Nachdruck verboten. Übersetzungsrecht vorbehalten.

Seite

Beitrag zur Kenntnis der Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Gattungen *Euglena* und *Phacus*.

Von

Helmut Krichenbauer (Wien).

Mit 18 Abbildungen im Text.

XIV. Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Protophyten.

Herausgegeben von

Bruno Schussnig.

Inhaltsverzeichnis.

Finlaitung											88
	•	•	•	·	•	•	•	·	•	•	00
I. Material und Technik				•	•		•	•	•	•	89
A. Die untersuchten Arten											89
B. Kulturmethoden			•								92
C. Fixierung und Färbung											95
Untersuchungen über die Gattung Euglena											97
II. Entwicklungszyklus von Euglena gracilis											97
III. Die Kernteilung bei Euglena											101
IV. Die Geißel											107
Untersuchungen über die Gattung Phacus											109
V. Die Zellteilung von Phacus											109
VI. Die Kernteilung bei Phacus pyrum											110
VII. Geschlechtliche Vorgänge bei Phacus pyri	ım										115
VIII. Zusammenfassung											120

Einleitung.

Obwohl die Euglenaceen cytologisch bereits häufig untersucht wurden, existieren über den Bau des Kernes und den Kernteilungsvorgang noch Meinungsverschiedenheiten. Diese Meinungsverschiedenheiten beziehen sich auf die Gattung *Euglena* selbst. Von den anderen

hierher gehörigen Gattungen ist vor allem *Phacus* fast gar nicht untersucht worden. Ich habe mich daher entschlossen, diese mir zugänglichen Formen der Euglenaceen noch einmal, bzw. zum ersten Mal zu untersuchen.

Trotz der vielen Untersuchungen über die Kernteilung der Gattung Euglena schienen mir besonders zwei Fragen ungeklärt, nämlich der Zeitpunkt und die Art der Chromosomenspaltung und die Art und Weise des Auseinanderweichens der Chromosomen in der Anaphase. Mit Ausnahme von S. R. HALL (1931), der eine Querteilung der Chromosomen angibt, wird allgemein eine Längsspaltung angenommen. KARL (1915), W. B. BAKER (1926) und I. B. LACKEY (1934) nehmen die Chromosomenspaltung in der Metaphase an, dagegen behaupten B. TSCHENZOFF (1916) und H. L. RATCLIFFE (1927), daß die Chromosomenspaltung in der Anaphase auftritt, also schon für die nächstfolgende Teilung vorweggenommen ist. Auch zeigen die Beobachtungen, die von W. B. BAKER (1926) und H. L. RATCLIFFE (1927) über das Verhalten der Geißel bei der Teilung gemacht wurden, Verschiedenheiten.

Weiter habe ich mich bemüht, einen zusammenhängenden Entwicklungszyklus bei *Euglena* aufzufinden. Bis jetzt waren zwar verschiedene Entwicklungsstadien bekannt. So hat z. B. F. GÜNTHER (1927) einzelne Entwicklungsstadien genau beschrieben. Ihre gegenseitige Stellung und ihre Entwicklung auseinander waren bis jetzt ungeklärt. Unter den Euglenaceen ist allein bei der Gattung *Colacium* von D. F. JOHNSON (1934) der geschlossene Entwicklungszyklus aufgefunden worden.

Geschlechtliche Vorgänge, wie ich sie bei der Gattung *Phacus* beobachtet habe, wurden bisher in der Familie der Euglenaceen nicht vorgefunden.

I. Material und Technik.

A. Die untersuchten Arten.

Um bei meiner Untersuchung einen größeren Überblick zu gewinnen, habe ich von Anfang an getrachtet, mehrere Arten in den Bereich meiner Beobachtungen zu ziehen. Dadurch wird auch der Vorteil erreicht, daß durch die vergleichende Beobachtung der Ergebnisse, die auf der Untersuchung der einzelnen Arten beruhen, Fehlerquellen ausgeschaltet werden. Außerdem ist bekannt, daß auch nahe verwandte Arten sich bei der Kultur verschieden verhalten können. Es zeigt sich dieses verschiedene Verhalten in der Widerstandsfähigkeit gegen die künstlich geschaffenen Bedingungen, da es manchmal vorkommt, daß manche Formen schon nach kürzerer Kultur absterben, während andere wieder mit Leichtigkeit durch lange Zeit gezüchtet werden können, ohne sich zu verändern. Im Zusammenhang mit dieser Widerstandsfähigkeit dürfte es vielleicht auch stehen, daß bestimmte Entwicklungsstadien bei manchen Arten nicht ausgebildet werden. Es gelingt selten, unter künstlichen Bedingungen einen geschlossenen Entwicklungszyklus zu erhalten. Die einzelnen Arten zeigen ferner in der Ausbildung ihrer Organellen eine verschiedene Deutlichkeit, so daß z. B. für die Beobachtung des Geißelapparates nur manche Arten geeignet sind.

Zur Untersuchung habe ich Arten von zwei Gattungen der Euglenaceen herangezogen und zwar von der Gattung Euglena die Arten Euglena gracilis und Euglena intermedia, von der Gattung Phacus die Arten Ph. caudata, Ph. pyrum und Ph. pleuronektes.

Euglena gracilis stammt von zwei verschiedenen Standorten. Das eine Mal gewann ich sie aus Rohkulturen, die ich bei der Untersuchung des Heustadelwassers im Wiener Prater anfertigte. Das andere Mal fand ich sie in einem Teich des Botanischen Gartens. In Kultur habe ich sie seit Oktober 1934. Der Körper ist etwa $33-60 \mu$ lang und $9-15 \mu$ breit. Die Zellen sind schmal eiförmig bis lang zylindrisch mit kurzer oder fehlender Endspitze, mehr oder weniger metabolisch und mit zart spiralig gestreifter Pellicula. Die Chromatophoren sind scheibenförmig, am Rande gelappt und mit meist beschaltem Pyrenoid. Ihre Zahl beträgt meist 5 oder 6. Die Geißel ist ungefähr körperlang. Meist sind viele kleine scheibenförmige Paramylonkörner vorhanden. Diese Merkmale stimmen am besten mit der von KLEBS beschriebenen Art Euglena gracilis überein (Abb. 1).

Euglena intermedia stammt aus einem Teich des Botanischen Gartens. Seit Juli 1935 kultiviere ich sie. Die Körperlänge beträgt ungefähr 75–135 μ und die Breite 8–20 μ . Die Zellen sind zylindrisch, lebhaft metabolisch, mit spiralig gestreifter Pellicula und mit verhältnismäßig kurzer Geißel. Die Chromatophoren sind zahlreich und scheibenförmig. Pyrenoide fehlen. Die Paramylonkörner sind kugelig bis lang stabförmig. Durch diese Merkmale läßt sie sich als Euglena intermedia (KLEBS) SCHMITZ im Bestimmungsbuch von PASCHER bestimmen (Abb. 2).

Phacus caudata fand ich im Juli 1935 als Wasserblüte in einem Straßengraben der Triesterstraße bei Inzersdorf in der Nähe von Wien. Die flachgedrückten Zellen sind oval, 30-45 μ lang und 16-22 μ breit. Die Rückenfalte reicht bis gegen das Hinterende

und der Endstachel ist gerade bis schief. Die Pellicula ist längsgestreift. Die Chromatophoren sind klein $(1-2 \mu)$, scheibenförmig und zahlreich vorhanden. Die Paramylonkörner sind ringförmig. Es



Abb. 1. (Vergr. 1160:1.) Euglena gracilis KLEBS.

sind meist 1-2 große und mehrere kleine vorhanden. Die Geißel ist körperlang. Es ist daher die von Hübner beschriebene Art *Phacus caudata* (Abb. 3).



Phacus pyrum und Ph. pleuronektes stammen aus Teichen des Botanischen Gartens. Phacus pyrum steht in Kultur seit August 1935, während Phacus pleuronektes erst kurze Zeit in Kultur steht. Phacus pyrum ist ungefähr 30 μ lang und 15 μ breit, verkehrt eiförmig, im Querschnitt drehrund und hinten in einen langen mehr oder weniger deutlich abgesetzten Stachel ausgehend. Die Pellicula ist stark spiralig gestreift und zwar von links oben nach rechts unten verlaufend. Die Chromatophoren sind zahlreich und scheibenförmig,



Abb. 5. (Vergr. 1300:1.) Phacus pleuronektes.

die Geißel ist körperlang. Die zwei großen, uhrglasförmigen Paramylonkörner liegen seitlich in der Zelle (Abb. 4).

Phacus pleuronektes ist 45—49 μ lang und 30—33 μ breit, stark flachgedrückt, etwas tordiert und mit einer bis zur Mitte reichenden Rückenfalte versehen. Der Endstachel ist kurz und schief. Die Chromatophoren sind zahlreich und scheibenförmig, die Geißel ist annähernd körperlang, meist nur ein ringförmiges Paramylon (Abb. 5).

