonders wenn sich das wohl ancestrale Vorhandensein eines Befruchtungskernes im Microconjuganten bewahrheitet.

Außerdem ist das Endstadium der Conjugation — der Exconjugant mit acht Kernen von besonderer Wichtigkeit (s. Taf. 14 Fig. 19). Bis jetzt war *Zooth. arbuscula* eine ganz gewöhnliche Vorticellide. Das weitere Schicksal des Exconjuganten ergibt sich dagegen als im hohen Grade eigenartig.

Allgemeines über die Entwicklungsprozesse des Exconjugantenästchens.

Wie in dem vorhergehenden Paragraph bemerkt wurde, bildet sich als Resultat der dreifachen Teilung des Syncaryons ein Exconjugant mit acht morphologisch gleichen Kernen, von denen sieben Macronuclei werden und der achte sich in einen Micronucleus verwandelt.

Fernere Veränderungen beziehen sich auf das Wachstum des Exconjuganten, auf seine Teilungen und auf das Wachstum der Teilungsprodukte.

Dieser Prozeß ist dem Prozeß der Kolonientwicklung entgegengesetzt in der Hinsicht, daß im letzteren eine Vergrößerung der Individuenanzahl bei Erhaltung des allgemeinen Plasmavolums beobachtet wird, was zu der Verminderung der Individuendimension führt.

Die ganze Entwicklung des Exconjuganten geht an der Kolonie, die ihn erzeugte, vor sich und führt zu der Bildung eines Ästchens von eigenartiger Struktur, welches ich Exconjugantenästchen benannt habe.

Die Entwicklung des Exconjugantenästchens ist bei weitem kein so streng regelmäßiger Prozeß wie die Entwicklung der Kolonie.

Abweichungen von den normalen Entwicklungsgang können hauptsächlich von zweierlei Art sein — erstens sind es Abweichungen in der Anzahl der Macronuclei in diesem oder jenen Individuen des Ästleins oder in der allgemeinen Anzahl der Ursprungsmacronuclei.

Um den Entwicklungsprozeß und seine Abweichungen zu analysieren, war es unbedingt notwendig, für einzelne Individuen und Teilungsprodukte Bezeichnungen durch Buchstaben einzuführen. Als Bezeichnungssystem wurde dasjenige der Spiralfurchungstypus genommen, jedoch wurde es stark verändert, um es dem eigenartigen Gang des gegebenen Prozesses anzupassen. Es ist selbstverständlich, daß man keine bestimmte Bedeutung im Sinne des determinativen Charakters des Entwicklungsprozesses dem Bezeichnungssystem beilegen darf.

Als Grundlage der Bezeichnung können folgende Regeln dienen:

1. Die Bezeichnung des gegebenen Individuums wird aus einem oder mehreren Buchstaben und aus einer oder mehreren arabischen Ziffern zusammen gestellt.

2. Durch Anfangsbuchstaben A, B, C, D werden solche Individuen bezeichnet, welche Macronuclei enthalten, die unmittelbar von einem Exconjuganten mit sieben Macronuclei geerbt sind, d. h. Macronuclei die keiner Teilung durch Durchschnüren unterworfen wurden. Die untere Ziffer, welche nach dem Anfangsbuchstaben steht, bezeichnet die Anzahl der Macronuclei, welche von einem Exconjuganten geerbt worden sind.

3. Durch kleine Buchstaben a, b, c, d werden Individuen, welche nicht durch metagame Teilung, sondern mittels Durchschnürung geteilte Macronuclei enthalten, bezeichnet.

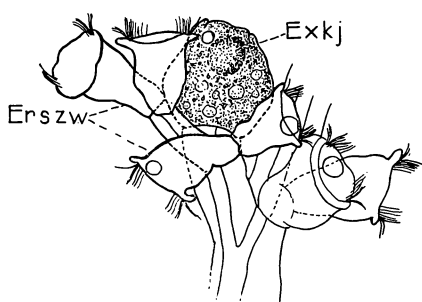
4. Ziffern, welche oben als Bezeichnung der Potenz stehen, weisen auf die Ordnung der Entstehung der Individuen hin gleich den Ziffern der Micromeren bei der Spiralfurchung.

5. Das größere von den zwei Tochterindividuen wird entweder durch einen im Alphabet früher stehenden Buchstaben oder durch eine mindere Ziffer bezeichnet.

6. Der ungeteilte Exconjugant wird als Excj. oder ABCD₇ bezeichnet; als Resultat seiner Zweiteilung treten z. B. die Individuen AB₄ u. CD₃ auf, in dem Falle, wenn der eine 4 Macronuclei und der andere deren 3 enthält (s. Tab. X u. XI).

Stadium des ungeteilten Exconjuganten und die erste metagame Teilung.

Das Stadium des ungeteilten Exconjuganten wird von einem Individuum, welches als Resultat der Befruchtung des Macroconjuganten erscheint, vertreten. Dieses Individuum enthält sieben Macro-



Textfig. 41. Exconjugant. (Für die Vergrößerung s. Textfig. 39.)

nuclei („Plazenten“) und einen Micronucleus, welche als Resultat von drei nacheinander folgenden Teilungen des Befruchtungskernes auftreten.

Anfangs sind die Macronuclei durchsichtig und enthalten einzelne kleine

Klumpchen-Nucleolen, welche durch Eisenhämatoxylin stark geschwärzt werden (s. Taf. 16 Fig. 21).

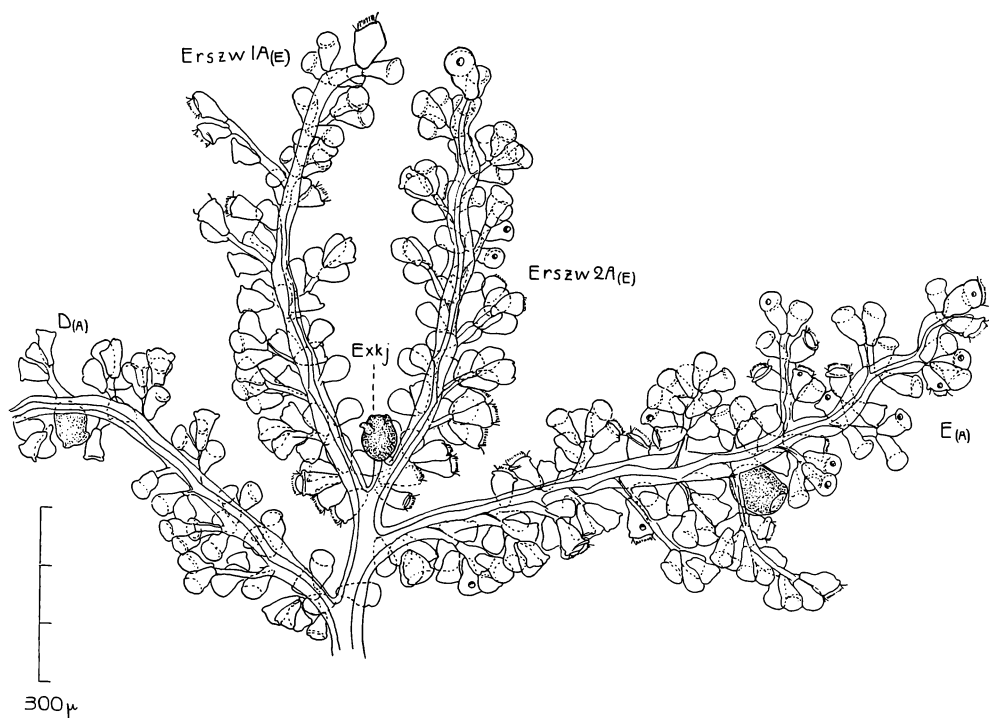
Weiterhin wächst die Anzahl der Nucleolen bedeutend an und die Macronuclei erhalten ihre typische Gestalt (s. Taf. 16 Fig. 22). Die Zwischenräume zwischen den Nucleolen (Macrosomen) werden von einer Masse von Microsomen angefüllt.

Mit den Veränderungen, welche in den Macronuclei vorgehen, erfolgt parallel auch das Wachstum des ganzen Exconjuganten.

Auf früheren Stadien ist der Exconjugant von Resten des alten Macronucleus gefüllt, welche im Plasma allmählich zerschmelzen und im Moment der ersten Teilung des Exconjuganten vollständig verschwinden.

Der Micronucleus tritt in das peristomale Gebiet zurück, wo er auch bis zum Anfang der ersten metagamen Teilung verbleibt.

Seinem Bau nach ist der Micronucleus des Exconjuganten von dem Micronucleus des Microzoiden ein wenig verschieden; so sind z. B. die feinen Chromatinklumpchen an ihm nicht zu bemerken (s. S. 419) und er ist überhaupt für Farben weniger empfänglich, in dem er in dieser Hinsicht an den Micronucleus der Macrozoiden erinnert (siehe Taf. 15 Fig. 20). Der Microconjugant verwandelt sich von der Zeit des Abschlusses der Teilungen des Syncaryons an und bis zum



Textfig. 42. Teil der Kolonie mit einem Exconjuganten = (Exkj) und mit Ersatzzweigen = Erszw 1 A(E) und Erszw 2 A(E). Von oben (dextrope Kolonie). ZEISS BB Comp. Oc. 6. Tubusl. 13,6. Niveau des Arbeitstisches. Zeichenapparat. Verkl. $\frac{2}{5}$.

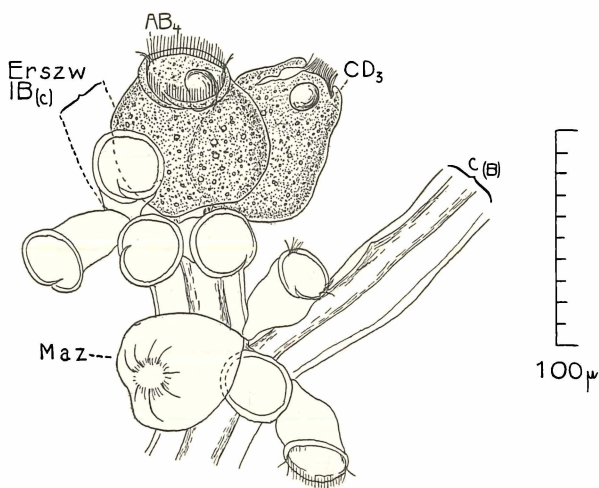
Momente der ersten Exconjugantenteilung in ein leeres Pelliculasäckchen. Das Plasma des Microconjuganten ergießt sich in das Plasma des Macroconjuganten.

Es ist von Interesse, daß im weiteren die Exconjugantenteilungen auf mehr oder weniger bestimmte Weise sich hinsichtlich der Kolonie orientiert erweisen.

Die erste (metagame) Teilung des Exconjuganten führt im

normalen Falle zur Bildung zweier Individuen AB_4 und CD_3 (s. Textfig. 43). Das morphologische Bild der ersten metagamen Teilung unterscheidet sich nicht von dem Bilde der nachfolgenden metagamen Teilungen. Wie im gegebenen, so auch in nachfolgenden Fällen teilt sich nur der Micronucleus, während die Macronuclei sich bloß unter die Tochtertiere verteilen.

In den metagamen Teilungen verdient der Umstand beachtet zu werden, daß die Macronuclei sich in mancher Hinsicht ebenso



Textfig. 43. Stadium zweier Individuen in der Entwicklung des Exconjugantenästchens. Macrozoid erster Reihenfolge, ersten Wechsels in der Teilung Maz). Ersatzzweig = Erszw 1 B(c). (Für die Vergrößerung s. Textfig. 39.)

wie der eine Macronucleus bei gewöhnlicher Teilung benehmen. Die Teilung der übrigen untersuchten Organellen verläuft vollständig identisch mit der progamen oder vegetativen Teilung. Indem sie dem einzigen Macronucleus der gewöhnlichen Teilung

„nachahmen“, drängen sie sich zu einem Haufen zusammen. Ihre Umrisse

werden ein wenig unregelmäßig. Die Struktur der Macronuclei geht aus einer körnigen in eine streifige über — dieser Zustand der Macronuclei wird von der Teilung des Micronucleus begleitet (Metaphase und Beginn der Anaphase) und entspricht vollständig dem analogen Stadium der vegetativen oder progamen Teilung.

Das fernere Stadium wird durch das Auseinandergehen des Chromatins im Micronucleus charakterisiert (spätere Anaphase). Die Micronuclei stellen sich in eine Reihe in der Richtung der Teilungsachse ein, in dem sie wiederum den einzigen Macronucleus bei gewöhnlicher Teilung „nachahmen“ (s. Taf. 16 Fig. 23). Die Struktur des Macronucleus wird zu einer grobstreifigen; dem Anschein nach

löten sich die einzelnen Fäden — ausgedehnte Macrosomen — in dickere Stränge zusammen.

Zum Schlusse der Teilung, welche durch das Abreißen der Tochtermicronuclei von dem Verbindungsstrang und durch das Durchschnüren des Mutterindividuums charakterisiert wird — nehmen die Macronuclei eine ausgestreckte Form an (s. Taf. 16 Fig. 23, 24). Ihre Struktur verändert sich — die langen Stränge werden kurz und nehmen zum Teil den Charakter echter Macrosomen an. Die geradlinige Verteilung der Macronuclei in diesem Stadium wird erhalten, sie geht erst ein wenig später mit dem Wandern der Micronuclei in die Peristomregionen der Tochterindividuen verloren.

Der Umstand, daß die Macronuclei bei metagamen Teilungen sich genau so benehmen wie der einzige Macronucleus bei vegetativer oder progamer Teilung, — spricht dafür, daß alle Veränderungen im Macronucleus bei der Teilung unter dem Einfluß derjenigen Prozesse vor sich gehen, welche sich in dem umgebenden Plasma vollziehen. Und die von mir angestellten Beobachtungen bekräftigen auf diese Weise vollständig die Ansichten von COLLIN (1912—13).

Wie am Anfang des Paragraphen bemerkt wurde, führt die Teilung des Exconjuganten meistens zu der Bildung zweier Individuen, des einen mit 4 und des anderen mit 3 Macronuclei; von diesen Individuen ist das erste AB_4 ein größeres und das zweite CD_3 ein etwas kleineres.

Die Orientierung der Teilung in Beziehung zu der Kolonie erweist sich als eine mehr oder wenig konstante — nämlich die Achse der Teilung ist von der Peripherie zum Zentrum der Kolonie (etwas schräg) gerichtet.