B. Kulturmethoden.

Für die Untersuchungen habe ich die oben beschriebenen Arten reingezüchtet. Sehr geeignet für die Kulturen erwiesen sich kleine PETRI-Schalen mit einem Durchmesser von etwa 6 cm aus Jenaer Glas. Überhaupt wurde nach Möglichkeit getrachtet, für Nährlösungen nur Gefäße aus Jenaer Glas zu verwenden, sei es bei der Herstellung der Nährlösungen oder bei der Kultur selbst, um die schädlichen Einflüsse des gewöhnlichen Glases von vornherein hintanzuhalten. Diese kleinen PETRI-Schalen sind sehr handlich und sowohl für feste als auch für flüssige Nährböden in gleicher Weise geeignet.

Nur für flüssige Nährböden wurden weiter ERLENMEYER-Kölbchen mit 50 und 100 cm³ Inhalt, ferner auch Eprouvetten verwendet. Die PETRI-Schalen und übrigen Kulturgefäße wurden mit Chromschwefelsäure und danach wiederholt in Leitungs- und destilliertem Wasser gewaschen und schließlich im Trockenschrank bei 160°C sterilisiert. Dann erhielt jede PETRI-Schale 20 cm³ sterilisierte Nährlösung. Das für die Nährlösungen verwendete sterilisierte Wasser wurde in einem Destillierapparat aus Jenaer Glas hergestellt.

Von den für die Kultur der autotrophen Mikroorganismen angegebenen Nährböden habe ich folgende angewendet: Als rein anorganische Nährlösungen benützte ich Lösungen nach den Angaben von KNOPP, BENECKE und KOLKWITZ. Nährlösungen nicht rein anorganischer Natur waren die sog. "Volvox"-Lösung mit Zugabe eines Erddekokts, die Nährlösung nach MAINX, die im wesentlichen aus Erddekokt besteht und die Nährlösung nach F. v. WETTSTEIN mit Zugabe einer Torfabkochung; weiter Nährlösungen, die nur in einem wässrigen Auszug aus Pflanzen bestanden, wie Luzerne (Alfa-alfa) und Gerste. Die in der Literatur für die Züchtung der Euglenen angegebene Nährlösung nach ZUMSTEIN hat sich für meine Formen nicht bewährt.

Ausgehend von der Beobachtung, daß Phacus auf den bekannten und von mir verwendeten Nährböden schlecht gediehen ist und ich ihn in einem von Gänsen stark verunreinigten Tümpel gefunden habe, versuchte ich ähnliche Bedingungen künstlich herzustellen. Zu diesem Zwecke verwendete ich zu der "Volvox"-Lösung, die sich bisher bei meinen Objekten besser als die übrigen bewährt hatte, als Zusatz eine Abkochung von Hühnermist. Dabei bin ich folgendermaßen vorgegangen: Gleiche Mengen von Leitungswasser und Hühnermist wurden in einen Kolben gegeben und im Autoclav 1/2 Stunde bei einer Atmosphäre Druck erhitzt. Hierauf wurde der gesamte Inhalt des Kolbens durch ein Tuch gepreßt, nochmals sterilisiert und einige Tage stehengelassen, bis sich die Flüssigkeit durch Absetzen geklärt hatte. Dann wurde die Flüssigkeit vorsichtig abgegossen und die fertige klare Stammlösung, die eine dunkelbraune Färbung besitzt, mehrmals sorgfältig sterilisiert. Zum Gebrauch wurden zu 330 cm³ der definitiven "Volvox"-Lösung (laut Rezept) 20 cm³ dieser Stammlösung zugesetzt. Diese Nährlösung hat folgende Zusammensetzung:

- a) Erddekokt nach MAINX
- b) KNO_3 0.05 g $MgSO_4$ 0.05 g $Ca(NO_3)_2$ 0.20 g K_2HPO_4 0.05 g K_2CO_3 0.07 g H_2O 1000.00 g

c) Hühnermistdekokt.

Definitive Lösung:

- 30 Teile Lösung a
- 100 Teile Lösung b
 - 20 Teile Lösung c
- 200 Teile aqua redestillata.

Die in dem Rezept angegebene Menge der Lösung c hat sich als Zusatz zur Volvox-Lösung am besten bewährt. Größere Mengen als die angegebene haben sich als schädlich erwiesen, geringere Mengen hatten nicht den gewünschten Erfolg. Mein Rezept gibt also den Zusatz der Lösung c in optimaler Menge an. Der $\rm P_{H}\text{-}Wert$ der Nährlösungen wurde auf 7 eingestellt.

Die bisher angegebenen Lösungen wurden weitaus in den meisten Fällen durch Zusatz von Agar-Agar in feste Form übergeführt. Die Agarkonzentration betrug 0,5 Proz. Diese Konzentration erwies sich als sehr günstig, weil der Nährboden gerade noch fest ist und dadurch den Flagellaten eine gewisse Beweglichkeit ermöglicht. Unter diesen Bedingungen ist das Wachsum ein sehr gutes, durch stärkere Agarkonzentration wird es wesentlich gehemmt.

Um künstlich Dauerstadien hervorzurufen, wurden Kulturen auf Erde, mit Nährlösung durchtränktem Quarzsand und auch Agarkulturen langsam eintrocknen gelassen.

In allen Versuchen waren die Objekte ausschließlich mit elektrischem Licht nach HARTMANNS Anordnung durch eine 300 Watt Lampe beleuchtet. Die Lampe brannte täglich 10 Stunden (meistens zwischen 21^h und 7^h), sonst herrschte völliges Dunkel im Raum. Die Beleuchtungsstärke auf den Kulturplätzen ergab sich als genau so stark wie an einem nordseitigen Fenster. Der Dunkelkulturraum, in dem die Kulturen aufgestellt waren, wurde auf einer möglichst gleichmäßigen Temperatur gehalten, die im Durchschnitt 16^o C betrug. Außerdem wurden auch Versuche bei verschiedenen Temperaturen im Thermostaten ausgeführt, teils bei höherer Temperatur, teils bei niederer Temperatur, wobei durch Leitungswasser gekühlt wurde.

Die Reinzüchtung der gefundenen Arten der Gattungen Euglena und Phacus wurde auf folgende Weise durchgeführt: Die dem natürlichen Wasser entnommene Probe wurde zunächst zentrifugiert und das auf diese Weise angereicherte Material auf Agarplatten in Tropfenform beimpft. Dann wurden die PETRI-Schalen einige Zeit stehen gelassen, bis durch Wachstum eine größere Individuenzahl entstand. Beim weiteren Abimpfen habe ich mir die Eigenschaft der Euglenen zu nutze gemacht, auf der Agarplatte vermittels ihrer Metabolie weiter zu wandern. Es zeigte sich nämlich, daß nach einiger Zeit um die ursprünglich geimpften Tropfen herum die Euglenen in Form von Ringen fast rein angeordnet waren. Von diesen Ringen wurden unter dem Mikroskop mit Hilfe von sterilen Kapillaren reine Stellen entnommen und auf frische Nährböden geimpft. Auf diese Weise lassen sich in verhältnismäßig kurzer Zeit einwandfreie Reinkulturen erzeugen. Auch die Herstellung von Klonen erfolgte mit Zuhilfenahme von Kapillaren unter mikroskopischer Kontrolle.

Schwieriger gestaltete sich die Reinzüchtung der Phacus-Arten, da sie eine festere Pellicula besitzen und daher nicht metabolisch sind und sich auf Agar fast nicht fortbewegen. Da noch dazu ihr Wachstum ein sehr langsames ist und sie leicht von den sie begleitenden Protococcalen, Chlamydomonaden und Kieselalgen überwuchert werden, so ist es nur möglich, von jungen Plattenstellen mit möglichst vielen Phacus-Individuen in andere PETRI-Schalen zu überimpfen und mit Hilfe von DRIGALSKY-Spateln auszustreichen. Dieser Vorgang muß mehrere Male wiederholt werden, um Reinkulturen zu erhalten. Die Klone wurden auch hier wie bei Euglena mit sterilen Kapillaren unter mikroskopischer Kontrolle hergestellt.

Die so erhaltenen Reinkulturen von Phacus und Euglena wurden teils auf Agar teils in flüssigen Nährböden weitergezüchtet. Um eine dauernde mikroskopische Kontrolle zu ermöglichen, wurden auch Kulturen auf Objektträger angelegt. Dabei wurde folgendermaßen vorgegangen: Auf einen sterilen hohlgeschliffenen Objektträger wurde ein Tropfen steriler Nährlösung mit geringem Agargehalt (wodurch sie etwas dickflüssig wurde) gebracht, beimpft und derart mit einem sterilen Deckglas abgedeckt, daß eine große Luftblase im Präparat verblieb. Hierauf wurde mit Paraffin abgedichtet. In derartigen Präparaten gedieh das Material sehr gut und zeigte verschiedene Entwicklungsstadien. Einige dieser Präparate haben sich weit über 1 Jahr lebend erhalten.

C. Fixierung und Färbung.

In den meisten Fällen wurde mit Sublimat-Alkohol-Eisessig (100 cm³ conc. Sublimatlösung + 45 cm³ absoluter Alkohol + 5 cm³ Eisessig) fixiert. Diese Fixierung ergibt sehr gute Erfolge und hat außerdem noch den Vorteil, daß nach ihr, zum Unterschied von anderen Fixierungsmitteln, auch nach FEULGEN gefärbt werden kann. Ab und zu wurde Sublimat-Alkohol oder Sublimat-Formol angewendet. Häufig wurde auch mit Susa und nach FLEMMING und nach BOUIN fixiert. Zur Darstellung des Geißelapparates wurde auch die Fixierung mit Osmiumsäuredämpfen versucht.

Zur Kernfärbung wurden vor allem Hämatoxylin und die FEUL-GENSChe Nuclearreaktion angewendet. Sowohl für die Darstellung der Kernfiguren, als auch des Geißelapparates hat sich Hämatoxylin nach HEIDENHAIN bewährt. Ferner wurde noch mit Hämatoxylin nach DELAFIELD, Hämatoxylin in warmer, wie auch in alkoholischer Farbstofflösung gefärbt. Günstig erwies sich noch eine kombinierte Methode, wobei mit Eisenalaun gebeizt, mit Hämatoxylin nach DELAFIELD gefärbt und mit Salzsäure-Alkohol differenziert wurde. In allen diesen Hämatoxylinfärbungen wurde Eosin, Fuchsin und Bordeauxrot als Gegenfärbung benützt, wobei mit letzterem vor dem Hämatoxylin gefärbt werden muß. Für die Darstellung des Kernes allein ergibt die Färbung nach FEULGEN schöne und klare Bilder, läßt aber den übrigen Zellinhalt gänzlich ungefärbt, was für die Orientierung in der Zelle nicht günstig ist. Daher war es notwendig, Gegenfärbungen anzuwenden, von denen sich Lichtgrün besonders bewährt hat. Einige Präparate wurden auch mit Eosin-Methylblau nach MANN, Essigsäurekarmin und Safranin-Gentianaviolett-Orange G nach FLEMMING, sowie mit Nucplascoll und Multicolorsolution gefärbt.

Für die Darstellung der Geißel erwies sich die Färbung mit Gentianaviolett nach Newton günstig, wobei man auch den Kern gut sieht. Zur Darstellung der Geißel allein habe ich nach Löffler und Peppler gefärbt und auch Nigrosin angewendet. Außerdem habe ich noch die Goldimprägnation nach Bielschofsky und Silberimprägnation nach Klein versucht, aber für die Darstellung der Geißel keine Erfolge erzielt.

Lebend gefärbt habe ich mit Methylenblau, Janusgrün, Neutralrot und Bismarkbraun. In einer mit Methylenblau ziemlich dunkel gefärbten Nährlösung ließ sich *Euglena gracilis* sogar längere Zeit züchten.

Bei der Herstellung der Dauerpräparate wurden verschiedene Methoden angewendet: Entweder wurden mit Deckgläsern Abklatschpräparate von Agarkulturen angefertigt und sofort fixiert, oder es wurden die Individuen von der Agaroberfläche entnommen und auf Objektträgern ausgestrichen. Diese Methoden funktionieren gut bei *Euglena*, da diese auf Agarkulturen immer etwas Gallerte abscheidet, welche bei der Fixierung als Klebemittel wirkt. Bei der Präparierung von *Phacus* mußten die Objektträger vorher mit Eiweiß bestrichen werden, welches hier als Klebemittel diente. Wurde das Material flüssigen Nährmedien entnommen, so wurde es zuerst abzentrifugiert, dann fixiert und in Alkohol übergeführt und nun mit Eiweiß auf Objektträgern aufgeklebt.

Die Untersuchungen wurden mit einem REICHERT-Mikroskop durchgeführt, die Zeichnungen wurden unter Zuhilfenahme eines Abbeschen Zeichenapparates hergestellt.

Untersuchungen über die Gattung Euglena.

II. Entwicklungszyklus von Euglena gracilis.

Unter der nicht geringen Zahl von Süßwasserprotophyten, bei denen ein zusammenhängender Lebenszyklus noch unbekannt ist, be-findet sich auch die Gattung *Euglena*, obwohl bei ihr einzelne Stadien von verschiedenen Botanikern bereits beschrieben wurden. So kennt man z. B. schon palmelloide Ausbildungsweisen (PASCHER, MAINX), weiter wurden auch Cysten beschrieben. Hierbei unterscheidet Günther Temporär- und Dauercysten. Bei der Bildung der Temporärcyste umgibt sich das einzelne Individuum mit einer zarten, elastischen Schleimhülle. Diese Cysten kleben meist am Erdboden fest und erst nach einiger Zeit löst sich die Euglena wieder von der Schleimhülle. Nach GÜNTHER sind diese Cysten geeignet, auf kurze Zeit einem Wasserentzug zu widerstehen, längeres Austrocknen vertragen sie jedoch nicht. Zum Unterschied von den nachher beschriebenen Dauerund Teilungscysten lassen sie niemals palmelloide Gebilde entstehen. Die Dauercysten besitzen, wie auch Günther, Bütschli, Prowazek und Tannreuther angeben, eine feste, mitunter geschichtete Membran. Sie verkleben meist zu palmellenartigen Häuten. Ähnlich diesen Dauercysten sind dann die Teilungscysten, die sich von ihnen durch eine leicht verquellbare und stark elastische Hülle unterscheiden, die bei fortschreitender Teilung bis zu 64 Einzelcysten schelden, die bei fortschreitender feilung bis zu 64 Einzelcysten enthalten können. Ähnlich sind auch die Cysten nach ZUMSTEIN gebildet, nach dessen Beschreibung sie eiförmig bis kugelig sein sollen und eine zwei- bis dreischichtige Membran haben sollen. Zum Unterschied von diesen Dauercysten beschreibt B. TSCHENZOFF eine ganz andere Ausbildung der Cyste bei *Euglena viridis*, die in ihrem Aussehen einer Trachelomonas ähnlich ist. Hier dürfte wohl eine Verwechslung vorliegen.

Vorausgreifend ist zu den oben erwähnten Literaturangaben zu sagen, daß auch ich, neben der frei beweglichen Form, palmelloide, mit Gallerte umgebene Stadien gefunden habe, die teilweise mit den von GÜNTHER angegebenen Cysten übereinstimmen. Ich konnte je-doch seine drei Ausbildungsweisen von Temporär-, Dauer- und Teilungscysten als gegenseitig scharf abgegrenzte Stadien nicht unterscheiden. Vielmehr bin ich der Meinung, daß seine verschiedenen Cystenformen nur verschiedene Ausbildungsweisen der Palmellazustände sind. Dauer-cysten, wie sie Tschenzoff beobachtet hat, habe ich nicht gefunden. Meine Untersuchungen sowohl am lebenden, als auch am fixierten

Material ergeben folgenden Entwicklungszyklus von Euglena gracilis:

Die frei bewegliche, begeißelte Form (Abb. 6, Fig. a) vermehrt sich durch Längsteilung. Diese Zellteilung geht nicht in einer Gallerte vor sich, sondern das Individuum behält seine Gestalt und seine Fähigkeit bei, sich metabolisch und mit Hilfe der Geißeln zu bewegen (Abb. 6, Fig. b).

Während der Kernteilung jedoch, die zu Beginn der Zellteilung bereits abgeschlossen ist, wird die Geißel abgeworfen, um dann noch vor Beginn der Zellteilung wieder neu gebildet zu werden. In diesem Zustand der Freibeweglichkeit bleibt *Euglena gracilis* längere Zeit,



Abb. 6 Entwicklungszyklus von Euglena gracilis (schematisch).

bis dann plötzlich pal-Stadien aufmelloide Der Übergang treten. von dem geißeltragenden, freibeweglichen in den palmelloiden Zustand geht auf die Art vor sich, daß sich immer je eine Zelle abrundet, die Geißel abwirft und mit einer Gallerte umgibt (Abb. 6, Fig. c). Dieses Stadium kann Euglena längere Zeit beibehalten, worauf dann entweder wieder die frei bewegliche Form ausschlüpft oder aber eine Teilung im unbeweglichen Zustand statt-

findet. Dieser kleine Zyklus: Frei bewegliche Form — einzelliges palmelloides Gebilde — frei bewegliche Form, entspricht der von GÜNTHER angegebenen Bildung der Temporärcyste. Im Gegensatz zur Temporärcyste kann sich *Euglena* in diesem Zustand weiterhin teilen, einmal oder mehrere Male, wodurch die in Abb. 6, Fig. d, wie auch in Abb. 7 und Abb. 8 dargestellten Stadien entstehen. In dieser Form überzieht *Euglena* als typische Palmella die Wände der Kulturgefäße, bildet auf der Wasseroberfläche Häute und bedeckt die Agarplatten in Form gleichmäßig grüner Rasen (Abb. 8). Hierher sind auch die in der Literatur beschriebenen Teilungscysten zu rechnen.

Einzelne Zellen dieser Palmella wachsen an Größe heran, wobei in ihrem Inneren zahlreiche Kernteilungen ohne darauf folgende Zellteilung vor sich gehen (Abb. 6, Fig. e: Abb. 9, Fig. 1 u. 2). Hierbei bleibt die Zelle in dem durch die Gallerte gegebenen Zellverband (der aus technischen Gründen im beigegebenen Schema nicht gezeichnet ist). Diese vielkernigen Zellen können aber auch aus

einzelnlebenden. mit Gallerthülle umgebenen Zellen (Abb. 6, Fig. c) entstehen. Nachin dieser dem Zelle genügend freie Kerne entstanden sind, beginnen sich allmählich einkernige Plasmastücke abzuschnüren (Abb. 6, Fig. f). Abb. 9, Fig. 3 ist die Zelle während der Abschnürung dargestellt.