Zum Kolonienzentrum scheidet sich immer das kleinere Individuum CD_3 ab und AB_4 bekommt auf diese Weise eine periphere Lage. Einmal wurde eine Ausnahme von dieser Regel gefunden, welche wesentliches Interesse bietet, nämlich das größere Individuum schied sich wie auch gewöhnlich nach außen ab, aber es enthielt nur 3 Macronuclei. Im Gegenteil enthielt das kleinere Individuum, welches zum Zentrum der Kolonie gewendet war, 4 Macronuclei. Auf diese Weise stellt es sich heraus, daß nicht das Anzahlverhältnis der Macronuclei in den zwei Tochterindividuen der ersten metagamen Teilung für dieses oder jenes Individuum charakteristisch ist, sondern die Dimension dieser Individuen. Auf diese Weise bestimmt eher die Dimension der Individuen die Verteilung der Macronuclei und nicht die Anzahl der Macronuclei die Dimension der Individuen.

Mit dem Schlusse der Teilung tritt ein Ruhestadium von mehr oder weniger langer Dauer auf.

Die Macronuclei nehmen die Form eines Ellipsoids an, wobei ihre Länge um etwa $1\frac{1}{2}$ mal die Breite übertrifft. Die Struktur der Macronuclei wird für deren Ruhestadium charakteristisch — die ausgestreckten Nucleolen nehmen wiederum eine kugelförmige Gestalt an. Für Macronuclei dieses Stadiums ist die Anwesenheit einer bis zwei großer Nucleolen und zahlreicher, ein wenig kleinerer charakteristisch (s. Taf. 16 Fig. 27).

Die Micronuclei gehen in die peristomalen Gebiete über (s. Taf. 16 Fig. 24).

Die Orientierung der Individuen in diesem Stadium wird durch die Orientierung der ersten metagamen Teilung bestimmt (s. oben).

Zweite metagame Teilung.

Gewöhnlich teilt sich in den meisten Fällen im zwei-zelligen Stadium zuerst das große Individuum AB_4 (s. Taf. 16 Fig. 27), welches vier Macronuclei enthält, in zwei Individuen A_2 und B_2 , die je zwei Macronuclei enthalten.

Veränderungen der Struktur der Macronuclei bei dieser Teilung sind denjenigen Veränderungen, welche bei der ersten metagamen Teilung beobachtet werden, ähnlich (s. Taf. 16 Fig. 27, 28). Für die letzten Stadien dieser metagamen Teilung sind stark ausgestreckte Macronuclei charakteristisch (die Länge übertrifft um mehrere mal die Breite). Die Struktur des Macronucleus an diesem Stadium entspricht vollständig der Struktur der Macronuclei am Ende der ersten metagamen Teilung.

Der Macronucleus senkt sich am Anfang der Teilung in den basalen Teil des Individuums, wo er die Teilung erleidet und erst nachdem die Macronuclei der Tochterindividuen (A_2 und B_2) eine für den Ruhezustand normale Struktur angenommen haben, gehen die Tochtermicronuclei in die peristomalen Gebiete zurück.

Die Orientierung der Tochterindividuen, welche der Orientierung der Längsachse der Teilung entspricht, bietet Interesse auch in dieser Teilung, denn sie bestimmt die Anordnung der Individuen in dem endgültig formierten Exconjugantenästchen.

Ähnlich der Achse der ersten metagamen Teilung ist die Teilungsachse des Individuums AB_4 zu dem Zentrum der Kolonie gerichtet und fällt beinahe vollständig mit ihr geometrisch zusammen.

Soweit man nach den bei Untersuchung des fixierten Materials erhaltenen Resultaten urteilen kann, fällt die Achse der ersten Teilung nicht vollständig mit der Richtung von dem Exconjuganten zum Zentrum der Kolonie zusammen, während die Teilungsachse des Individuums AB_4 mit dieser Richtung beinahe vollständig zusammentrifft.

Die Dimensionen der Individuen, welche als Resultat der Teilung des AB_4 -Individuums erhalten werden, sind nicht vollständig gleich, ungeachtet der gleichen Anzahl der in den Individuen A_2 und B_2 enthaltenen Macronuclei. Das Individuum A_2 , welches näher zu der Peripherie liegt, erweist sich immer größer als das Individuum B_2 , welches gegen das Zentrum der Kolonie gerichtet ist.

Während der Teilung des Individuums AB_4 oder nach ihrem Schlusse fängt das Individuum CD_3 sich zu teilen an (s. Taf. 16 Fig. 29). Als Resultat werden zwei Individuen C_2 und D_1 gebildet, von denen das erstere, was aus den Bezeichnungen zu ersehen ist, zwei Macronuclei und das zweite einen einzigen enthält. Die Möglichkeit nachfolgender metagamer Teilungen ist selbstverständlich für D_1 ausgeschlossen, sobald es nur einen Macronucleus erhält.

Überhaupt variiert die Anfangszeit der Teilung des Individuums CD_3 im Verhältnis zu der Teilung des Individuums AB_4 stark; in den meisten Fällen, wie bemerkt worden ist, teilt sich das Individuum CD_3 bedeutend später als das Individuum AB_4 . Jedoch kommen auch solche Fälle vor, daß das Individuum CD_3 sich früher oder synchron mit AB_4 teilt (— Fälle von modifiziertem Teilungstempo).

Um alle Beobachtungen, welche die Verspätung der zwei untersuchten Individuen AB_4 und CD_3 betreffen, zusammenzustellen, wird eine Tabelle gebracht, deren vertikale Reihen dem Zustande des Individuums AB_4 entsprechen und die horizontalen dem Zustande des Individuums CD_3 (s. Tab. IX S. 468).

Von 17 Fällen wird in 12 eine Verspätung der Teilung des Individuums CD_3 beobachtet, in einem Falle ist die Teilung synchron (beinahe synchron) und in 4 Fällen verspätet sich das Individuum AB_4 .

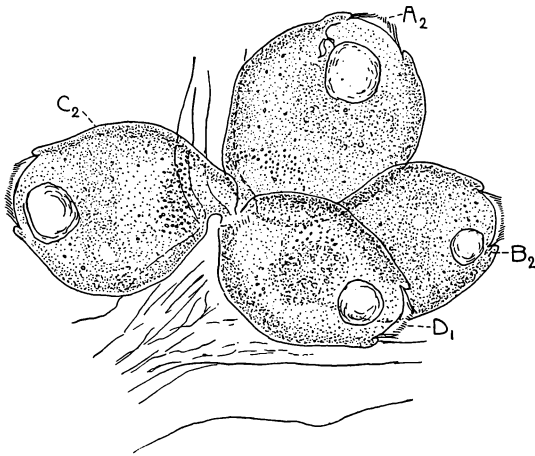
Das cytologische Bild der Teilung des Individuums CD_3 entspricht dem für die Teilung des Individuums $ABCD_7$ und AB_4 beschriebenen Bilde (s. Taf. 16 Fig. 29).

Die Richtung der Teilungsachse des Individuums CD_3 ist von der Richtung der Teilungsachsen der Individuen $ABCD_7$ und AB_4 verschieden. Nämlich die Längsachse der Teilung bildet einen bedeutenden Winkel mit den Richtungen der Teilung der Individuen

Tabelle IX.

CD_3 \ AB_4	Teilung nicht angefangen	Teilung	Teilung abgeschlossen
Teilung nicht angefangen		3	5
Teilung	—	1	4
Teilung abgeschlossen	4	—	

AB_4 und $ABCD_7$. Wie auch in den vorhergehenden Fällen liegt das größere Individuum C_2 näher zu der Peripherie und das kleinere D_1 näher zu dem Zentrum der Kolonie (s. Taf. 16 Fig. 29, 30, 31).



Textfig. 44. Stadium von vier Individuen in der Entwicklung des Exconjugantenästchens. (Für die Vergrößerung s. Textfigur 39.)

welche sich durch größere Dimensionen von den Individuen B_2 und D_1 sich unterscheiden.

Ferner erweisen sich die Individuen A_2 und C_2 voneinander abgesondert, während kraft der schrägen Lage der Teilungsachse CD_3 , die Individuen B_2 und D_1 im Gegenteil eng aneinander gedrängt

Die als Resultat der Teilung der Individuen AB_4 und CD_3 erhaltene Gruppe von vier Individuen wird von einer vollständig bestimmten Verteilung der Individuen charakterisiert, und zwar näher zu der Peripherie der Kolonie liegen die Individuen A_2 und C_2 ,

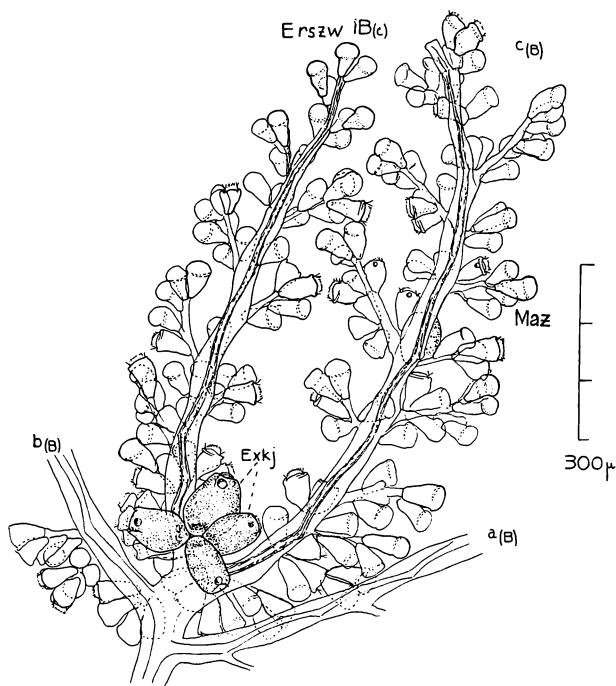
erscheinen. Im ganzen würde man die Basalteile der Individuen im Stadium der 4 durch gerade Linien vereinigen, so erhält man ein Trapez mit einer von den Individuen A_2 und C_2 begrenzten Basis (s. Taf. 16 Fig. 30). Wie aus fernerer Auslegung ersichtlich, teilen sich die Individuen A_2 und C_2 nicht mehr an der Mutterkolonie und ihre letzte metagame Teilung wird auf die Kolonie der nächsten Generation aufgeschoben.

Nachdem die Macronuclei eine körnige Struktur erhalten haben, begeben sich in jedem der zwei Paare von Individuen A_2 und B_2 einerseits und C_2 und D_1 andererseits, die Micronuclei in das peristomale Gebiet.

Die Form der Macronuclei im Stadium der vier Individuen wird, wie oben bemerkt, eine ausgestreckte, wurstförmige.

Die Form einzelner Individuen verändert sich auch, was besonders bei

Vergleich mit dem kugelförmigen ungeteilten Exconjuganten scharf ins Auge fällt, schon am Zweizellenstadium ist sie einer Birne oder einem Ellipsoid ähnlich und im Stadium der vier Individuen strecken sich alle Infusorien noch mehr aus, indem ihre Form an Gurken erinnert. Die Zeichnungen nach lebendem Material illustrieren das Gesagte besser, an konserviertem Material hat man es mit Veränderungen der Form zu tun, welche dank der Kontraktion unter



Textfig. 45. Teil der Kolonie mit vier Individuen. — Resultat der Teilung des Exconjuganten (= Excj). Erszw = Ersatzzweig. (Von oben — leitotrope Kolonie.) (Für die Vergrößerung s. Textfig. 42.)

dem Einfluß der konservierenden Flüssigkeit vor sich gehen (vgl. Textfig. 45 und Taf. 16 Fig. 30, 31).

Schließlich sei darauf hingewiesen, daß das gesamte Volum aller Individuen, Nachkommen des Stammhalter-Exconjugantens, im Vergleich zu dem Volum dieses letzteren bedeutend größer ist.

Dritte metagame Teilung und erste gewöhnliche Teilung.

Bei dem Entwicklungsprozeß des Exconjugantenästchens berührt die dritte metagame Teilung nur ein Individuum, nämlich B_2 ; die Individuen A_2 und C_2 teilen sich, wie oben bemerkt, nur in dem Entwicklungsprozeß der Kolonie der nächsten Generation.

Der Übergang von dem Stadium der vier Individuen zu dem Stadium von fünf geschieht auf dem Wege der Teilung des Individuums B_2 in die Individuen B_1^1 und B_1^2 , von denen das erstere, größere wiederum näher zu der Peripherie und das zweite, kleinere näher zu dem Zentrum der Kolonie liegen. Diese Teilung erscheint als eine metagame, sobald in ihr auch noch nur die Verteilung der Macronuclei (und nicht die Teilung eines Macronucleus) vor sich geht.

Die Richtung der Teilungsachse des Individuums B_2 fällt beinahe mit der Richtung der Teilungsachse AB_4 zusammen; auf diese Weise verteilen sich die drei Individuen A_2 , B_1^1 und B_1^2 auf einer, ein wenig schräg zum Zentrum der Kolonie gerichteten Linie. Als Fortsetzung dieser Individuenreihe im 5zelligen Stadium tritt das Individuum D_1 auf, welches als Resultat der Teilung des Individuums CD_3 erhalten wurde, in der Richtung unter einem gewissen Winkel zu der Teilungsrichtung der Individuen AB_4 (resp. B_2).

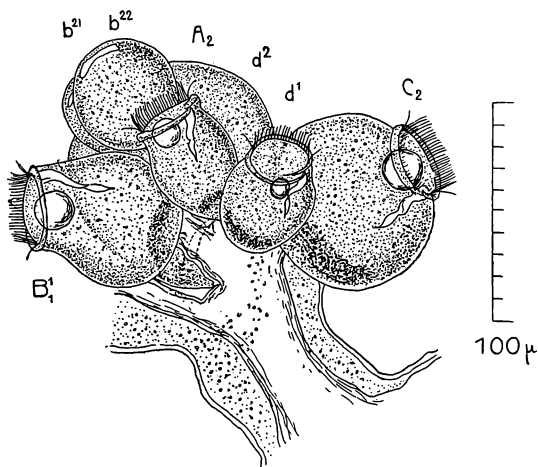
Das 5zellige Stadium ist nicht von langer Dauer, darauf weist die Seltenheit seiner Auffindung hin und bald gibt es dem Stadium der sechs Individuen Platz, welches länger dauert (resp. bedeutend öfter vorkommt).