Abb. 7. (Vergr. 430:1.) Palmelloides Wachstum von Euglena gracilis an der Wasseroberfläche. (Nach dem Leben gezeichnet.)

Im unteren Teil der Zeichnung ist noch der Rest der vielkernigen Zelle dargestellt, der in Form einer Kalotte auftritt, während im

oberen Teil die einzelnen abgeschnürten Zellen liegen. Ist die Abschnürung vollkommen vor sich gegangen, so bilden sich die einzelnen Zellen zu der freibeweglichen Form der *Euglena* gracilis um, wobei die sie umgebenden Gallerthüllen durchbrochen werden, die dann als leere Hüllreste zurückbleiben.

JOHNSON hat den Entwicklungszyklus von Colacium vesiculosum, einer festsitzenden Euglenacee, beschrieben und dabei ähnliche vielkernige Stadien gefunden. Solche Stadien wurden bisher bei der Gattung Euglena noch nicht gefunden. Da sie aber häufig auftreten und sehr charakteristisch aussehen, halte ich sie für eine wesentliche Phase des Entwicklungs-



Abb. 8. (Vergr. 60:1.) Palmelloides Wachstum von Euglena gracilis auf Agar. (Mikrophot.)

zyklus. Auch Johnson ist in seiner Arbeit über *Colacium* der gleichen Ansicht: "The plasmodial forms are numerous in all 7* cultures and are evidently a natural phase of the life cycle of C. vesiculosum".

Die freibewegliche Form der *Euglena* kann aber auch auf andere Weise aus dem palmelloiden Zustand entstehen. Wie aus Abb. 6 ersichtlich ist, können durch normale Zellteilung aus den wenigzelligen Palmellen (Fig. d) auch große vielzellige Klumpen entstehen (Fig. h). Diese sehen den aus den vielkernigen Zellen entstandenen Palmellen vollkommen gleich und sind nur durch ihre Entstehung voneinander zu unterscheiden. Aus ihnen gehen wieder die freibeweglichen Formen hervor.



Abb. 9. (Vergr. 650:1.) Euglena gracilis. Fig. 1 und 2 mehrkernige Zellen. Fig. 3 Abschnürung von Zellen aus einem mehrkernigen Individuum. (Eisenhämatoxylinfärbung.)

Auf verschiedene Art und Weise habe ich versucht, künstlich widerstandsfähige Dauerstadien hervorzurufen. Teils habe ich einen mit *Euglena* sehr stark angereicherten Schlamm langsam eintrocknen lassen, teils habe ich künstliche Nährböden, wie Agar und mit Nährlösung durchtränkten Quarzsand, auf denen *Euglena* sehr gut gewachsen war, bei verschiedenen Temperaturen und mit wechselnder Schnelligkeit trocknen lassen. In keinem Falle ist es mir gelungen, cystenartige Dauerstadien zu finden. Auch sind nach Wiederbefeuchtung der eingetrockneten Kulturen keine Euglenen mehr aufgegangen. Für die Verbreitung in der Natur dürften die Palmella-

klumpen genügen, da diese einige Zeit austrocknenden Bedingungen standhalten können.

Zusammenfassend kann man über den Entwicklungszyklus von Euglena gracilis sagen: zwei Ausbildungsweisen lassen sich unterscheiden, die freibewegliche Form und die palmelloide Form. In beiden Fällen ist sie in gleicher Weise imstande, sich zu vermehren. Unter den palmelloiden Stadien, aus denen sich wieder freibewegliche Formen bilden, sind zwei Gruppen nach ihrer Entwicklung zu unterscheiden. Die eine Gruppe (Abb. 6, Fig. g) entsteht durch Abschnürung aus einer vielkernigen Zelle, die andere Gruppe (Abb. 6, Fig. h) entsteht durch normale Zellteilung aus der Palmella.

III. Die Kernteilung bei Euglena.

Bei den von mir untersuchten Formen *E. gracilis* und *E. intermedia* liegt der Kern in der ruhenden Zelle im zweiten Drittel des Körpers. Vor Beginn der Zellteilung wandert der Kern bei beiden Arten nach vorne zum "Reservoir" (Schlund), verweilt dort während der ganzen Teilung und ist nach Vollendung der Zellteilung wieder an seinem früheren Platz zu beobachten. Der Kerndurchmesser beträgt bei *E. gracilis* 8 μ , bei *E. intermedia* 10 μ und schwankt nur in geringen Grenzen.

Charakteristisch für die Ruhekerne der Eugleniden ist der auffallend große Nukleolus. Bei *E. gracilis* ist der Durchmesser 1/4 des Kerndurchmessers (Abb. 10, Fig. 1). Er ist kugelig oder aber meist unregelmäßig gestaltet, wie es auch TSCHENZOFF bei *E. viridis* angibt. Bei *E. intermedia* ist der Nukleolus bedeutend größer, sein Durchmesser beträgt nämlich die Hälfte des Kerndurchmessers. Er hat eine kugelige Gestalt und ist im Kern immer exzentrisch gelagert. Er färbt sich bei beiden Arten intensiv und homogen mit Hämatoxylin, mit Feulgen bleibt er ungefärbt.

Dieser homogene Aufbau, den ich gefunden habe, stimmt mit den Angaben in der Literatur (KEUTEN, DANGEARD, BAKER) über die verschiedensten Euglenen überein. Nur I. KARL beschreibt ein Centriol im Nucleolus bei *Euglena viridis* und H. L. RATCLIFFE sagt, daß bei *E. spirogyra* der Nucleolus ein kleines Körnchen enthält.

Um den Nucleolus herum wird von vielen Forschern eine hyaline Zone beschrieben. I. KARL nennt sie Kernsaft und nach DANGEARD ist der Nucleolus entweder mit dem Kernplasma im Kontakt oder von ihm durch eine hyaline Zone getrennt. Bei den von mir untersuchten Formen findet sich diese Zone nicht und die Bilder, die die oben genannten Forscher beschreiben, dürften durch Schrumpfung bei der Fixierung entstanden sein.



Abb. 10. Kernteilung von Euglena gracilis (Eisenhämatoxilinfärbung). (Vergr. 1320:1.)
Fig. 1: Ruhekern. Chromatin in unregelmäßigen Körnchenreihen angeordnet. Fig. 2:
Prophase mit bereits ausgebildeten glatten Chromosomen. Fig. 3: Metaphase. Chromosomen in einer "Äquatorialplatte" angeordnet und bereits deutlich gespalten. Der Nucleolus ist hantelförmig. Fig. 4: Frühe Anaphase. Chromosomen bereits aneinander vorbeigeglitten und in 2 Partien angeordnet. Fig. 5: Anaphase. Fig. 6: Späte Anaphase. Die Chromosomen sind mit ihren Enden gegen das Ende des Nucleolus gekrümmt, dessen Mittelstück gerade durchreißt. Fig. 7: Telophase. Das Chromatin ist einseitig kappenförmig angeordnet. Fig. 8: Telophase. Beginn der Zelldurchschnürung. Ruhekerne bereits wieder hergestellt.

Die Struktur des Ruhekernes im gefärbten Zustande ist bei den Eugleniden sehr charakteristisch, weil die chromatischen Elemente in Form von Körnchen auftreten. Diese "Körnchen" wird man in Übereinstimmung mit den jetzigen Vorstellungen über den kontinuierlichen Bestand der Chromosomen auch während der Interkinese als die färberisch stärker hervortretenden optischen Schnittpunkte der im Ruhekern verschlungenen Chromosomenschleifen bezw. der Chromomeren ansehen dürfen. Dies um so mehr, als es sich im Verlaufe der vorliegenden Darstellung zeigen wird, daß der Ablauf der Kernteilungsprozesse bei den Euglenaceen mit jenem aller übrigen Proto- und Metaphyten übereinstimmt. Diese Überlegung läßt auch die weitere Tatsache verständlich ercheinen, daß die erwähnten Körnchen meistens in erkennbaren Reihen angeordnet sind (Abb. 10, Fig. 1). Auch RATCLIFFE und BAKER fanden diese reihenförmige Anordnung der Chromatinkörnchen. Diese Körnchenreihen verlaufen im Ruhekern unregelmäßig und sind nicht radial angeordnet; auch zeigen die einzelnen Körnchen einer Reihe keine sichtbaren Zusammenhänge, wie dies KARL angibt, der das Chromatin im Ruhekern in radial angeordneten Stäbchen beschreibt. Die Bilder, die RATCLIFFE über die Anordnung des Chromatins im Ruhekern der Eugleniden widergibt, stimmen insofern mit der von mir gefundenen Chromatinanordnung nicht überein, als ein doppelter Verlauf der Körnchenreihen von mir in keinem Fall gesehen werden konnte. Daß bei verschiedenen Euglenen im Ruhekern schon die Chromosomen färberisch nachweisbar sein können, wie es S. R. HALL angibt, ist durchaus möglich, da sich, wie aus dem Teilungsverlauf hervorgehen wird, aus den genannten charakteristischen Körnchenreihen durch zunehmende Anlagerung und Verdichtung der Chromatinsubstanz die Chromosomenschleifen nach und nach herausdifferenzieren. Dies gilt sowohl für die von mir beobachteten Euglena- als auch für die Phacus-Arten.