Der Übergang zu dem Stadium der sechs Individuen vollzieht sich vermittels einer Teilung des Infusors D_1 . Bei dieser Teilung, welche den gewöhnlichen Teilungen vollständig ähnlich ist (z. B. bei der Entwicklung der Kolonie), teilt sich nicht nur der Micro-nucleus, sondern selbstverständlich auch der Macronucleus. Die Richtung der Teilungsachse des Individuums D_1 fällt nicht vollständig mit der Teilungsachse des Individuums CD_3 zusammen.

Im allgemeinen liegen in diesem Stadium A_2 , B_1^1 , B_2^1 auf einer gewissen geraden Linie, welche sich an den von den Individuen C_2 d^1 und d^2 gebildeten Bogen stemmen (s. Taf. 16 Fig. 32).

Vergleichen wir das Stadium der sechs Individuen mit den vorhergehenden Stadien, so ist es nicht schwer zu bemerken, daß einerseits die ganze Individuengruppe im großen ganzen sich an Dimension vergrößert hat und andererseits, daß ein Teil der Individuen ihrer Dimension und Form nach, sich den Macrozoiden nähern (A_2 , C_2 und zum Teil B_1^{11}), während die übrigen dagegen ihrem Äußeren und ihrer Dimension nach sich den Microzoiden annähern (s. Taf. 16 Fig. 32).

Ihrem äußeren Habitus nach, ist die aus sechs Individuen bestehende Gruppe schon dem endgültig formierten Exconjugantenästchen ähnlich; zwei Individuen A_2 u. C_2 liegen von 2 Seiten an dem Basalteil der ganzen



Textfig. 46. Stadium von sieben Individuen in der Entwicklung des Exconjugantenästchens. (Für die Vergrößerung s. Textfig. 39.)

Individuengruppe, während der mittlere und der distale Teil

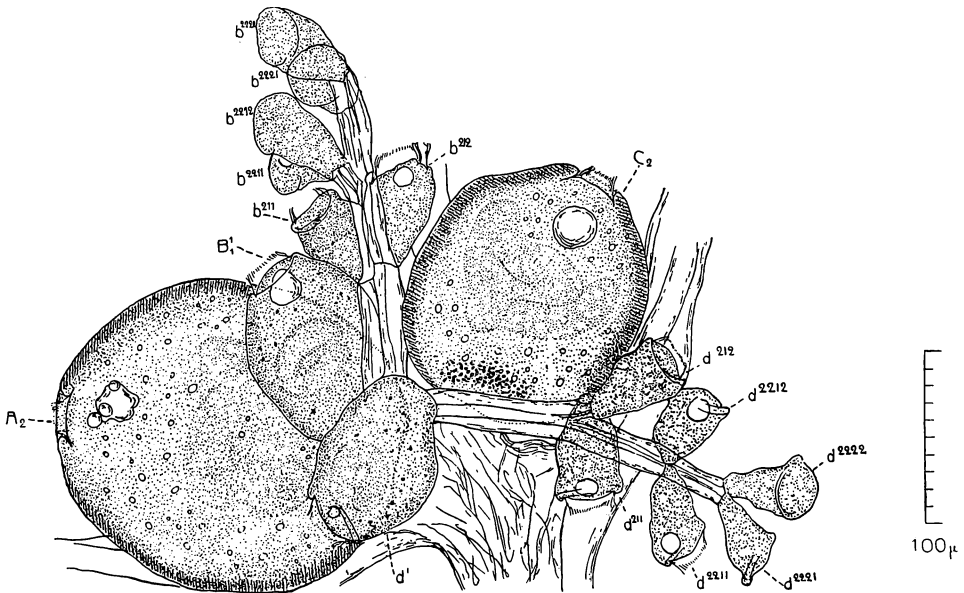
des Exconjugantenästchens sich schon im Stadium der sechs Individuen aus kleineren Individuen besteht.

Nachfolgende Entwicklung des Exconjugantenästchens.

In dem Prozeß der fernerer Entwicklung des Exconjugantenästchens (s. Taf. 17 Fig. 33, 34, 35) hat man es, wie auch in der oben untersuchten Entwicklungsperiode, mit zweierlei Arten von Erscheinungen zu tun; einerseits mit dem Wachstum der allgemeinen Masse des ganzen Gebildes, welches auf Kosten einzelner Individuen vor sich geht, und andererseits mit der Vergrößerung der Individuenanzahl des ganzen Gebildes, welche auf Kosten eben jener Individuen, die weniger als die anderen in dem ersten Prozesse — des Wachstums teilnehmen, auftritt. Während der Entwicklung des Exconjugantenästchens, angefangen von dem proximalen zum distalen Ende zu, hören neue und neue Individuen auf, sich zu teilen und fangen an sich dimensionsweise zu vergrößern; nach dem Individuen

A_2 u. C_2 trifft dieses Schicksal das Individuum B_1^1 oder b^{11} , weiter d^1 oder d^{11} (s. Tab. X u. XI).

Dem sukzessiven Wachstum der proximalen Individuen gemäß, erleiden die terminalen, d. h. distalen Individuen des Exconjugantenästchens Teilungen. In derselben Richtung (basifugalen für das ganze Exconjugantenästlein) geschieht auch ein sukzessives Abschwimmen der Macrozoiden; sobald die proximalen Macrozoiden abgeschwommen sind, wachsen die distalen bis zur Dimension reifen Macrozoiden an und schwimmen selbst weg usw.



Textfig. 47. Ästchen, welches als Resultat der Teilungen und des Wachstums des Exconjuganten auftritt. Entwicklung nach dem Typus der Tabelle X. ZEISS DD. Comp. Oc. 6. Tubusl. 13,6. Niveau des Arbeitstisches. Zeichenapparat. Verkl. $\frac{2}{5}$.

Die Anzahl der Macrozoiden, welche sich an dem Exconjugantenästchen bilden, kann nach vorhandenen Beobachtungen 5—6 erreichen.

Wenn am Anfang der Entwicklung des Exconjugantenästchens zahlreiche Abweichungen von der Norm vorkommen (s. unten), so ist es bei späteren Stadien der Entwicklung, mit sechs Individuen und höher, schwierig zu sagen, welche von den Modifikationen in der Entwicklung, wie in Hinsicht des Teilungstempo, so auch des Schicksals dieser oder jener Individuen, im Sinne der Bildung von Macrozoiden als Norm gelten kann.

Tabelle X.
(Entwicklung nach dem Typus der Fig. 47.)

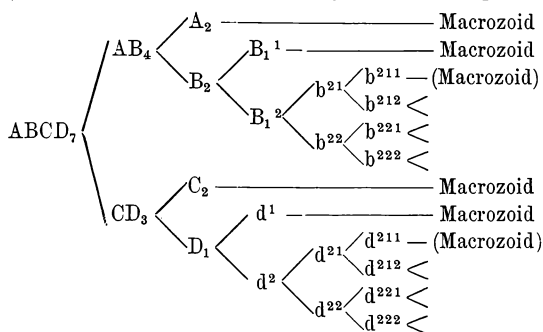
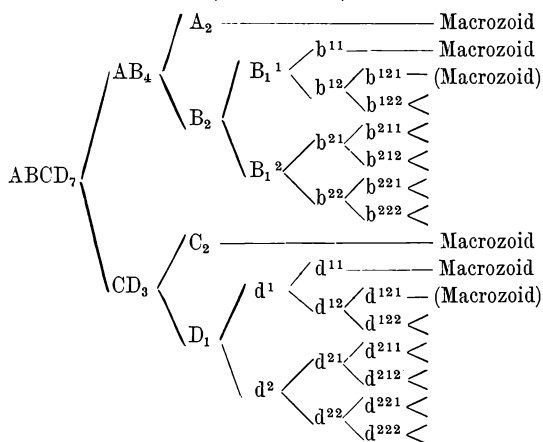


Tabelle XI.
(s. Fig. 48.)



Der Entwicklungsgang in den zwei, am häufigsten angetroffenen Fällen ist durch die Tabellen X u. XI anschaulich dargestellt; als Ausgangsstadium wird das auf dem oben beschriebenen normalen Wege entwickelte Stadium von sechs Individuen verstanden. Der Grundunterschied verschiedener Entwicklungstypen besteht, wie aus der Tabellen ersichtlich ist darin, wie viele Teilungen der Bildung von Macrozoiden der zweiten Ordnung des Exconjugantenästchens vorausgehen; so kann, wie das Individuum B_1^1 , auch das Individuum b^{11} ; oder von der anderen Seite des Ästchens nicht nur das Individuum d^1 , sondern auch das Individuum d^{11} sich in ein solches Macrozooid verwandeln.

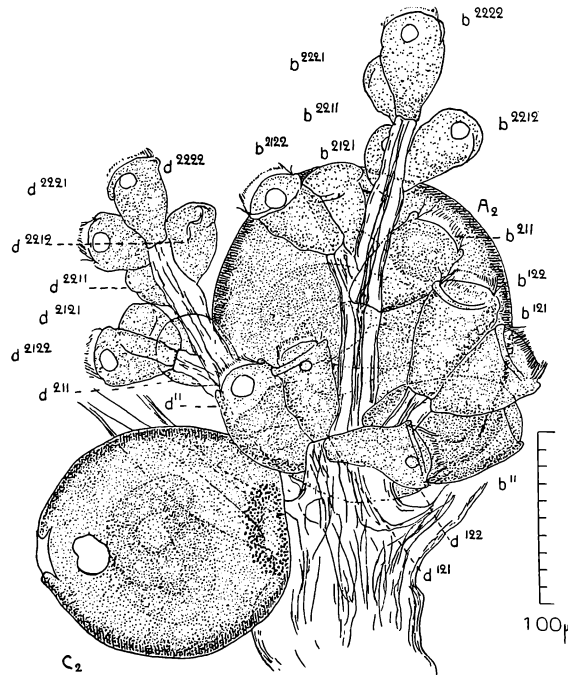
Es versteht sich von selbst, daß in den letzten Fällen beider Kategorien die Bildung der Microzoiden des Exconjugantenästchens auf Kosten der größeren Anzahl von Stammindividuen geschieht (es kommt b^{12} oder d^{12} hinzu). In Hinsicht solcher Modifikationen halten sich beide Hälften des Exconjugantenästchens (Nachkommen von

AB_4 u. CD_3) mehr oder weniger unabhängig voneinander.

Das Teilungstempo einzelner Individuen im Verhältnis zueinander variiert auch.

Es ist bemerkenswert, daß bei der Entwicklung des Exconjugantenästchens das kleinere Tochterindividuum in jeder Teilung mehr terminale Lage einnimmt als das größere, das stets näher zu dem Basalteil des Ästchens liegt.

Auf diese Weise ist der Entwicklungsprozeß des Exconjugantenästchens bis



Textfig. 48. Dasselbe. Entwicklung nach dem Typus der Tabelle XI. (Für die Vergrößerung s. Textfig. 47.)

zu einem gewissen Grade dem Entwicklungsprozeß der Kolonie entgegengesetzt, wo das größte Individuum beständig das Ende des Zweiges bildet, während die kleineren Individuen mehr proximale Lage einnehmen.

Abweichungen von dem normalen Entwicklungstypus.

Außer den Variationen welche oben beschrieben wurden, d. h. solchen, die die Ordnung der Entstehung der Macrozoidenstamhalter berühren, existieren noch tiefere Abweichungen von dem normalen Entwicklungstypus des Exconjugantenästchens. Dies sind einerseits.

A. Modifikationen, welche durch diese oder jene Quantitätsabweichungen von der Norm charakterisiert werden. Zu diesen Modifikationen dürfte man zurechnen:

1. Modifikationen, welche durch diese oder jene, von der Norm abweichende Verteilung der Macronucleusanlagen charakterisiert werden.

2. Modifikationen, welche durch diesen oder jenen Unterschied im relativen Tempo der Teilungen charakterisiert werden.

Andererseits sind es:

B. Anomalien welche charakterisiert werden, entweder:

1. durch den Verlust eines Teils der Individuen, welche das Exconjugantenästchen bilden, oder:

2. durch keine volle Anfangsanzahl der Macronucleusanlagen (durch den Verlust eines Teils letzterer bedingt).

Gewöhnlich beziehen sich die Modifikationen der Entwicklung gleichzeitig auf das Tempo, wie auch auf die Ungleichmäßigkeiten der Verteilung der Macronucleusanlagen.

Oft ist es schwer nach einem anomalen Ästchen festzustellen, ob die gegebene Anomalie als Resultat des Mangels an diesen oder jenen Macronucleusanlagen ist, oder ob ein oder mehrere Individuen verloren gegangen sind.

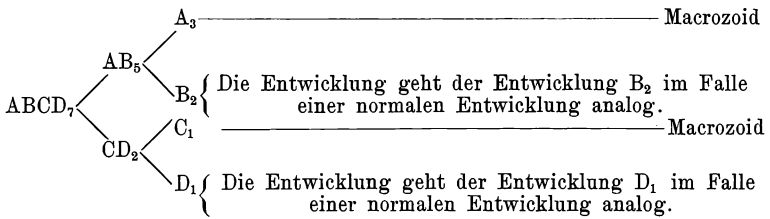
Die Anzahl der Modifikationen ist ziemlich bedeutend, ebenso wie der Grad ihrer Abweichung von der Norm in einigen Fällen so groß sein kann, daß der ganze Charakter des Exconjugantenästchens als eines bestimmten morphologischen Gebildes vollständig verloren gehen kann; so kann z. B. in einigen Fällen die Differenzierung in Macro- und Microzoiden im Exconjugantenästchen fehlen.

Am meisten werden Abweichungen von der Norm angetroffen, welche als Folge der Veränderung der relativen Anzahl der Macronuclei in zwei Individuen erscheinen, die als Resultat der ersten Teilung des Exconjuganten erhalten werden; an Stelle der 4 Macronuclei in dem größeren Individuum und der drei in dem kleineren erweisen sich in dem großen Individuen (AB_5) 5 Macronuclei und in dem kleineren (CD_2) 2 Macronuclei (s. Tab. XII S. 476, Textfig. 49 und Taf. 17 Fig. 36).

In der zweiten Teilung, nach einer solchen Verteilung der Kerne in der ersten, teilt sich das Individuum AB_5 in 2 Individuen, von denen das größere (A_3) 3 und das kleinere (B_2) 2 Macronuclei enthält.

CD_2 ergibt C_1 und D_1 . Von den vier Individuen A_3 , B_2 , C_1 und D_1 haben eine von der normalen Entwicklung verschiedene Anzahl

Tabelle XII.