Gegen das Cytoplasma hin grenzt sich der Kern scharf ab; eine Kernmembran jedoch ist nicht zu erkennen, auch nicht bei Teilungsstadien, obwohl auch hier die scharfe Abgrenzung gegen das Cytoplasma nicht verloren geht.

Die ersten Veränderungen, die an einem Kern zu Beginn des Teilungsprozesses sichtbar werden, liegen in der Änderung des Kernvolumens. Auch ich habe, wie KEUTEN, TSCHENZOFF, KABL und S. R. HALL, bemerkt, daß der Kern bei *E. gracilis* an Volumen zunimmt (Abb. 10, Fig. 2). Diese Volumenzunahme des Kernes von *E. gracilis* dürfte außer auf eine Anlagerung von Chromatinsubstanz an die interkinetischen Chromosomenelemente auch auf eine Auflockerung derselben zurückzuführen sein. Die fertig ausgebildeten Prophasechromosomen erscheinen bei dieser Form glatt. Bei *E. intermedia* dagegen verändert sich das Volumen des Kernes gegen die Prophase zu nicht und die auch hier aus den Körnchenreihen übergehenden Chromosomen liegen dicht aneinander (Abb. 11, Fig. 2.)



Abb.11. (Vergr. 870:1.) Die Kernteilung bei Euglena intermedia (Färbung: FEULGEN-Lichtgrün). Fig. 1: Ruhekern, Fig. 2: Prophase, Fig. 3: Metaphase mit gespaltenen Chromosomen, Fig. 4 u. 5: Anaphasen, Fig. 6 u. 7: Telophasen.

Im Falle von *E. intermedia* glaube ich daher nicht, daß in der Prophase eine wesentliche Zunahme der chromatischen Substanz, wie es TSCHENZOFF annimmt, erfolgt. In jenen Fällen, in denen eine sichtbare Volumenvergrößerung in der Prophase nachweisbar ist, dürfte es sich in erster Linie um eine Auflockerung der Chromosomen handeln.

Während, wie schon gesagt, die Chromosomen bei *E. gracilis* in der Prophase glatt sind und auch während der ganzen Teilung glatt bleiben, zeigen die Chromosomen von *E. intermedia* einen perlschnurartigen Aufbau. Augenscheinlich ist an den Prophase-Chromosomen dieser Art ein lockerer Chromosomenaufbau sichtbar. Am Nucleolus zeigt sich in der Prophase noch keine Veränderung (Abb. 11, Fig. 2).

Bereits in der späten Prophase beginnt sich der Nucleolus zu verlängern. Er nimmt in der Metaphase eine hantelförmige Gestalt an. In seiner Längenausdehnung steht er senkrecht auf die Längsachse des Organismus. Inzwischen haben sich die Chromosomen zueinander parallel angeordnet und liegen auch parallel zum Nucleolus, wobei sie ihn in ringförmiger Anordnung umgeben. Dieses Stadium entspricht der "Äquatorialplatte" der Metaphyten und Metazoen und sieht ihm einigermaßen ähnlich. Durch diese Anordnung seiner Bestandteile bekommt der Kern die Gestalt eines Rotationsellipsoides, dessen Achse der Nucleolus darstellt. Dieses erscheint je nach der Anzahl der Chromosomen entweder nach seiner Achse gestreckt, wie z. B. bei *E. gracilis* wegen ihrer geringeren Anzahl von Chromosomen, oder es ist mehr plattgedrückt, wie dies bei *E. intermedia* der Fall ist, die eine große Anzahl von Chromosomen besitzt.

In Übereinstimmung mit KARL, KEUTEN und LACKEY findet hier die Längsspaltung der Chromosomen statt. In Abb. 10, Fig. 3 und Abb. 11, Fig. 3 ist dies sowohl bei *E. graeilis* als auch bei *E. intermedia* deutlich zu erkennen.

In der Anaphase wird das Mittelstück des Nucleolus mit seiner zunehmenden Verlängerung immer dünner. Hierbei behält der Nucleolus seinen homogenen Aufbau bei und zeigt weiterhin starke Affinität zu den üblichen Kernfarbstoffen. Die in der Metaphase gespaltenen Chromosomen wandern jetzt zu den Polen des Nucleolus (Abb. 10, Fig. 4, 5, 6 und Abb. 11, Fig. 4, 5), wobei sie zum Unterschied von den Angaben verschiedener Autoren, wie z. B. RATCLIFFE, TSCHENZOFF, JOHNSON und LACKEY, nach denen sich die Chromosomen krümmen und so die Tochterchromosomen miteinander V-förmige Figuren bilden, ihre gerade Gestalt beibehalten. Die Trennung der Tochterchromosomen voneinander erfolgt nach meiner Beobachtung auf die Art, daß sie sich aneinander vorbeischieben.

Das Verbindungsstück des Nucleolus reißt jetzt durch und die beiden Tochterhälften runden sich jeweils ab. Die Chromosomen der *E. gracilis*, die während der ganzen Teilung ihre glatte Oberfläche beibehalten haben, werden jetzt perlschnurartig und gehen in den bereits für den Ruhekern beschriebenen Zustand der Körnchenreihen über. Auch die perlschnurartigen Chromosomen der *E. intermedia* werden jetzt zu Körnchenreihen. So erfolgt allmählich die Ausbildung zum typischen Ruhekern. Hierbei umgibt das Chromatin zunächst die Nucleoli nicht allseitig gleichmäßig, sondern liegt ihnen nur einseitig an, Kappen vergleichbar, wie dies aus Abb. 10, Fig. 7 und Abb. 11, Fig. 6 zu sehen ist. Im Verlaufe der weiteren Entwicklung verteilt sich dann das Chromatin gleichmäßig um die Nucleolen, die kugelförmige Gestalt angenommen haben, wodurch das Aussehen des Ruhekernes wieder erreicht wird (Abb. 10, Fig. 8; Abb. 11, Fig. 7). Die von Tschenzoff und Ratcliffe in der Telophase beobachteten gespaltenen Chromosomen konnte ich nicht finden.

Zusammenfassend soll hier kurz das Verhalten des Chromatins während der Teilung wiedergegeben werden. Das im Ruhekern körnchenförmig in Reihen angeordnete Chromatin (Abb. 12 a) wandelt sich im Verlaufe der Pro- und Metaphase über den Weg perlschnurartiger Ketten (Abb. 12 b) bei *E. gracilis* in glatte Fäden um (Abb. 12 c),



an einem Chromosom während der Teilung.

bei *E. intermedia* bleiben sie auf dem Stadium der perlschnurartigen Ausbildung stehen (Abb. 11). In der Metaphase erfolgt die Längsspaltung der Chromosomen (Abb. 12 d). In der Anaphase wandern sie an die beiden Teilungspole, indem sie sich aneinander vorbei-

schieben (Abb. 12 e u. f). Daß das tatsächlich der Fall sein kann, stellt auch F. MAINX nicht in Abrede, denn er erklärt durch das parallele Aneinandervorbeigleiten der Spalthälften die Bilder, die S. R. HALL als Querteilung der Chromosomen gedeutet hat. Eine Erklärung für die Mechanik des Auseinanderweichens der Chromosomen ist schwer zu geben. Anzunehmen ist, daß Spindelfasern, die ich zwar nicht beobachtet habe, an die Chromosomen ansetzen, wodurch sie aneinander vorbei gezogen werden ohne eine Krümmung zu erfahren, da sie ziemlich dicht gelagert sind. Außerdem scheinen auch an den Polen des Nucleolus Teilungszentren zu liegen, da sämtliche Chromosomen mit dem einen Ende gegen den Nucleolus gerichtet sind (Abb. 10, Fig. 4 u. 6; Abb. 11, Fig. 4), und im Verlaufe der Anaphase gemeinsam mit dem Nucleolus gegen die Teilungspole wandern. Nach F. MAINX kann auch das sich streckende und hantelförmig durchschnürende Karyosom (Nucleolus) selbst als aktiv motorisch wirksam angenommen werden.

Im Verlaufe der Telophase erfolgt wieder die Rückbildung der stäbchenförmigen Chromosomen in mehr oder minder deutliche Körnchenreihen (Abb. 12 h), wobei als Zwischenstadium perlschnurartige Chromosomen auftreten (Abb. 12 g). Es ist also, wie auch F. MAINX sagt, die Euglenenkernteilung eine echte Mitose.

Der Unterschied im Aussehen der Chromosomen bei *E. gracilis* und *E. intermedia* ist darin gelegen, daß bei *E. gracilis* die Chromosomen glatt, bei *E. intermedia* perlschnurartig sind. Bedingt kann er einerseits durch lockerere Lagerung der Chromomeren in den Chromosomen der *E. intermedia* sein, andererseits dürfte auch die bedeutendere Größe der *E. intermedia* einen deutlicheren Einblick in den Aufbau ihrer Chromosomen erlauben.