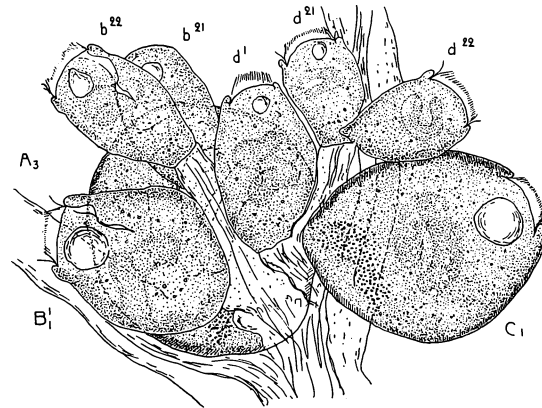


von Kernen die Individuen A₃ und C₁; beide ergeben Macrozoiden, welche der Lage nach A₂ und C₂ entsprechen. Die Individuen B₂

und D₁ ergeben der normalen

Entwicklung analog Ästchen, welche Microzoiden tragen und an ihren proximalen Enden Macrozoiden bilden können.

Modifikationen anderer Art werden durch eine gewöhnliche Verteilung der Macronuclei, aber durch eine

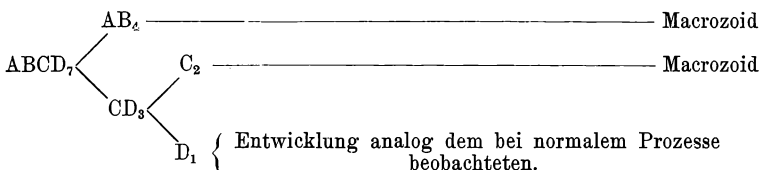


Textfig. 49. Dasselbe, aber ein jüngerer Ästchen. Entwicklung nach dem Typus der Tabelle XII. (Für die Vergrößerung s. Fig. 47.)

Hemmung in der Teilung dieses oder jenes Individuums charakterisiert.

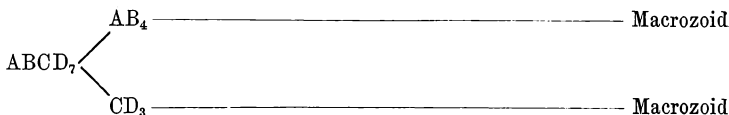
In einigen Fällen konnte man z. B. das Zurückhalten in der Teilung des Individuums AB₄ beobachten und, indem letzteres heranwuchs, ergab es ein Macrozoid, während CD₃ sich auf gewöhnlichem Wege entwickelte (Tab. XIII Textfig. 50). Das Exconjugantenästchen wurde bis zu einem gewissen Grade „einseitig“ erhalten.

Tabelle XIII.



Endlich ist noch eine Modifikation bemerkenswert, welche als äußerster Grad der Teilungshemmung auftritt: nämlich von den zwei Individuen, welche als Resultat der ersten Teilung erscheinen, d. h. AB_4 und CD_3 , teilte sich keines, sondern beide ergaben Macrozoiden und auf diese Weise bestand das ganze Exconjugantenästchen nur aus 2 Macrozoiden (Tab. XIV).

Tabelle XIV.

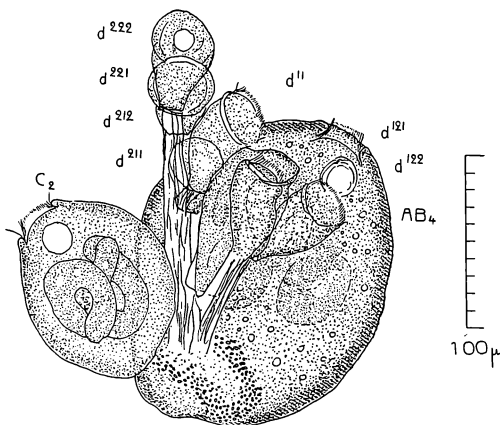


Die untersuchten Modifikationen sind in zwei Hinsichten von Interesse; einerseits weisen sie auf die außerordentliche Plastizität des Entwicklungsprozesses des Exconjugantenästchens hin; andererseits wird an ihnen klar, daß die Fähigkeit Macrozoiden zu ergeben, in keinem Zusammenhang zu der Anzahl der Macro-nuclei, welche sich in diesem oder jenem Individuum befinden, steht.

Unabhängig davon, ob der gegebene Macrozoid einen, zwei, drei oder vier Kerne enthält, sind seine Dimensionen wie auch alle morphologischen Merkmale immer gleich.

In Wirklichkeit ist der einzeln genommene Macrozoid des Exconjugantenästchens mit einem Kern und der vegetative Macrozoid voneinander nicht zu unterscheiden.

Die nach der Conjugation vor sich gehenden Prozesse setzen nichts neues zu dem allgemeinen Bilde des Polymorphismus bei *Zooth. arbuscula* ungeachtet des prinzipiellen Unterschiedes der vorhergehenden Stadien der Conjugation im gegebenen Falle und der vegetativen Teilungen im vorhergehenden.



Textfig. 50. Dasselbe. Entwicklung nach dem Typus der Tabelle XIII. (Für die Vergrößerung s. Textfig. 47.)

Die Anomalien verdienen keiner besonderen Beachtung: wie oben erwähnt wurde, werden sie durch eine unvollständige Anzahl von Individuen im Exconjugantenästchen oder durch eine unvolle Ausgangszahl von Macronuclei im Exconjuganten charakterisiert. Man kann die Anomalie des gegebenen Ästchens beurteilen, indem man das gegebene anormale Ästchen mit einem normalen vergleicht. In früheren Entwicklungsstadien der Exconjugantenästchen weist die unvolle Anzahl der Macronuclei (weniger als sieben) auf die Anomalie des gegebenen Ästchens hin, aber es ist schwierig zu bestimmen, ob ein oder zwei Individuen verloren gegangen sind oder ob ein Mangel an der Ausgangszahl der Macronuclei existiert.

Ich hatte Gelegenheit, sichere Fälle des Fehlens der Anfangszahl der Kerne zu beobachten. Einmal wurde ein Exconjugant mit 6 (und nicht 7) Macronuclei vorgefunden; bei näherer Betrachtung gelang es auch, den 7. Macronucleus zu finden, welcher bedeutend kleiner als die übrigen war und anscheinend sich im Prozesse des Verfalls befand.

Ferner hatte ich es mit einem in zwei geteilten, analogen Exconjuganten zu tun, wobei das eine Tochterindividuum 4 Macronuclei und das andere kleinere 2 Macronuclei enthielt.

Andererseits fand ich mehrmals Ästchen, an denen eine mehr oder weniger bedeutende Anzahl Individuen (manchmal zweifellos mehr als die Hälfte) fehlte. Die Lostrennung einzelner Individuen während der Entwicklung des Ästchens wird, soweit es nach den mir zur Verfügung stehenden Angaben zu beurteilen war, nicht in dem Sinne reguliert, daß ungeachtet der Abwesenheit eines Teiles von Individuen sich ein äußerlich normal konstruiertes Ästchen bilden könnte, es werden mehr oder weniger verkrüppeltes Gebilde erhalten.

Die Frage von den Conjugationsprozessen und der Kolonienbildung in ihrer gegenseitigen Beziehung.

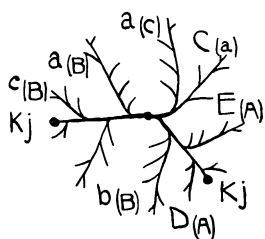
Wie wurde oben bemerkt, werden die Stammhalter der 2 Hauptzweige, nämlich $A_{(E)}$ und $B_{(C)}$ zu Macroconjuganten. Nachdem er 1 oder 2 Stammhalter der Seitenzweige gebildet hat, wird der Stammhalter des Hauptzweiges selbst zu einem Macroconjuganten, wodurch das Wachstum des Hauptzweiges gehemmt wird.

Tatsächlich fehlen in den Kolonien, welche conjugiert haben, die Hauptzweige $A_{(E)}$ und $B_{(C)}$ und an ihrer Stelle entwickeln sich späterhin Exconjugantenästchen, welche man als stark verkürzte und dichtgedrängte Hauptzweige $A_{(E)}$ und $B_{(C)}$ betrachten darf.

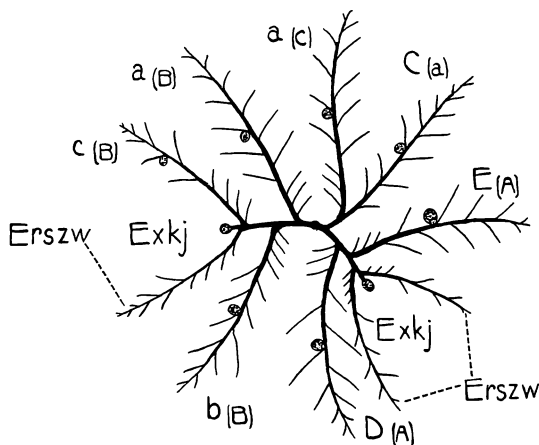
Äußerlich dürfte anstatt einer 9 strahligen eine 7 strahlige Kolonie erwartet werden, jedoch wird seltsamerweise nichts dergleichen beobachtet. Die Seitenästchen 1 bis 2 an jedem im Wachstum angehaltenen Hauptzweige wachsen aus und bilden Zweige, welche sich nicht bemerkenswert von den übrigen 7 Hauptzweigen unterscheiden.

Es geschieht gleichsam ein Ersatz der nicht ganz entwickelten Hauptzweige durch diese Seitenästchen, welchen die Benennung von Ersatzzweigen beigemessen wird.

Auf diese Weise hat man es bei der Conjugation anstatt der erwarteten 7strahligen Kolonie mit einer 9—11 strahligen zu tun, wobei am öftesten 10strahlige Kolonien vorkommen, was nicht schwer zu erklären ist, wenn man die Tabelle VII mit der Tabelle VIII vergleicht, wo die Generationen der Macroconjuganten, welche die Anzahl der Seitenästchen an den entsprechenden Hauptzweige bestimmen, angegeben sind. Aus den Tabellen ist es nicht schwer zu ersehen, daß den am öftesten vorkommenden Macroconjuganten der 6. Generation eine Bildung von 2 Stammhaltern der Seitenästchen (resp. Ersatzzweigen) an dem Hauptzweige $A_{(E)}$ und von 1 Stammhalter auf dem Hauptzweige $B_{(c)}$, vorausgeht. Also hat man im ganzen



Textfig. 51. Schema einer conjugierenden Kolonie. Das Wachstum der Hauptzweige $A_{(E)}$ und $B_{(c)}$ ist durch die Bildung von Macroconjuganten gehemmt (Kj).



Textfig. 52. Schema einer entconjugierten Kolonie mit zwei einzelnen Exconjuganten = Excj. Erszw = Ersatzzweige.

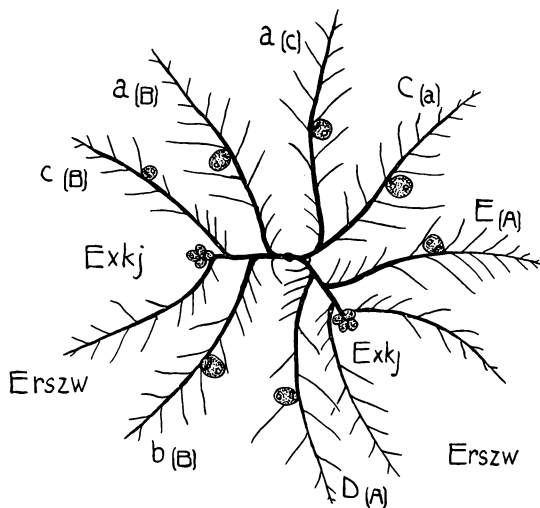
7 Grundhauptzweige und 3 Ersatzzweige (s. Textfig. 38, S. 455; Textfig. 42, S. 463; Textfig. 45, S. 469; Textfig. 51—54).

Außer der eigentlichen Tatsache der Entstehung von Ersatz-

zweigen muß vermerkt werden, daß ihr Wachstum auf die Weise vor sich geht, daß ihre Dicke derjenigen der Hauptzweige sich nähern.

In den Fällen, wenn das gegebene Exconjugantenästchen von 2 Ersatzzweigen umgeben ist, kann einer von den letzteren ein wenig verkürzt sein.

Es ist schwer zur Erklärung des eigenartigen Prozesses des Ersatzwachstums der Seitenästchen bis zu den Dimensionen der Hauptzweige etwas zu sagen.



Textfig. 53. Schema einer Kolonie mit zweimal geteilten Exconjuganten. An den Hauptzweigen Macrozooiden der 2. Ordnung.

An der Stelle, wo die Rede von der Entwicklung der Macrozooiden an der Kolonie war, wurde als höchst wahrscheinlich bemerkt, daß die Macrozooiden (Reproduktionsindividuen) sich an Dimension auf Kosten der Nahrungsstoffe, welche von den Microzooiden (nutritive Zoiden) herbeigeschafft werden, vergrößern.

Das Exconjugantenästchen, welches aus einer bedeutenden Anzahl eng aneinander gruppierten Macrozooiden besteht, bedarf naturgemäß eines bedeutenden Zuflusses von Nahrung; sehr wahrscheinlich ist es, daß die Ersatzzweige bildlich gesprochen als eine Art von Nahrungsorganen des wachsenden Exconjugantenästchens auftreten.

Eine ganze Reihe von Tatsachen und Erwägungen spricht dafür, daß das Exconjugantenästchen sich im ganzen aktiv nicht ernährt.

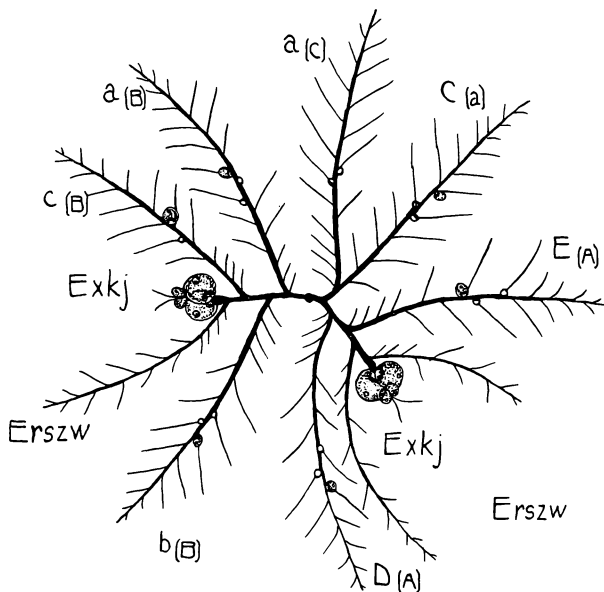
Für eine solche Voraussetzung spricht:

1. Die Abwesenheit der Nahrungsvakuolen in den Macrozooiden (wie vegetativen, so auch die aus den Exconjuganten stammenden) durch unmittelbare Beobachtung festgesetzt.