IV. Die Geißel.

Bekanntlich besitzen alle Euglenaceen am Vorderende eine Einstülpung, die nicht ganz terminal, sondern etwas seitlich nach außen mündet. Dieses Gebilde wird in der Literatur entweder als Schlund oder als Reservoir bezeichnet. Etwas unterhalb, oder bei manchen Formen seitlich, sind die pulsierenden Vakuolen gelegen, die sich in den Schlund entleeren.

Am Grunde des Schlundes, meistens etwas seitlich, entspringt die Geißel. Im Cytoplasma, dem Schlunde anliegend, sind zwei Basalkörner gelegen, von denen die Geißelwurzeln ausgehen, die sich in der Höhe des Augenflecks vereinigen. Von hier aus geht dann die Geißel in Form eines Fadens durch das Schlundrohr ins Freie (Abb. 13 a). Manchmal, wie bei *E. intermedia* (Abb. 2), liegen die Basalkörner in zwei Plasmaerhebungen am Grunde des Schlundes. An der Vereinigungsstelle der beiden Geißelwurzeln zum einheitlichen Geißelfaden ist deutlich eine knopfförmige Verdickung zu bemerken. Nach WAGER (1900) ist dieser Körper als reizaufnehmendes Organ zu deuten. Da er immer in der Höhe des Augenfleckes liegt, der ihn halbzylindrisch umgibt, erscheint diese Angabe sehr wahrscheinlich. Auch MAINX gibt an, daß dieser Körper für die Bewegung der Geißel von wesentlicher Bedeutung ist, da sich abgestoßene Geißeln, die noch im Besitze dieser Verdickungsstelle sind, einige Minuten lang im Präparat selbständig weiterbewegen können.

Eine Verbindung eines der Basalkörner mit dem Kern durch einen Rhizoplast, wie er von R. P. HALL, H. L. RATCLIFFE und W. D. BAKER gefunden wurde, konnte ich nicht sehen. Die Basalkörner und die Verdickung der Geißel an der Vereinigungsstelle ihrer Wurzeln lassen sich durch Färbung nach HEIDENHAIN und NEWTON darstellen. Mit der Färbung nach FEULGEN, die als eine Reaktion auf chromatische Elemente angesehen wird, kann man sie nicht sichtbar machen. Demnach bestehen diese Gebilde nicht aus chromatischer Substanz.

Bei der Teilung wandert, wie schon erwähnt, der Kern zum Reservoir. Gleichzeitig mit der Kernteilung geht auch die Geißelteilung vor sich. Während der Kern die Meta- und Anaphase durchmacht, weichen die beiden Basalkörner auseinander (Abb. 13b u. c). Inzwischen ist der äußere Teil der Geißel abgeworfen worden. Befindet sich der Kern in der Telophase, so bilden die dicht an dem



Abb. 13. (Vergr. 1150:1.) *Euglena gracilis*, Verhalten der Geißel während der Teilung. (Färbung nach Newton.)

Reservoir anliegenden jungen Tochterkerne jeweils ein neues Basalkorn aus, aus dem seinerseits wieder eine neue Geißelwurzel entsteht. In diesem Stadium sind also vier Basalkörner und vier Geißelwurzeln in einem Schlund vorhanden (Abb. 13 d). Die weitere Entwicklung geht dann so vor sich, daß sich jeweils zwei Geißelwurzeln miteinander verbinden und zwar immer eine alte mit einer neu gebildeten, worauf dann an der Verbindungsstelle der Knoten entsteht, von dem aus die neue Geißel durch den Schlund herauswächst. Inzwischen ist die Zellteilung soweit vorgeschritten, daß für jede junge Tochterzelle der Schlund schon vollständig ausgebildet ist (Abb. 13 e).

Am besten stimmt von den Angaben in der Literatur über die Geißelteilung die Arbeit von H. L. RATCLIFFE über *E. spirogyra* mit meinen Ergebnissen überein. Abweichend ist darin nur die Fest-

stellung eines Rhizoplasten und die Angabe RATCLIFFES. daß sich der Kern während der Teilung von dem Reservoir entfernt, während er nach meiner Beobachtung bis zur gänzlichen Ausbildung der Geißel eng am Reservoir anliegt. Nach W. B. BAKER soll bei *E. gracilis* bei der Bildung der neuen Geißel die alte Geißel vollkommen abgeworfen werden. Beide Basalkörner der jungen Geißeln werden vom Kern aus nach komplizierten Vorgängen neu gebildet. Ich konnte weder ein Stadium mit sechs Basalkörnern und sechs Geißelwurzeln, bei dem also noch neben den jungen Geißeln die alte Geißel vorhanden ist, finden, noch die Entwicklung der vier neuen Basalkörner aus dem Caryosom feststellen. Soweit es aus den Angaben von R. P. HALL hervorgeht, stimmen seine Beobachtungen über die Geißel mit den meinen überein, mit Ausnahme der Angabe über das Vorhandensein eines Rhizoplasten.

Untersuchungen über die Gattung Phacus.

V. Die Zellteilung von Phacus.

Beobachtet man *Phacus* in frischen, aus der Natur entnommenen Wasserproben, so findet man ihn fast immer begeißelt und frei schwimmend. Beobachtet man aber kultiviertes Material, so zeigt es sich bald, daß er auch eine festsitzende Lebensweise führen kann. In diesem Falle wirft er seine Geißel ab und setzt sich mittels eines Gallertpolsters, den er an der Spitze des Endstachels ausscheidet, auf der Unterlage fest. Die Zellteilung geht bei der freibeweglichen wie auch bei der festsitzenden Form in gleicher Weise vor sich. Die Zellteilung beginnt hier genau so wie bei *Euglena* erst nachdem die Kernteilung beendet ist. Zum Unterschied von *Euglena* aber sind bei *Phacus* schon vor Beginn der Zellteilung beide Geißeln aus einer Schlundöffnung ragend zu sehen (Abb. 14, Fig. 2) und zwei Augenflecke ausgebildet.

Die Zellteilung beginnt am Geißelpol. Die Teilung ist eine Längsteilung, wobei bei den flachgedrückten Formen die Teilungsebene parallel zur flächenhaften Ausdehnung des Körpers ist. Wenn die Zellteilung beim Geißelpol beginnend langsam gegen das Zellende fortschreitet, so klappen dabei die Tochterzellen allmählich auseinander, den Seiten eines aufgeschlagenen Buches vergleichbar (Abb. 14, Fig. 4, 6).

Dadurch kommen Teilungsbilder zustande, die dadurch charakterisiert sind, daß die beiden Zellen flach aufliegend mit ihren Geißeln nach entgegengesetzten Seiten gerichtet sind. Hierbei ist die Rückenfalte des einen Individuums dem Beobachter zugewendet, während das andere Tochterindividuum auf seiner Rückenfalte aufliegt. Durch diese Spaltung ist bedingt, daß junge Individuen ziemlich dünn sind und erst mit zunehmendem Alter wieder an Dicke zunehmen.

Für die Untersuchung der Kernteilung an fixiertem Material ist diese Teilungsart ungünstig, weil man meist nur Polansichten zu sehen bekommt, da ja die Individuen auf der Flachseite aufliegen, auf die die Spindelachse senkrecht steht. Die Teilung geht sehr



Abb. 14. (Vergr. 750:1.) Phacus caudata. Zellteilung nach dem Leben gezeichnet.

langsam vor sich. Dies beweist einerseits das langsame Wachstum der Kulturen, andererseits auch die Beobachtung an Mikrokulturen, die gezeigt haben, daß eine Zellteilung bis zu 2 Tagen dauern kann.

Manchmal habe ich auch Stadien gefunden, bei denen zu gleicher Zeit vier Tochterindividuen gebildet werden (Abb. 14, Fig. 7).

VI. Die Kernteilung bei Phacus pyrum.

Die Kernteilung bei *Phacus* geht im wesentlichen ähnlich vor sich wie bei *Euglena*, was ja bei der nahen Verwandschaft der beiden Arten von vornherein zu erwarten war.

Im Kern befindet sich wie bei *Euglena* auch bei *Phacus* ein großer Nucleolus. Sein Durchmesser beträgt knapp ein Drittel des

Kerndurchmessers. Der Nucleolus zeigt auch hier einen homogenen Aufbau und große Affinität zu den basischen Kernfarbstoffen. Um den Nucleolus herum ist das Chromatin entweder in Körnchenreihen oder in Form von Schleifen angeordnet. Die Ausbildungsweise des Ruhekerns hängt davon ab, ob sich *Phacus* in einer Periode raschen Wachstums befindet. Immer wenn die Teilungen rasch aufeinander folgen, erscheint das Chromatin in der Interphase in Gestalt von Körnchenreihen (Abb. 16, Fig. 1). Merkwürdigerweise findet man aber gerade in älteren Zellen, die sich längere Zeit nicht geteilt haben, Kerne mit schleifenförmigem Chromatin (Abb. 15). Man würde hier das umgekehrte Verhalten erwarten, nämlich daß bei rascher Teilungsfolge das Chromatin schleifenförmig angeordnet ist. Eine

Erklärung dafür bin ich außerstande zu geben. Die Kerngröße beträgt 5—6 μ im Durchmesser. Ebenso wie bei *Euglena* ist gegen das Cytoplasma hin der Kern scharf abgegrenzt, aber keine Membran zu erkennen.