2. Die Abwesenheit von Nahrungsvakuolen bei künstlicher Ernährung mit Karminsuspension.

3. Die Beziehung der Dimensionen der Kolonie zu den Dimensionen des Exconjugantenästchens, was auf die korrelative Entwicklung der Kolonie einerseits und auf die Entwicklung der Macrozoiden andererseits, hinweist (vgl. Textfig. 51—54).

4. Die Lage des Exconjugantenästchens ist für seine aktive Ernährung äußerst ungünstig, der es mit seinen Peristomen nicht zur



Textfig. 54. Schema einer Kolonie mit ausgebildeten Exconjugantenästchen. Auf den Hauptzweigen sind Macrozoiden 4. Ordnung sichtbar. Die 2. und 3. Ordnung sind fortgeschwommen.

äußeren Seite der Kolonie wie alle übrigen Individuen gewandt ist, sondern zur inneren, d. h. in der zu dem Nahrungsstrom entgegengesetzten Richtung.

5. Der sehr mächtige aufgeschwollene Stiel des Exconjugantenästchens ist eher für das Durchführen der Nahrungsstoffe des Exconjugantenästchens als für die Stützfunktion geeignet.

Wenn, nachdem wir alle angeführten Erwägungen in Betracht gezogen haben, die Voraussetzung von der Ernährung des Exconjugantenästchens auf Kosten eines größeren oder eines kleineren Teils der Kolonie sich als richtig erwiesen hat, so wird bis zu einem ge-

wissen Grade die Lage der Conjuganten verständlich. Die Conjuganten befinden sich in Wirklichkeit an jenen Stellen der Kolonie, an welchen die Macrozoiden der ersten Ordnung sich entwickeln, d. h. an Stellen der bestmöglichen Ernährungsverhältnisse für die Macrozoiden im allgemeinen.

Es bleibt noch eine mit der Entwicklung und mit dem Wachstum des Exconjugantenästchens verbundene Erscheinung zu erwähnen. Wir haben oben bemerkt, daß die Exconjugantenästchen sich in den Grenzen zweier symmetrischer Zonen entwickeln. Aus der Beobachtung wurde es klar, daß bei der Entwicklung der Exconjugantenästchen die naheliegenden vegetativen Macrozoiden wie der 1. so auch der 2. Ablösung (welche sich in den Grenzen der Zonen befinden) entweder sich gar nicht entwickeln oder, in dem Falle wenn ihr Wachstum schon begonnen hat, sich teilen, indem sie einige Microzoiden bilden (s. Textfig. 43, S. 464).

Die Entwicklung des Exconjugantenästchens, welche in den Grenzen der gegebenen Zone vor sich geht, übt einen hemmenden Einfluß auf die Entwicklung aller vegetativen Macrozoiden der Zone aus.

Die Erscheinung ist verständlich, wenn die Voraussetzung von der Ernährung des Exconjugantenästchens auf Kosten der Kolonie richtig ist; dann muß man nur noch annehmen, daß das Exconjugantenästchen die Nahrung von den Stammindividuen der vegetativen Macrozoiden fortnimmt und daß der Mangel an Nahrung das Aufhalten des Wachstums der Macrozoiden hervorruft oder die Macrozoiden, welche sich in der Wachstumsperiode befinden, zur Teilung stimuliert.

Die Macrozoiden der Ringzone entwickeln bei Vorhandensein von Conjugation in der Kolonie sich normal; auf diese Weise produziert eine erwachsene Kolonie, welche conjugiert hat, sowohl vegetative, wie auch die aus den Exconjuganten stammenden Macrozoiden.

Erste Generation der Kolonien nach der Conjugation.

Die Macrozoiden, welche sich an dem Exconjugantenästchen entwickelt haben (Exconjugationsmacrozoiden), schwimmen fort wie auch die vegetativen Macrozoiden.

Wie oben bemerkt wurde, zeichnen sich die Exconjugationsmacrozoiden von den letzteren nur durch die Anzahl der Macro-

nuclei aus, und das auch nicht immer, sobald nur einige von denselben mehr als einen Macronucleus enthalten.

Aus den Exconjugationsmacrozoiden entwickeln sich Kolonien, welche von den Kolonien, die zum Stammhalter ein vegetatives Macrozoid haben, nicht zu unterscheiden sind. In dem Falle wenn der Macrozoid mehr als einen Kern mit sich wegträgt, geht die Wiederherstellung der normalen Kernverhältnisse in den ersten Teilungen der Kolonienentwicklung vor sich; wenn es 2 Macronuclei gibt, so erscheint die erste Teilung im Entwicklungsprozeß der Kolonie als eine metagame, gibt es deren mehr (3—4), so ist die zweite Teilung auch eine metagame.

Zuweilen verschmelzen die Macronuclei bei *Zooth. arbuscula* nach der Conjugation nicht. Es werden normale Kernverhältnisse auf dem Wege einer metagamen Teilung oder einer Verteilung wieder hergestellt.

Cysten von *Zoothamnium arbuscula*.

Mit Beginn des Monates Juni werden an den Kolonien mit den reifen Macrozoiden zugleich auch Cysten angetroffen, welche auch reife Macrozoiden vorstellen, die jedoch Hüllen ausgeschieden haben (vgl. Cysten sind von WESENBERG-LUND (1925) beschrieben worden).

Die Fähigkeit sich zu encystieren besitzen, wie die Beobachtungen zeigen, nicht nur die Macrozoiden, welche auf der Kolonie sitzen, sondern auch die fortgeschwommenen Macrozoiden, welche sich angeheftet und einen Stiel, welcher die Länge des Macrozoiden selbst um 2—3mal übertrifft, ausgeschieden haben (s. Textfig. 55 A).

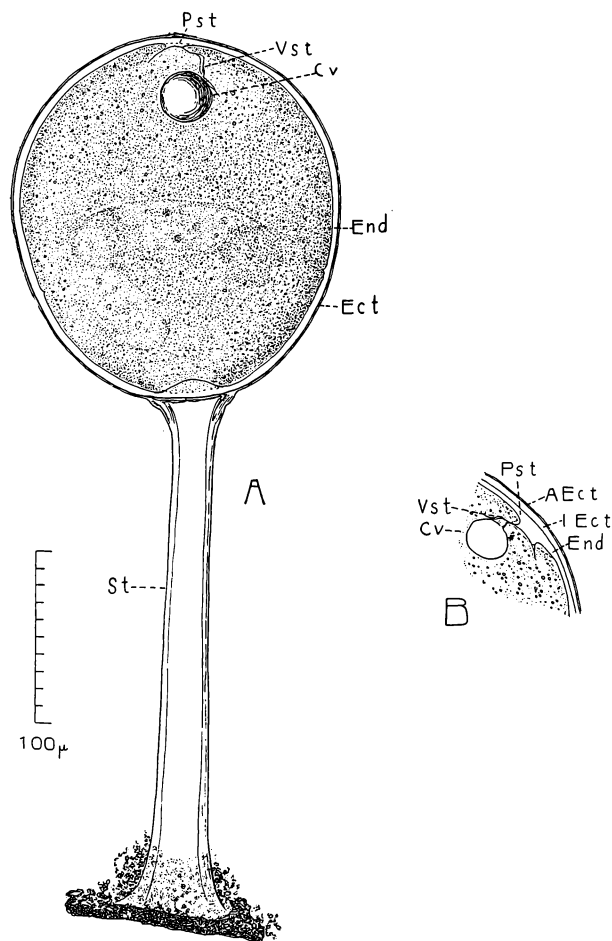
Auf diese Weise hat *Zooth. arbuscula* zweierlei Arten von Cysten:

1. Cysten-Macrozoiden an der Kolonie.
2. Cysten auf Stielen, welche dem „*Epistylis*“-Stadium entsprechen.

Es ist mir nicht gelungen, ausführlich genug den Prozeß des Encystierens zu beobachten und ich bin deshalb genötigt, mich auf die Beschreibung des Hüllenbaues der Cyste zu beschränken.

Es gibt im ganzen zwei Hüllen: die membranöse zweischichtige Ectocyste und die Endocyste, welche dicker als die äußere Hülle und dem Anschein nach mehr oder weniger gallertartig ist. Beide Hüllen werden nach MALLORY blau gefärbt. In vivo färbt sich die Endocyste intensiv mit Metylenblau. Streng genommen tritt nur die Ectocyste als Hülle auf, während die Endocyste bloß den Raum zwischen der Ectocyste und dem encystierten Infusor ausfüllt, in dem erstere in alle Vertiefungen der letzteren hereingeht. Wenn

man auf das encystierte Infusor einen leichten Druck ausübt, so bemerkt man, daß die Entfernung zwischen dem Infusor selbst und der Ectocyste sich verändert, was auf die Plastizität der Endocyste hinweist.



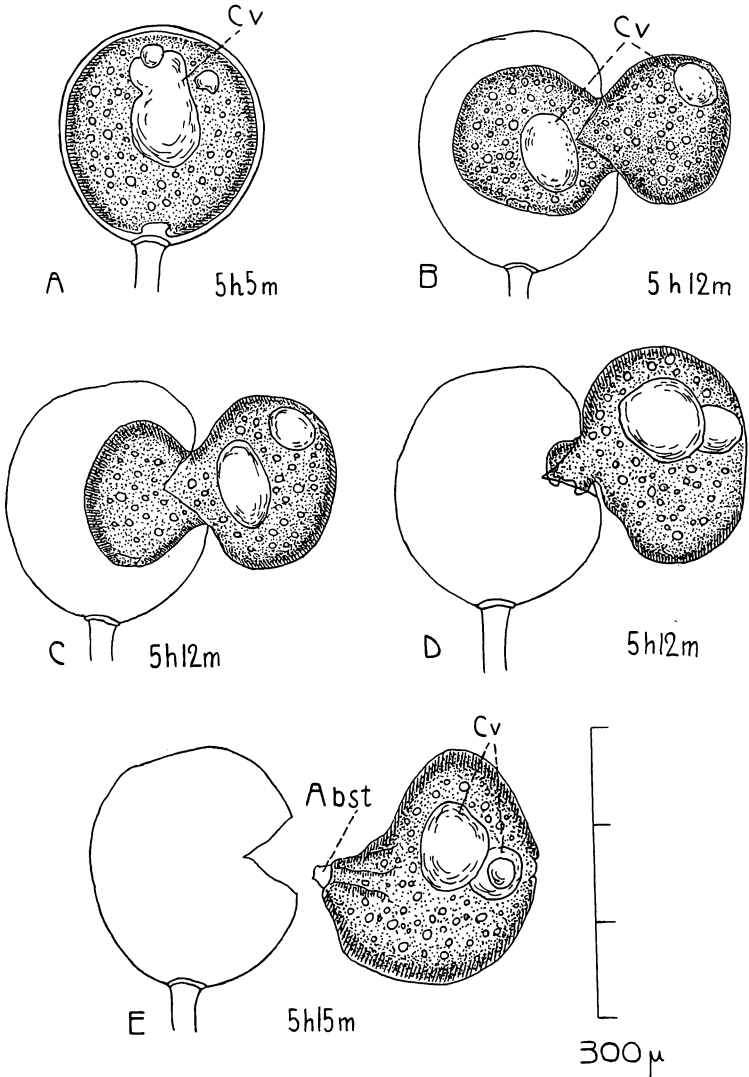
Textfig. 55. A. Cyste des *Zoothamnium arbuscula* (Cyste zweiter Art) St = Stiel; ect = Ectocyste; end = Endocyste; ev = pulsierende Vakuole; vst = Vestibulum; pst = eingezogenes Peristom. B. Kleiner Teil der Cyste des *Zoothamnium arbuscula*. Die Zergliederung der Ectocyste in die äußere a. ect. und in die innere i. ect. ist zu sehen. Sichtbar ist auch, daß die Endocyste in die peristomale Vertiefung hineindringt. ZEISS DD. Comp. Oc. 6. Tubusl. 13,6. Niveau des Arbeitstisches. Zeichenapparat. Verkl. $\frac{1}{2}$.

Die Oberfläche beider beschriebenen Hüllen ist vollständig glatt, die Struktur homogen. Das Infusor, welches sich in der Cyste befindet, verliert nicht die wesentlichen Züge der

Organisation: das Peristom, zwar hineingezogen, das stark zusammengefallene Vestibulum, die kontraktile Vakuole, die Myonemen und der Kernapparat werden erhalten. Die Scopula ist auch ständig vorhanden, ist aber ein wenig ins Innere des Körpers hineingezogen (s. Textfig. 55 A).

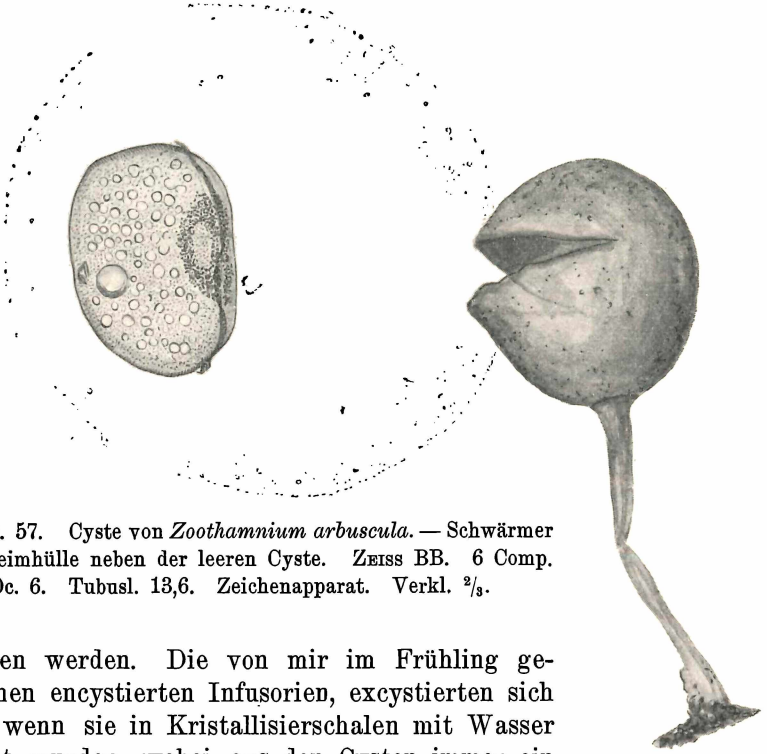
Diese Cysten sind Dauercysten, die zur Überwinterung bestimmt sind. Obgleich die Bildung der

Cysten vom Monat Juni anfängt, ist es mir nicht gelungen, die Excystierung früher als im nächsten Frühling zu beobachten. Soviel ich beurteilen konnte, tritt die Überwinterung als eine unumgängliche Bedingung der Excystierung, welche im Frühling geschieht, auf.



Textfig. 56. Excystierungsprozeß in vivo cv = pulsierende Vakuole, welche in mehrere große Vakuolen nach der Excystierung zerfällt. abst = abortiver Stiel des Infusors, welches sich enthüllt hat. ZEISS BB. Comp. Oc. 6. Tubusl. 13,6. Niveau des Arbeitstisches. Zeichenapparat. Verkl. $\frac{2}{3}$.

Was die Excystierung anbetrifft, so ist sie in bezug auf ihren Mechanismus eines gewissen Interesses wert. Ich hatte Gelegenheit Cysten der 2. Art auf den Stielen zu beobachten, da sie im Frühling zugänglicher sind; sie sitzen auf der Elodea und können bei genügender Zeitverwendung für die Erforschung in bedeutender Anzahl



Textfig. 57. Cyste von *Zoothamnium arbuscula*. — Schwärmer in Schleimhülle neben der leeren Cyste. ZEISS BB. 6 Comp. Oc. 6. Tubusl. 13,6. Zeichenapparat. Verkl. $\frac{2}{3}$.

erhalten werden. Die von mir im Frühling gefundenen encystierten Infusorien, excystierten sich bald, wenn sie in Kristallisierschalen mit Wasser gesetzt wurden, wobei aus den Cysten immer ein Schwärmer, genauer ein Macrozoid, welcher einen Schwärmer bald ergab, hervorkam.

Der Anfang des Excystierungsprozesses wurde durch außerordentliche Vergrößerung der kontraktilen Vakuole ausgezeichnet (s. Textfig. 56), ein Zustand, welcher zuweilen mehr als 1 Stunde dauerte.

Manchmal hatte man es nicht nur mit einer, sondern mit 2 bis 3 Vakuolen zu tun, die im ganzen dem Umfang nach einer großen entsprachen.

Dem Anschein nach dringt das Wasser ins Innere der Cyste immer auf rein osmotischem Wege ein, jedoch vor der Sprengung der Cyste hat es nicht Zeit kraft unbekannter Ursachen ausgepumpt

zu werden. Ferner übt der Überfluß des Wassers innerhalb der Cyste wahrscheinlich einen bestimmten Druck auf die Cyste von innen aus. Die Cyste platzt momentan wie eine Nußschale unter den Zangen, aber immer an einer bestimmten Stelle in der oberen Hälfte dem Äquator parallel. Die Spalte nimmt ungefähr eine Hälfte der Cystenperipherie ein. Die kontraktile Vakuole, welche sich bis zu der Excystierung vergrößert hatte, bleibt auch im Moment des Platzens der Cyste und einige Zeit nach diesem Moment, vergrößert. Die Excystierung selbst geschieht außerordentlich schnell: das Infusor wird aus der Cyste im Laufe von 10—20 Sekunden ausgestoßen.

Das eigentliche Verlassen der Cyste wird von einer bedeutenden Deformation des Infusorienkörpers begleitet; derselbe wird bisquitförmig durchgeschnürt (s. Textfig. 56). Zuerst erscheint die Seite, dann der peristomale Teil und ganz zuletzt verläßt der skopulare Teil die Cyste. Es ist bemerkenswert, daß WESENBERG-LUND das Resultat des Zerdrückens der Cyste als eine Excystierung beschreibt.

War das Platzen der Hüllen bis zu einem gewissen Grade in Verbindung mit der übermäßigen Vergrößerung der kontraktilen Vakuole verständlich, so blieb die Kraft, welche das Infusor aus den Hüllen herauszuschießen zwang rätselhaft bis zu der Zeit, wenn es gelang die Natur der Endocyste und ihre Rolle in dem Excystierungsprozeß aufzuklären.

Beobachtungen machten es klar, daß die aus den Cysten herausgekommenen Macrozoiden von *Zooth. arbuscula* in der ersten Zeit mit der Cyste verbunden bleiben und immer in der Nähe der Cyste liegen. Diese Verbindung erwies sich nicht als zufällig: es wurde durch Färbung in vivo mit Kongorot ein besonderer Schleim gefunden, welcher einerseits das excystierte Infusor umgab, und andererseits an die leere Hülle der Cyste angeheftet war (s. Textfig. 57).

Bei näherer Erforschung gelang es, die Natur des Schleimes als eines solchen festzustellen durch Färbung mit Tionin mit vorausgehender Fixierung in gesättigter Sublimatlösung. Es wurde eine für Schleime (Mucin) typische rötliche Färbung (Metachromasie) erhalten. Kongorot färbt den Schleim in karminrosa Farbe im Unterschied von den Chitingebilden, welche ziegelrot gefärbt werden.

Soweit man urteilen kann, erscheint dieser, den aus der Cyste entschlüpften Macrozoid enthaltende und ihn um mehreremal an Umfang übertreffende Schleim als das Resultat der Aufschwellung der Endocyste bei ihrer Berührung mit dem Wasser im Moment der Excystierung.

Im Moment des Zerreißen der Ectocyste, welches unter dem Drucke des innengelegenen aufgeschwollenen Infusors geschieht, bricht das Wasser, wie vorauszusetzen ist, ein und ruft eine momentane Aufschwellung der Endocyste, welche das Losschießen des Inhaltes bedingt, hervor (s. Textfig. 56, 57).

Der aus der Cyste herausgekommene Macrozoid bleibt nicht neben ihr in nächster Nachbarschaft liegen, sondern kraft der weiteren Aufschwellung des Schleimes wird er auf eine ziemlich bedeutende Entfernung von der Cyste fortgetragen.

Der Macrozoid bleibt einen ziemlich langen Zeitraum, etwa 3—4½ Stunden im Schleime liegen, und hier erleidet er eine Reihe von Veränderungen, welche ihn zu einem Schwärmer gestalten. Zunächst verschwindet die große Vakuole oder die zahlreichen kleineren Vakuolen, sich allmählich durch die kontraktile Vakuole nach außen ergießend.

Die am Anfang unregelmäßige, aber ziemlich charakteristische Gestalt (s. Textfig. 56) verändert sich und wird mehr abgerundet, dann verwandelt sie sich in ein flaches Ellipsoid (s. Textfig. 57), etwa nach einer ½ Stunde nach der Excystierung und endlich gegen das äußerste Ende des Verbleibens der aufgeschwollenen Endocyste im Schleime erhält das Macrozoid die konische Form des Schwärmers.

Gegen das Ende der 1. Stunde nach der Excystierung erscheint der lokomotorische Cilienkranz zuerst in Gestalt eines Kranzes von kurzen Stäbchen und zum Ende des Aufenthalts im Schleime arbeitet der lokomotorische Cilienkranz energisch und ruft das Fortschwimmen des Schwärmers aus dem Schleime hervor.

Gegen Ablauf derselben 1. Stunde erscheinen im hinteren Teile des aus Cyste hervorgekommenen Infusors Granulationen, welche sich allmählich an Anzahl vermehren und gegen Ende des Verbleibens des Macrozoiden im Schleime einen für den Schwärmer charakteristischen dunklen Gürtel bilden.

Das Plasma des Macrozoiden ist von kleinen Flüssigkeitsvakuolen angefüllt; die allergrößte Anzahl dieser Vakuolen fällt in die Mitte der Aufenthaltszeit des Macrozoiden in dem Schleime; am Anfang, im Moment des Ausschlüpfens sind ihrer wenig und sie verschwinden beinahe gänzlich zum Moment der endgültigen Formierung des Schwärmers.

Folgende Umstände sind für die vorliegende Arbeit des Interesses wert: das Macrozoid kommt aus der Cyste hervor und sobald es so

ist, scheint einem der Übergang in das Stadium der Schwärmer als unbedingt notwendig. Es wäre möglich auch einen anderen Entwicklungsgang zu erwarten, nämlich die Fortsetzung der Ausscheidung (nach der Excystierung) des schon ausgeschiedenen (vor der Encystierung) Stieles, wie das auch bei *Epistylis plicatilis* (CLAP. ET LACHM. 1858) oder bei *Choanophrya* (COLLIN 1912—13) beobachtet wird. Bei *Zooth. arbuscula* ist es wie eine Wiederkehr in den Anfangszustand und bei Vorhandensein der Encystierung wird das „*Epistylis*“-Stadium zweimal durchlaufen.

Es muß bemerkt werden, daß ich im „*Epistylis*“-Stadium in einigen Fällen die Gelegenheit hatte, ein willkürliches Fortschwimmen des Macrozoiden in Form eines typischen Schwärmers zu beobachten.

Polymorphismus der *Zooth. arbuscula*-Kolonien.

Aus dem oben Dargelegten ist nicht schwer zu ersehen, daß *Zooth. arbuscula* 2 Grundtypen von Kolonien enthält. Einerseits vegetative, aus Microzoiden bestehende Kolonien, welche vegetative Macrozoiden produzieren, bei deren Bildung keine Geschlechtsprozesse (resp. Conjugation) vorausgehen. Andererseits gibt es Geschlechtskolonien, welche außer den vegetativen Macrozoiden noch Geschlechtsindividuen, Macro- oder Microconjuganten, erzeugen. Geschlechtskolonien können entweder nur weibliche oder weibliche und männliche, oder endlich nur männliche Geschlechtsindividuen bilden. Diejenigen Kolonien, an welchen sich Macroconjuganten entwickeln, produzieren nach Abschluß der Conjugation die Exconjugationsästchen mit Macrozoiden. Das Vorhandensein von Macroconjuganten verändert den Bau der Kolonie, es geschieht ein Aufhalten des Wachstums der 2 Hauptzweige, wobei Ersatzzweige gebildet werden. Auf diese Weise unterscheiden sich in bezug auf die Lage der Zweige Kolonien, welche Macroconjuganten (7 Hauptzweige und 2—4 Ersatzzweige) enthalten, von vegetativen und Microconjuganten tragenden Kolonien, welche immer 9 Hauptzweige aufweisen. Alle 4 Kolonientypen können entweder Cysten an sich tragen, welche immer nur auf Kosten der vegetativen Macrozoiden gebildet werden, oder es können sich auch keine Cysten bilden und auf diese Weise wächst die Anzahl der Kolonientypen bis auf 8 an. Endlich ist mir ausnahmsweise gelungen solche Fälle zu beobachten, bei denen noch vor Beginn des Ausreifens der ersten Macrozoiden alle Kolonienindividuen sich teilten und sich zu Microconjuganten verwandelten. Auf diese Weise haben wir einen 9. Kolonientypus —

Geschlechtskolonien mit männlichen Individuen aber ohne vegetative Macrozoiden.

Alle beschriebenen Kolonientypen sind in der angeführten Tabelle enthalten.

Tabelle XV.

A. Vegetative Kolonien	{		1. die keine Cystentragen	} Kolonien mit 9 Hauptzweigen
			2. die außer den vegeta- tiven Macro- zoiden Cysten tragen	
B. Geschlechts- kolonien	{	I. Männliche Ge- schlechtskolonien	a) die vegetative Macrozoiden bilden	} — vegetative Kolonien
			3. mit Cysten	
			4. ohne "	
			4 ¹ . ohne "	
		II. Gemischte Ge- schlechtskolonien	5. mit "	} Kolonien mit 7 Hauptzweigen und
			6. ohne "	
	{	III. Weibliche Ge- schlechtskolonien	7. mit "	} Ersatzzweigen Conjuga- tionskolonien
			8. ohne "	

Bemerkenswert ist, daß gemischte Kolonien immer proterogyn sind — weil Microconjuganten immer später als Macroconjuganten sich entwickeln. Auf diese Weise ist für *Zooth. arbuscula* eine Kreuzung, d. h. Conjugation der Geschlechtsindividuen verschiedener Kolonien, der Fremdbestäubung-Xenogamie der Pflanzen analog, immer gesichert.

Verschiedene Kolonientypen offenbaren sich der Entwicklung gemäß; die jüngsten Kolonien sind voneinander nicht zu unterscheiden. Mit dem Auftreten der sechsten Teilung kann in der Entwicklung der Kolonie eine Absonderung der Macroconjuganten vorkommen; von diesem Moment an unterscheiden sich die weiblichen Kolonien von allen übrigen. Ferner können, wenn die Kolonie die Anzahl von 150 Infusorien erreicht hat, Microconjuganten vorkommen, jedoch können sie auch später, sogar ganz am Ende des individuellen Lebens der Kolonie erscheinen. Endlich kann die Cystenbildung mit verschiedenen Perioden der Macrozoidenentwicklung an der Kolonie zusammenfallen. Auf diese Weise ist unter den 3 Paaren unterscheidender Merkmale, wie An- oder Abwesenheit weiblicher Individuen, männlicher Individuen und Cysten, nur die An- oder Abwesenheit weiblicher Individuen zu einer Zeit fixiert, d. h. zu-

sammenfallend mit einem bestimmten Stadium der Kolonienentwicklung ist. Um absolute Zeitpunkte in der Entwicklung der Kolonien von verschiedenen Typen zu bestimmen, wurden einige Beobachtungen wie in der Kultur, so auch in Naturbedingungen angestellt (Teichkultur siehe S. 378). Was die 1. Serie von Beobachtungen in der Kultur anbetrifft, so hat sie sich nicht maßgebend erwiesen, kraft einer bedeutenden Verzögerung der Entwicklungsprozesse. Nur an den allerfrühesten Stadien der Kolonienentwicklung ist kein besonderes Auseinandergehen der Fristen zu bemerken, welches in den Kultur- und in den Naturbedingungen beobachtet wird. Das ist auch begreiflich, da die junge Kolonie in frühen Entwicklungsstadien sich von den Vorräten ernährt, die in dem Macrozoid, das sie erzeugte, enthalten sind, während spätere Stadien von der aktiven Ernährung abhängig sind. Außerdem gelingt es nicht, in der Kultur, sogar bei Wechsel des Wassers, ein gewisses Beschmutzen durch Bakterien und eine Fäulnis des Wassers zu vermeiden.