Die ersten Anzeichen dafür, daß sich der Kern zu teilen beginnt, sind daran zu erkennen, daß das Chromatin, das bisher in Körnchenreihen angeordnet war, perlschnurartige Chromosomen ausbildet (Abb. 16, Fig. 2). Im



Abb. 15. (Vergr. 4100:1.) Phacus pyrum. Kern der länger ruhenden Zelle.

weiteren Verlauf der Prophase werden die Chromosomen glatt und gleichmäßig färbbar (Abb. 16, Fig. 3). Der Nucleolus verändert sich während der Prophase nicht wesentlich, nimmt vielleicht etwas an Größe zu.

In der Metaphase ordnen sich die in der Prophase entstandenen glatten Chromosomen zueinander parallel an und umgeben in dieser Lagerung mantelförmig den Nucleolus, der in diesem Stadium bereits hantelförmige Gestalt angenommen hat. Es nimmt daher der Metaphasekern, genau so wie das bei *Euglena* der Fall war, die Gestalt eines Rotationselipsoides an (Abb. 16, Fig. 4). In der Metaphase spalten sich die Chromosomen längs. Diese Längsspaltung ist in Abb. 16, Fig. 5 deutlich zu sehen.

Die längsgespaltenen Chromosomen weichen nun auseinander.

Dieses Auseinanderweichen geht wie bei *Euglena* in Form eines Aneinandervorbeigleitens vor sich. Sie behalten bei diesem Vor-



Abb. 16. (Vergr. 2000:1.) Kernteilung bei *Phacus pyrum*. I. (Färbung: FEULGEN-Lichtgrün.) Fig. 1: Ruhekern. Das Chromatin ist in mehr oder weniger deutlichen Körnchenreihen angeordnet. (Nucleolus schwach sichtbar, da er nur mit lichtgrün gefärbt.) Fig. 2: Frühe Prophase mit bereits in Form perlschnurartiger Ketten angeordnetem Chromatin. Fig. 3: Prophase. Die bereits glatten Chromosomen liegen schleifenförmig im Kern. (Ansicht in der Richtung der Zellachse.) Fig. 4: Meta-(Fortsetzung nebenstehend unten.)

gang ihre parallele Lagerung zueinander bei. In Abb. 16, Fig. 6 sieht man deutlich verschiedene Stadien des Auseinanderweichens der Chromosomen. Wie Abb. 17, Fig. 7 zeigt, ist hier das Auseinanderweichen bereits vollendet und die Chromosomen bilden deutlich zwei Gruppen, in denen sie in auffallender Weise gerade gestreckt und einander parallel liegen. Diese parallele Lagerung wird dann gegen die Telophase zu etwas undeutlich. Das Mittelstück des hantelförmigen Nucleolus verlängert sich in den Anfangsstadien der Anaphase, um dann späterhin zu zerreißen.

Was die Mechanik des Auseinanderweichens der Chromosomen betrifft, läßt sie sich auf die gleiche Weise erklären wie bei *Euglena*. Auffallend ist auch die Übereinstimmung mit *Euglena* in der Lagerung der Chromosomen zum Nucleolus in der Anaphase. Sie liegen nämlich auch hier mit ihren gegen die Teilungspole gelegenen Enden gegen den Nucleolus gerichtet (Abb. 17, Fig. 8).

Bei der Rückbildung zum jungen Tochterkern rundet sich der Nucleolus allmählich wieder ab. Zunächst behalten auch die Chromosomen ihre glatte Gestalt bei und umgeben den Nucleolus noch einseitig (Abb. 17, Fig. 9), wobei ähnliche Kappen wie bei *Euglena* gebildet werden. Im weiteren Verlauf der Telophase umgeben die noch immer glatten Chromosomen den Nucleolus gleichmäßig. Schließlich bekommen die Chromosomen ein perlschnurartiges Aussehen und gehen durch weiteren Abbau zuletzt in mehr oder weniger deutliche Körnchenreihen über, wodurch der Ruhekern wieder hergestellt ist.

Auch der Geißelapparat weist denselben Aufbau wie der von Euglena auf. Am Grunde des Schlundes entspringen zwei Geißelwurzeln, welche sich in der Höhe des Augenflecks vereinigen. Diese Stelle ist knopfartig verdickt. Von hier zieht die Geißel durch den Schlundkanal nach außen (Abb. 5). Dieser Befund steht in Übereinstimmung mit den Angaben von R. P. Hall und T. L. Jahn. Diese geben auch zwei Wurzeln der Geißeln an, die am Grunde des Schlundes entspringen. BRETSCHNEIDER dagegen hat bei der von ihm untersuchten Phacus-Art die Geißel bis zu ihrem Ursprung am Grunde des Schlundes nur einfach vorgefunden und auch ohne verdickte Stelle in der Höhe des Augenfleckes.

phase mit noch ungespaltenen aber bereits äquatorial angeordneten Chromosomen. Der Nucleolus ist bereits hantelförmig. Fig. 5: Metaphase. Die Chromosomen sind deutlich gespalten und liegen parallel zum ziemlich langen Nucleolus. Fig. 5: Späte Metaphase. Die Chromosomen liegen zum Teil noch nebeneinander, zum Teil, sind sie bereits aneinander vorbeigeglitten. (Ansicht in der Richtung der Zellachse.)

Archiv für Protistenkunde. Bd. XC.



Abb. 17. (Vergr. 2000:1.) Kernteilung bei *Phacus pyrum.* II. (Färbung: FEULGEN-Lichtgrün.) Fig. 7: Anaphase. Die Chromosomen liegen parallel zum Nucleolus, der in der Mitte schon sehr dünn ist, und sind mit den Enden etwas zu ihm gekrümmt. Fig. 8: Anaphase mit beginnender Einschnürung des Kernes, wodurch die Tochterhälften kugelige Gestalt anzunehmen beginnen. Die Verbindung der Tochternucleoli ist noch deutlich zu erkennen. Fig. 9: Frühe Telophase. Die Chromosomen (Fortsetzung nebenstehend unten.)

VII. Geschlechtliche Vorgänge bei Phacus pyrum.

Unter den vielen Tausenden von Zellen, die mir bei der cytologischen Untersuchung zu Gesicht kamen, fielen mir einzelne Individuen auf, deren Kernstadien sichtbare Unterschiede gegenüber den somatischen Kernphasen aufwiesen. Sehr auffallend war dieser Unterschied in jenen Fällen, in denen zweikernige Individuen auf-Man hätte sie für Zellen vor der Längsteilung auffassen traten. können, doch unterschied sich das Aussehen dieser zwei Kerne von denen, die sich vor der Cytoplastenspaltung in Telophase befinden. Ferner fiel mir bei diesen fraglichen Individuen auf, daß die zwei Kerne einen sehr deutlichen und regelmäßig wieder vorkommenden Größenunterschied aufwiesen. Gegen die Annahme, daß es sich um normale Telophasenkerne handeln könnte, sprach bis zu einem gewissen Grade der Umstand, daß die in Rede stehenden zwei Kerne nicht im vorderen Teil der Zelle in Querlage standen, sondern daß sie in der hinteren Zellhälfte hintereinander, also in der Richtung der Längsachse des Individuums gelagert waren. Alle diese Feststellungen ließen die Vermutung aufkommen, daß dieses ungewohnte Verhalten der zwei Kerne einen besonderen Vorgang anzeigte. Als ich schließlich klare Verschmelzungsbilder beider Kerne und auch noch Diakinesestadien des Synkaryons feststellen konnte, war es mir klar, daß ein Sexualakt vorlag. Fig. 1 der Abb. 18 zeigt ein Individuum von Phacus pyrum, welches diese abnormen Kernverhältnisse besitzt. Vergleicht man Fig. 10 der Abb. 17, die eine Telophase der vegetativen Kernteilung darstellt, mit Fig. 1 der Abb. 18, so sind die angegebenen Unterschiede deutlich zu erkennen. In der letztgenannten Abbildung ist der eine Kern bedeutend größer und dabei wesentlich lockerer gebaut als der andere. Das Chromatin ist in beiden Kernen schleifenförmig angeordnet. Der kleinere und dichtere Kern liegt in der Achse der Zelle hinter dem lockeren Kern, während in der Telophase die Tochterkerne in einer Ebene senkrecht zur Zellachse liegen. Ein ähnliches Stadium zeigt auch Fig. 2 der Abb. 18. Doch sind hier die beiden Kerne näher

sind einseitig kappenförmig angeordnet. Die Nucleoli sind noch einseitig spitz ausgezogen. Die Trennung der beiden Tochterkerne ist bereits vollständig. Fig. 10: Telophase. Die noch immer glatten Chromosomen haben sich gleichmäßig im Kern verteilt. Die Nucleoli sind schon vollständig abgerundet. Fig. 11: Späte Telophase mit bereits perlschnurartigen Chromosomen, die sich zum Teil schon in Körnchenreihen aufzulösen beginnen. Die Zelldurchschnürung hat eben begonnen. Fig. 12 In den beiden Tochterindividuen, die nur mehr mit den rückwärtigen Körperenden zusammenhängen, sind die Ruhekerne wiederhergestellt.