Auf diese Weise stehen uns die Fristen zur Verfügung, welche die Kultur im Teiche ergeben hat.

Nachdem 24 Stunden seit der Anheftung des Schwärmers verstrichen waren, wurden junge Kolonien bemerkt und im Falle eines Befundes weiblicher Geschlechtskolonien konnte man die Bildung der Macroconjuganten und den Anfang der Conjugation beobachten. Nachdem die Kolonie 48 Stunden alt ist und über 100 Individuen beträgt, erscheinen Microconjuganten. An den weiblichen Kolonien ist die Conjugation abgeschlossen und an Stelle der Conjugation hat man einen einzelnen Exconjuganten. Am 4. Tage wurde eine Teilung des Exconjuganten in den weiblichen Kolonien bemerkt, während in den vegetativen Kolonien reife Macrozoiden 1. Ordnung beobachtet wurden. Am 5. Tage hatte man reife Macrozoiden 2. Ordnung. Die Macrozoiden an dem Exconjugantenästchen in der weiblichen Kolonie waren beinahe reif. Das Resultat der Beobachtungen ist aus der Tabelle zu ersehen (s. Tab. XVI).

Was das natürliche Grenzalter des individuellen Lebens der Kolonie anbetrifft, so ist letzteres mir unbekannt geblieben. Kolonien, welche der Teichkultur unterworfen wurden, hatten etwas mehr als 1 Woche gelebt. Jedoch wenn wir nach den Dimensionen der Kolonien und nach der Anzahl der von ihnen produzierten Macrozoiden urteilen, so können wir eine längere Lebensdauer der Kolonien voraussetzen.

Der Polymorphismus der Kolonien bei *Zooth. arbuscula* erinnert an das Verhältnis, welches KLEIN für *Volvox aureus* festgesetzt hat.

Volvox aureus hat ähnlich wie *Zooth. arbuscula* Kolonien, welche alle möglichen Kombinationen in der Verteilung der weiblichen und männlichen Elemente und der Partenogonidien enthalten, aufzuweisen.

Tabelle XVI.

Tage	Kultur in Kulturgläsern	Kultur im Teiche		
		Vegetative Kolonie	Weibliche Kolonie	
0		Schwärmer		
1	Junge Kolonien	Junge Kolonien	Junge Kolonien Bildung der Macro- conjuganten Anfang der Con- jugation	
2		Kolonien von 100—150 Individuen	Kolonien von 100—150 Individuen Ende der Conjugation — einzelner Excon- jugant	
3	Anfang der Bildung von Macrozoiden 1. Ordnung	Anfang der Bildung von Macrozoiden 1. Ordnung	Wachstum des ein- zelnen Exconjuganten	
4		Reife Macrozoiden 1. Ordnung Anfang der Bildung 2. Ordnung	Teilung der Excon- juganten in 2 Hälften Anfang der Bildung von Macrozoiden 2. Ordnung	Microconjuganten Cysten
5		Die 1. Ordnung ist fortgeschwommen Reife Macrozoiden 2. Ordnung	Exconjugantenästchen mit nicht ganz reifen Macrozoiden	
6	Reife Macrozoiden 1. Ordnung	Die 2. Ordnung ist fortgeschwommen Halbentwickelte Macrozoiden 3. Ordnung	Exconjugantenästchen mit vollständig reifen Macrozoiden	

Jahrescyclus von *Zooth. arbuscula*.

Alle im vorigen Paragraphen beschriebenen Kolonientypen können durchaus nicht zu jeder Jahreszeit im Teiche vorgefunden werden. Im allgemeinen entsprechen die verschiedenen Kolonientypen verschiedenen Jahreszeiten. Im Laufe des ganzen Winters sind im Teiche überhaupt keine Kolonien zu finden, so bleiben nur Ruhestadien-Cysten.

Beobachtungen im Laufe mehrerer Jahre zeigten, daß eine ge-

wisse cyclische Gesetzmäßigkeit im Wechsel verschiedener Kolonientypen von *Zooth. arbuscula* mehr oder weniger beständig erscheint. Im Januar, Februar und März und im Laufe beinahe des ganzen Aprils werden im Teiche ausschließlich Cysten vorgefunden; von Ende April bis Mitte Mai entschlüpfen den Cysten Schwärmer, welche der 1. Generation der Kolonien den Anfang geben. Weiterhin bis Ende Juni folgt gewöhnlich eine Reihe vegetativer Kolonien. Ende Juni oder Anfang Juli wird eine Epidemie der Conjugation beobachtet, welche eine Woche lang intensiv vor sich geht und dann im Laufe eines Monats allmählich erlöscht. Vom Monat Juni an erscheinen in den Kolonien Cysten und diese Cysten überwintern stets; das Excystieren einer Cyste, die nicht überwintert hatte, wurde nicht beobachtet. Die Bildung der Cysten endigt im Oktober oder Anfang November; von diesem Moment an verschwinden die Kolonien und im November und Dezember werden nur Cysten angetroffen (s. Tab. XVII).

Tabelle XVII.

I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	IX	XII
Cysten				Vegetative Kolonien							
				Geschlechtskolonien							
				Cysten							

Allgemeine Bemerkungen über *Zooth. arbuscula*.

Bei der Analyse des Lebenscyclus von *Zooth. arbuscula* muß natürlicherweise der Gedanke entstehen, daß die gegebene Form in mancher Hinsicht sehr eigenartig erscheint. Hinsichtlich einer Reihe von Merkmalen scheint diese Art sehr spezialisiert zu sein und auf den ersten Blick aus dem Kreise der Vertreter der Familie *Vorticellidae* auszuscheiden.

Jedoch bei näherer Analyse der Züge der Organisation von *Zooth. arbuscula* und beim Vergleich dieser Züge mit den im System nahestehenden Formen erweist sich *Zooth. arbuscula* als eine typische *Vorticellidae*. Nur was die Kolonienbildung und den mit ihr verbundenen Dimorphismus der Individuen anbetrifft, zeigt *Zooth. arbuscula* Züge von einer für die Vorticelliden außerordentlich hohen Organisation.

Das Microzoid weist bei *Zooth. arbuscula* eine Reihe für die Familie primitiver Züge auf; bei solchen Gattungen wie *Cothurnia*,

Ophrydium, *Opercularia* und *Campanella* wird ein komplizierterer Bau der peristomalen Organellen und der kontraktile Vakuole beobachtet; letzteres gilt auch für die Gattungen *Ballodora* und *Carchesium*.

Die peristomalen Organellen von *Zooth. arbuscula* zeichnen sich durch keine große Höhe der Peristomscheibe aus und auch durch eine unbedeutende Anzahl Windungen der Spirale ($1\frac{1}{4}$ Windungen), durch ein schwach entwickeltes (besonders im Vergleich zu der Gattung *Opercularia*) Vestibulum und durch eine kontraktile Vakuole ohne differenziertes Kanälchen oder Reservoir. Wir beobachten auch keine besonderen Züge im Bau des Myonemensystems, das aus einem Bündel von Fibrillen, die von dem basalen Teil des Individuums divergieren, besteht, und auch nicht in dem Bau des peristomalen Sphinkters.

Zooth. arbuscula hat auch keinen sehr komplizierten Bau des Stieles; eher könnte man in diesem Bau Zeichen der Primitivität finden. Solche Formen wie *Vorticella* und *Carchesium* haben einen Stiel, der einen höheren Spezialisationsgrad aufweist als der Stiel von *Zooth. arbuscula*. In dem phylogenetischen Schema, welches FAURÉ-FREMIET sich nach dem Bau des Stieles richtend uns gegeben hat, steht *Zoothamnium* nach *Epistylis*, *Rhabdostyla* und *Intranstylum*, aber vor den Gattungen *Carchesium* und *Vorticella*.

Somit sehen wir, daß hinsichtlich aller wesentlichen Merkmale der Organisation des Individuums *Zooth. arbuscula* keine sehr spezialisierte Form ist. Sogar wenn wir auch den Bau des Macrozooids in die Analyse einschließen, hat letzteres, da es eigentlich ein „aufgeblasenes“ Microzoid vorstellt, fast keine Züge der Spezialisierung im Vergleich zu den Individuen, welche bei den anderen Vorticelliden Schwärmer ergeben. Nur das Myonemensystem zeigt einige spezielle Züge.

Ein vollständig anderes Bild haben wir, wenn wir *Zooth. arbuscula* mit anderen Vertretern der Familie der *Vorticellidae* auf Grund des Kolonienmerkmals vergleichen. *Zooth. arbuscula* ist hinsichtlich dieses Merkmals zweifellos eine außerordentlich spezialisierte Form, und wenn wir seine primitiven Züge hinsichtlich anderer Merkmale in Betracht nehmen, so ist diese Form eine einseitig spezialisierte.

Die Vereinigung der Kolonienindividuen mittels lebenden Tekoplasmas und Kinoplasmas der Stiele macht *Zooth. arbuscula* zu einer Kolonie im engeren Sinne des Wortes. Die Kolonien anderer Vorticelliden, bei denen einzelne Individuen nur durch einen leblosen Stoff der Stiele vereinigt sind, treten eher als hoch organisierte Gesellschaften von Infusorien auf.

Die anatomische Verbindung zwischen einzelnen Individuen

macht die ganze Kolonie von *Zooth. arbuscula* zu einem physiologisch vollständigen Organismus höherer Ordnung als das einzelne Infusor-individuen.

Auf Grund dieser anatomischen und physiologischen Verbindung erreicht der Dimorphismus der Individuen ein üppiges Aufblühen.

Die Anwesenheit der großen Stammhalter der Kolonie bedingt eine bedeutende Dicke der Hauptverzweigungen und des Hauptstammes der Kolonie; es ist eine scharfe Differenzierung auf Hauptzweige und Seitenästchen mit ihren Verzweigungen vorhanden.

Eine gewisse Analogie unter den koloniebildenden Mehrzelligen findet man für die *Vorticellidae* bei den *Hydrozoa*. Erinnern nicht die Hauptzweige und der Hauptstamm von *Zooth. arbuscula* in Hinsicht ihrer Bedeutung für die Kolonie an den Axocaulus der *Aglaophenia*? — Der Stiel und der Hydrocaulus werden einerseits zu einem mächtigen Hauptzweig oder andererseits zu einem Axocaulus: das Organ des Individuums wird zu einem Organ des Kolonienganzen.

Zooth. arbuscula weist drei Arten von Generationen auf. Einerseits sind es Generationen im eigentlichen Sinne des Wortes, Generationen von Individuen, welche sich zwischen zwei Geschlechtsprozessen — zwischen zwei Conjugationen befinden. Ferner sind es Generationen der Individuen, welche von zwei naheliegenden Teilungen bestimmt werden und dann sind es Generationen der Kolonien, von denen jede mit der Anheftung des Stammhalter-Macrozoids anfängt. Und so hat *Zooth. arbuscula* im Zusammenhang mit der hohen Differenzierung des Kolonienganzen das Dominieren der letzten Generationsart über die zwei ersten aufzuweisen. Generationen der Individuen sind im Bereich einer Koloniegeneration eingeschaltet als Entwicklungsstadien dieser Generation und sind folglich gänzlich dieser letzteren unterworfen und sogar über Generationen im eigentlichen Sinne des Wortes dominiert die Kolonienbildung.

Bemerkenswert ist, daß die Grenze zwischen zwei solchen Generationen nicht zwischen zwei Generationen der Kolonien liegt, sondern im Innern einer bestimmten Generation der Kolonien. Die Kolonie, welche conjugiert hat, besteht gänzlich aus Individuen der alten Generation, während nur das Exconjugantenästchen aus Individuen der neuen Generation besteht.

Das Einfügen des Geschlechtsprozesses in die Kolonie ruft keineswegs eine Unterbrechung der Kolonie als selbständige Einheit oder des regelmäßigen Laufes der Generationen der Kolonien

hervor, sondern wird im Gegenteil harmonisch in das allgemeine Bild des Cyclus eingeschaltet.

Die alte Kolonie reagiert auf die Conjugation, indem sie Ersatzzweige ausbildet und die Individuen der neuen Generation ernährt.

Literaturverzeichnis.

- BOCK, F. (1926): Experimentelle Untersuchungen an kolonienbildenden Volvocaceen. Arch. f. Protistenk. Bd. 56.
- BÜTSCHLI, O. (1877): Über die *Dendrocometes paradoxus*, STEIN, nebst einigen Bemerkungen über *Spirochona gemmipara* und die contractilen Vacuolen der Vorticellen. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 28.
- (1887—89): Protozoa. III. Abt.: Infusoria. BRONN's Klassen u. Ordnungen des Thier-Reichs.
- CAULLERY, M. et MESNIL, F. (1915): Sur *Trichodina patellae* CUÉNOT. Compt. Rend. Soc. Biol. Paris T. 78.
- CHUN, C. (1895): Atlantis. Biogenetische Studien über pelagische Organismen. 1. Cap. Die Knospungsgesetze der proliferierenden Medusen. Bibl. Zool. Vol. 7.
- CLAPARÉDE et LACHMANN (1858): Etudes sur les infusoires et les rhizopodes T. 1.
- COLLIN, B. (1909): Sur la symétrie et l'orientation morphologique des embryons d'acinetiens (Note préliminaire). Arch. Zool. exper. et gener. 5^e Serie T. 2.
- (1909): Les deux formes nouvelles d'infusoires discotriches. Arch. Zool. exper. et gener. 5^e Serie T. 2.
- (1912—13): Etude monographique sur les Acinetiens. II. Morphologie, Physiologie, Systematique. Arch. Zool. exper. et gener. T. 51.
- DEGENER, P. (1918): Die Formen der Vergesellschaftung im Tierreiche. Leipzig
- DOBELL, CL. (1911): The Principles of Protistology. Arch. f. Protistenk. Bd. 23.
- DOGIEL, V. A. (1915): Über die geschl. Prozesse bei Infusorien. Arch. f. Protistenk. Bd. 50.
- DOGIEL, V. A. und FURSENKO, A. (1920): Ektoparasitische Infusorien aus Landisopoden. Travaux Soc. Nat. Leningrad.
- DRIESCH, H. (1890—91): Tektonische Studien an Hydroidpolypen. I. Campanulariden und Seitulariden. II. Plumularia und Aglaophenia, die Tubularien. III. Antennularia. Jenaische Zeitschr. Nat. Bd. 24. 25.
- EHRENBERG, C. G. (1838): Die Infusionsthierchen als vollkommene Organismen. Leipzig.
- ENGELMANN, TH. W. (1862): Zur Naturgeschichte der Infusionsthierchen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 11.
- ENRIQUES, P. (1907): La conjugazione et il differenziamento sessuale negli Infusori. Arch. f. Protistenk. Bd. 9.
- (1876): Über Entwicklung und Fortpflanzung von Infusorien. Morphologisches Jahrbuch. Bd. I.
- EYFERT, B. (1925): Einfachste Lebensformen des Tier- u. Pflanzenreichs.
- FABRE-DOMERGUE (1888): Structure of Ureceolaridae. Journ. Anat. et Physiol. T. 13.
- FAURÉ-FREMIET, E. (1901): Sur la structure de macronucleus chez les Vorticellidae; Compt. Rend. Soc. Biol. Paris T. 58.

- FAURÉ-FREMIET, E. (1904): Note sur la structure du pedoncule du *Carchesium aselli*. Ibid. T. 57.
- (1904): Epuration et rajeunissement chez les Vorticellidae. Ibid. T. 57.
- (1904): L'appareil fixateur des discotriches et ses indications au point de vue de la phylogenese. Ibid. T. 57.
- (1901): Sur la structure du pedoncule des Vorticellidae. Ibid. T. 57.
- (1904): Sur la formation de la coque des Vagenicolinae. Ibid. T. 57.
- (1904): Sur l'appareil contractile des Vorticellidae. Ibid. T. 57.
- (1905): La structure de l'appareil fixateur chez les Vorticellidae. Arch. f. Protistenk. Bd. 6.
- (1905): Sur l'organisation de la *Campanella umbellaria*. Compt. Rend. Soc. Biol. Paris T. 58.
- (1905 I): Les membranes perivacuolaires chez les infusoires ciliés. Ibid. T. 58.
- (1905 II): Sur une variation experimentale de la *Vorticella microstoma*. Ibid. T. 59.
- (1906): Sur l'Ophrydium versatile. Ibid. T. 61.
- (1906): Le commensalisme des Opercularia. Les facteurs de la spécificité. Ibid. T. 61.
- (1906): Le commensalisme des Opercularia. Le facteur mouvement. Ibid. T. 61.
- (1906): Commensalisme spécifique chez les Vorticellidae d'eau douce. Ibid. T. 61. Paris.
- (1906): Variation experimentale chez *Vorticella microstoma*. Bull. scient. France Belgique T. 40.
- (1907): Sur la variabilité de quelque Opercularia commensaux. Compt. Rend. Soc. Biol. Paris T. 62.
- (1907): Structure de l'appareil basilaire des Opercularia. Ibid. T. 62.
- (1907): *Epistylis Perrieri* sp. nov. Ibid. T. 63.
- (1908): Le *Tintinnidium inquilinum*. Arch. f. Protistenk. Bd. 11.
- (1909—1910): Etudes sur les Mitochondris des Protozoaires et des cellules sexuelles. Arch. Anat. Microsc. T. 2.
- (1910): La fixation chez les infusoires ciliés. Bull. scient. France Belg. T. 44.
- (1922): Le cycle de croissance des colonies de Vorticellides. Bull. Biol. de la France Belg. T. 56.
- FURSENKO, A. (1924): Zur Biologie von *Zoothamnium arbuscula* EHRENBURG. Archives Russe de Protistologie. T. 3.
- (1925): Zur Conjugation von *Zoothamnium arbuscula* EHRENBURG. Travaux de la Soc. Nat. Leningrad T. 56.
- GASSOWSKY, G. W. (1916): Sur la faune des Infusoires du golf de Kola et des ses environs. Travaux de la Soc. Imp. Nat. Petrograd.
- HARTMANN, M. (1921): Die agame Zucht von *Eudorina elegans*. Experimentelle Beiträge zum Befruchtungs- und Todesproblem. Arch. f. Protistenk. Bd. 43.
- (1924): Über die Veränderung der Kolonienbildung von *Eudorina elegans* und *Gonium pectorale* unter dem Einfluß äußerer Bedingungen. Arch. f. Protistenk. Bd. 49.
- HESSE, K. u. DOFLEIN, F. (1910): Tierbau und Tierleben.
- KEISER, A. (1921): Die Sessilen peritrichen Infusorien und Suctorien von Basel und Umgebung. Revue Suisse de Zoologie.
- KLEIN, L. (1889): Morph. und Biol. Studien über die Gattung *Volvox*. Jahrb. wiss. Botanik. Bd. 20.

- KLEIN, L. (1891): Fortpflanzung bei der Gattung Volvox. Ber. Natforsch. Gesellsch. Freiburg Bd. 5.
- KOLTZOFF, N. K. (1911—1912): Studien über die Gestalt der Zelle. III. Untersuchungen über die Contraktilität des Vorticellenstieles. Arch. f. Zellforsch. Bd. 7.
- KÜHN, A. (1914): Entwicklungsgeschichte und Verwandtschaftsbeziehungen der Hydrozoen II. Hydroiden. Ergebnisse und Fortschritte der Zoologie. Bd. 4.
- LANG, A. (1888): Über den Einfluß der festsitzenden Lebensweise auf die Thiere und über den Ursprung der ungeschlechtlichen Fortpflanzung durch Theilung und Knospung. Fischer, Jena.
- LOEB, J.: Dynamik der Lebenserscheinungen.
- MAUPAS, E. (1889): Le rajeunissement karyogamique chez les ciliés. Arch. Zool. exper. gener. 2^e Serie T. 7.
- MEISENHEIMER, J. (1921): Geschlecht und Geschlechter im Tierreiche. I. Die natürlichen Beziehungen. Fischer, Jena.
- MÖBIUS, K. (1888): Bruchstücke einer Infusorienfauna der Kieler Bucht. Arch. f. Naturgeschichte 54. Jahrg. Bd. 1.
- POPOFF, M. (1908): Die Gametenbildung und die Conjugation von Carchesium polypinum L. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 89.
- PRANDTL, V. (1906): Die Conjugation von Didinium nasutum O. F. M. Arch. f. Protistenk. Bd. 7.
- ROUX, W. (1905): Die Entwicklungsmechanik ein neuer Zweig der biologischen Wissenschaft. Vorträge und Aufsätze über Entwicklungsmechanik der Organismen H. 1.
- RYLOV, W. M. (1927): Studien über das Teichplankton der Umgebung des Peterhofer-Naturwissenschaftlichen Instituts. Travaux de l'Institut des Sciences Naturelles de Peterhof Nr. 4.
- SCHMÄHL, O. (1926): Bursaria truncatella. Arch. f. Protistenk.
- SCHRÖDER, O. (1906): Beiträge zur Kenntnis von Epistylis plicatilis (EHRBG.). Arch. f. Protistenk. Bd. 7.
- (1906): Beiträge zur Kenntnis von Campanella umbellaria. L. sp. (Epistylis flavicans + grandis EHRBG.). Arch. f. Protistenk. Bd. 7.
- (1906): Beiträge zur Kenntnis von Vorticella monilata Tatem. Arch. f. Protistenk. Bd. 7.
- SCHWEYER, A. W. (1925): Die Protozoen als „Keimzellorganismen“ die Metazoen als „Somaorganismen“ mit Keimzellen. Travaux de la Soc. Natur. Leningrad. T. 54.
- SPENCER, J. (1886): Zooth. arbuscula. Journ. Quek. Micr. Club. III.
- STEIN, F. (1854): Die Infusionsthier auf ihre Entwicklungsgeschichte untersucht. Leipzig.
- (1867): Der Organismus der Infusionsthier Vol. 2.
- TEISSIER, G. (1923): Recherches sur Dynamena pumila (L.). Travaux de la Station biologique de Roscoff.
- TREMBLEY, ABR. (1747) (1809): On several Species of small Water Insects (Animalcula) of the Polypus Kind. Philosoph. Transakt. Royal Society. London Vol. 9.
- WESENBERG-LUND, C. (1925): Contributions to the biology of Zoothamnium geniculatum. Memoires de l'Académie Royale des Sciences et de Lettres de Danemark. Copenhagen. Test. de Sciences 8^e Serie T. 10.
- WRZESNIEWSKI, A. (1877): Beiträge zur Naturgeschichte der Infusorien. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 29.

Tafelerklärung.

Tafel 12—17.

Tafel 12.

Totalpräparate. ZEISS 3 mm. Comp. Oc. 6. Tubusl. 13,6. Niveau des Arbeitstisches. Zeichenapparat. Verkl. $\frac{2}{3}$.

Fig. 1. Endspitze des Kolonienhauptzweiges mit Microconjuganten (Mikj) in verschiedenen Stadien der Entwicklung (Miz = Microzoid).

Fig. 2. Zwei große Individuen, welche als Resultat der Teilung des Macrozoiden auftreten.

Fig. 3. Der infolge des Hungerns degenerierende Macrozoid. My = Myoneme.

Tafel 13.

Totalpräparate. Für die Vergrößerung s. Taf. 12.

Fig. 4. Ende des Hauptzweiges mit Microconjuganten.

Fig. 5. Teil der Kolonie mit Microconjuganten. Völlige Abwesenheit irgendwelcher Individuen außer den Microconjuganten.

Fig. 6. Macroconjugant (Makj) umgeben von Individuen der Kolonie.

Fig. 7. Gruppe aus vier großen Individuen. — Resultat der Teilung des Macrozoiden.

Fig. 8. Analoge, aus acht Individuen bestehende Gruppe.

Tafel 14.

Conjugation bei *Zoothamnium arbuscula*. Rekonstruktionen bei ZEISS 2 mm. Comp. Oc. 6. Tubusl. 16,0. Mit LEITZ's Zeichenapparat (großes Modell). Niveau des Arbeitstisches. Verkl. $\frac{2}{3}$. Fixierung mit SCHAUDINN's Gemisch.

Fig. 9. Anfang der Conjugation, Anheftung des Microconjuganten; alle Kerne im Ruhezustand.

Fig. 10. Anfang der ersten Teilung des Micronucleus. Zwei Micronuclei im Microconjuganten und einer im Macroconjuganten. Unten ist anomalerweise ein zweiter Microconjugant zu sehen, mit einem Micronucleus, welcher sich teilt.

Fig. 11. „Sichelstadium“ (?) in den Conjuganten.

Fig. 12. Metaphase der ersten Teilung. (Zum Unterschied von den übrigen Präparaten Fixierung mit FLEMMING's Flüssigkeit.)

Fig. 13. Bildung von Geschlechtskernen (Prn). In dem Microconjuganten; anscheinend sind kraft der Unvollständigkeit der Präparate nur sieben zum Absterben bestimmte Kerne zu sehen.

Fig. 14. Der Befruchtungskern Synkarion im Micro- und Macroconjuganten (Sy).

Fig. 15. Metaphase der zweiten Teilung des Befruchtungskernes im Macroconjuganten, während im Microconjuganten Reste des absterbenden Befruchtungskernes (Sy) zu sehen sind.

Fig. 16. Anaphase der zweiten Teilung des Befruchtungskernes.

Fig. 17. Metaphase der dritten Teilung des Befruchtungskernes.

Fig. 18. Anaphase der dritten Teilung.

Fig. 19. Resultat der letzten Teilung des Befruchtungskernes — acht gleichwertige Kerne (N).

Tafel 15.

Totalpräparat. Für die Vergrößerung s. Taf. 12.

Fig. 20. Der Exconjugant (Exkj) der *Zoothamnium arbuscula* von einem Teile der Kolonie umgeben. Erstzw = Ersatzzweige. Erstzw 1 = Ersatzzweig 1B (c); Erstzw 2 = Ersatzzweig 2B (c); C/B—h (B) = Hauptzweige; Maz = Makrozoid.

Tafel 16.

Entwicklung des Exconjugantenästchens. Rekonstruktionen bei Vergrößerung ZEISS DD. Comp. Oc. 6. Tubusl. 13,6 Niveau des Arbeitstisches. Beim Drucke werden die Fig. verkleinert. Verkl. $\frac{3}{4}$.

Fig. 21. Einzelner Exconjugant am Anfang des Wuchses. Marst = Reste des zerfallenen Macronucleus; Mkj = Microconjugant; Ma = Neue Macronuclei.

Fig. 22. Auch einzelner Exconjugant, welcher die Enddimensionen beinahe erreicht hat. Mi = Micronucleus; Ma = Macronucleus; Mikj = Rest der Microconjuganten.

Fig. 23. Stadium zweier Individuen in der Entwicklung des Exconjugantenästchens. Der unmittelbar nach Endscluß der Teilung folgende Moment.

Fig. 24. Stadium zweier Individuen in der Entwicklung des Exconjugantenästchens, Ruhestadium.

Fig. 25. Anomaler einzelner Exconjugant mit sieben Macronuclei, von denen einer degeneriert (Deg.).

Fig. 26. Anomales Stadium zweier Individuen in der Entwicklung des Exconjugantenästchens, welches als Resultat der Teilung eines einzelnen Exconjuganten mit sechs Macronuclei auftritt.

Fig. 27. Übergang von dem Stadium der zwei Individuen zu dem Stadium der drei Individuen. Teilung des Individuums AB⁴. Misp = Spindel des Micronucleus.

Fig. 28. Stadium der drei Individuen in dem Moment, welcher der Teilung folgt.

Fig. 29. Übergang von dem Stadium der drei Individuen zu dem Stadium der vier Individuen.

Fig. 30. Stadium von vier Individuen von oben betrachtet.

Fig. 31. Dasselbe von der Seite betrachtet.

Fig. 32. Stadium von sechs Individuen von der Seite betrachtet. Die Vergrößerung der Dimension der Individuen A₂ und B₂, der zukünftigen Macrozoiden, ist zu ersehen.

Tafel 17.

Entwicklung des Exconjugantenästchens. (Fortsetzung.)

Fig. 33. Exconjugantenästchen aus neun Individuen bestehend; drei Individuen A₂ C₂ und B₁ zukünftige Macrozoiden des Ästchens.

Fig. 34. Exconjugantenästchen aus vierzehn Individuen.

Fig. 35. Vollständig formiertes Exconjugantenästchen mit vier Macrozoiden in verschiedenen Stadien des Wachstums — A₂, C₂, B₁ und d¹¹. Die Macrozoiden A₂ und C₂ erreichen fast die Enddimension.

Fig. 36. Modifikation in der Verteilung der Macronuclei; die Macronuclei im Verhältnis 3:2:1:1 im Stadium von vier Individuen.

Fig. 37. Stadium von drei Individuen; Modifikation des Tempos — das Individuum hat CD₃ sich früher als das Individuum AB₄ geteilt.