Abb. 18. (Vergr. 2000:1.) Autogame Kernverschmelzung und Reduktionsteilung bei *Phacus pyrum.* (Färbung: Feulgen-Lichtgrün.) Fig. 1-4: Autogame Kernverschmelzung. Fig. 5-7: Reduktionsteilung. Fig. 1 u. 2: Zweikernige Stadien mit schleifenförmigen Chromosomen. Der rückwärtige Kern ist stark kontrahiert. (Fortsetzung nebenstehend unten.)

aneinander gerückt und berühren einander. Der unten liegende kleinere Kern erscheint sehr dicht und ist im Präparat so undurchsichtig, daß man den Nucleolus nicht erkennen kann, der aber in Fig. 1 in beiden Kernen sichtbar ist.

Nun erfolgt die Verschmelzung der beiden Kerne. Es entsteht dadurch ein großer Kern, dessen Durchmesser ungefähr doppelt so groß als der des normalen Ruhekernes ist und der zwei große Nucleolen besitzt (Abb. 18, Fig. 4). Nach den Stadien zu schließen, die ich gefunden habe und von denen eines in Abb. 18, Fig. 3 abgebildet ist, dürfte die Kernverschmelzung auf die Art vor sich gehen, daß der kleinere Kern in den größeren zuerst hineinwandert. Erst später löst er sich auf und es bildet sich das in Fig. 4 abgebildete Synkaryon.

Bei der Deutung derartiger Kernvorgänge im fixierten und gefärbten Material läuft man immer Gefahr, die Ablesungsrichtung in subjektivem Sinne anzunehmen. Wenn meine Feststellungen richtig waren, d. h. tatsächlich ein Sexualakt (Karyogamie) vorlag, so müßte der als Synkaryon interpretierte Kern an irgend einem Punkte des ontogenetischen Entwicklungszyklus die Reduktionsteilung durch-Das Suchen solcher Stadien nahm ziemlich lange Zeit in machen. Anspruch, denn die Zahl der Individuen, in denen sich solche Kernverschmelzungen abspielen, ist gering. Schließlich gelang es mir an nach FEULGEN gefärbten Präparaten einige Kerne nachzuweisen, die eindeutig im Diakinesestadium waren (Abb. 18, Fig. 5). Die sorgfältige Färbung nach der FEULGENschen Methode gestattete es mir, alle wesentlichen Kennzeichen der Diakinese, wie starke Verkürzung der Chromosomen, ihre paarweise Gruppierung in Gemini, Tetradenbildung und die periphere Anordnung derselben im Kernraum fest-Auch die Größe dieser Diakinesekerne entspricht der zustellen. Größenordnung des Synkarions.

Es kann daher kein Zweifel darüber bestehen, daß wir es hier mit der Prophase der Reduktionsteilung zu tun haben. Synapsis und Diakinese sind die charakteristischen Stadien zur Erkennung einer Reduktionsteilung. Ein typisches Synapsisstadium, als Vor-

^{Fig. 3: Autogame Kernverschmelzung, der kleinere Kern ist vom größeren aufgenommen. Fig. 4: Synkarion. Die zwei Nucleoli sind deutlich sichtbar, die Chromosomen sind teils perlschnurartig, teils in Körnchenreihen aufgelöst. Fig. 5: Diakinese. Die Gemini liegen peripher im Kern und sind in der Gegend des Nucleolus dichter gelagert. Fig. 6: Anaphase des ersten Teilungsschrittes. Die Chromosomen sind gespalten. Fig. 7: Kerntetrade. Die Teilung des Zellkörpers hat bereits begonnen. (Fig. 3-6 sind Ansichten in der Richtung der Zellachse.)}

stadium zur Diakinese habe ich nicht finden können. Es kann dies daran liegen, daß in dem von mir fixierten und gefärbten Material sich tatsächlich keine Synapsis befunden hat, was mit Rücksicht auf die Seltenheit dieses Vorganges möglich ist. Denn ich habe trotz einer sehr großen Anzahl untersuchter Individuen nur wenige Stadien gefunden, die sich auf Kernverschmelzung und Reduktionsteilung beziehen. Andererseits kann aber auch der Fall vorliegen, daß bei *Phacus pyrum* die Synapsis nicht in so typischer Art und Weise ausgebildet ist, wie dies bei anderen pflanzlichen Organismen der Fall zu sein pflegt, wodurch sie mir bei der Untersuchung entgangen sein kann.

Weitere Stadien, die für eine Reduktionsteilung sprechen, sind in Fig. 6 und 7 der Abb. 18 abgebildet. Fig. 6 stellt eine Anaphase des ersten Teilungsschrittes dar. Sie unterscheidet sich von der Anaphase der homoiotypen Kernteilung durch das Auftreten gespaltener Chromosomen und durch größeren Querschnitt der Kernspindel. Mit dem Auftreten gespaltener Chromosomen, welches in der vegetativen Anaphase sicher niemals der Fall ist, hängt auch das dichtere Aussehen dieser Anaphase zusammen. Fig. 7 stellt eine Kerntetrade als Abschluß der Reduktionsteilung dar.

Nach der Schilderung dieser Vorgänge ist es wohl sicher, daß ein Sexualakt bei dieser *Phacus*-Art vorkommt, und ich will daher den Versuch machen, den Entwicklungszyklus dieses Organismus in folgender Weise darzustellen.

Nach meinen Erfahrungen am lebenden und am gefärbten Material von *Phacus pyrum* scheint sich dieser Organismus in der Hauptmasse auf ungeschlechtlichem Wege durch Zellteilung zu vermehren. Dabei spielt sich die Kernteilung in der Weise ab, wie es im VI. Abschnitt geschildert wurde. Außerdem kommen aber auch, wenn auch vereinzelt, Sexualvorgänge vor, die durch eine Kernteilung ohne darauffolgende Cytoplastenteilung eingeleitet wird. Während bei der vegetativen Zellteilung jedoch die aus der somatischen Mitose hervorgegangenen Tochterkerne die Querlage einnehmen — der Längsspalt der Cytoplasten geht zwischen sie durch nehmen die zwei ebenfalls von einer mitotischen Teilung stammenden Sexualkerne die Längslage an. Es mag wohl als der Ausdruck einer sexuellen Differenzierung angesehen werden, daß sich jetzt ein Größenunterschied zwischen beiden Geschlechtskernen einstellt. Diesen Größenunterschied wird man auf die Größenzunahme und Auflockerung des einen bzw. auf eine gewisse Kontraktion und Verdichtung des anderen Kernes zurückführen können. In diesem Sinne wird man den größeren, aufnehmenden Kern als den weiblich determinierten auffassen dürfen (Abb. 18, Fig. 3). Ähnliche Größenunterschiede und ähnliche Strukturverschiedenheiten der Geschlechtskerne kennt man von einer ganzen Reihe von Fällen anisogamer Befruchtung her.

Demnach würde bei Phacus pyrum eine sexuelle Verschmelzung zweier Kerne innerhalb einer Zelle erfolgen und wir hätten somit einen Fall von Autogamie vor uns. Wir wollen jedoch prüfen, ob diese Annahme mit den Beobachtungen an meinem Material vereinbar ist. Die eben geschilderte Kernverschmelzung könnte auch der Schlußakt eines Sexualvorganges sein und sie schließt daher nicht aus, daß eine hologame Kopulation zweier Individuen vorangegangen sein kann. Diese Vermutung läge bei ursprünglichen Monadophyten sicherlich nahe, sie ist aber bei den stark abgeleiteten Euglenoidinen durchaus nicht zwingend. Gegen das Vorkommen einer hologamen Befruchtung bei Phacus pyrum spricht zunächst die Erfahrung, daß ich niemals in meinen so verschiedentlich behandelten Kulturmaterialien auch nur die leiseste Andeutung einer Cytogamie feststellen konnte, obwohl ich darauf von Anfang an, sowohl bei Phacus als auch bei Euglena, mein besonderes Augenmerk gelenkt habe. Die bedeutende Größendifferenz der beiden verschmelzenden Zellkerne würde ferner zur Voraussetzung haben, daß bei einer hologamen Kopulation die beiden Geschlechtspartner deutlich anisomorph wären, das heißt sie müßten einen korrelativen Größenunterschied aufweisen, der dem der beiden Sexualkerne entspricht. Meine Erfahrungen haben mir jedoch gezeigt, daß niemals, weder in dem Standortsmaterial, noch in den Klonkulturen so auffallende Größenunterschiede zwischen den zahllosen Individuen wahrzunehmen waren. So auffallende Größenunterschiede sind sonst leicht festzustellen und besonders eine Kopulation zwischen zwei deutlich anisomorphen Partnern ist kaum zu übersehen. Schließlich scheint mir das Aussehen der beiden Kerne, in denen das Chromatin schleifenförmig ausgebildet ist, ebenfalls für die Annahme einer autogamen Befruchtung zu sprechen, da die Kerne in der frühen Telophase eine gleiche Ausbildung besitzen und sich nur durch die ungleiche Größe und eine andere Lagerung in der Zelle unterscheiden. Auch schreibt BĚLAŘ: "Eine Karyogamie im Spiremstadium, wie sie uns bei Metazoen oft begegnet, ist" (unter den Protisten) "nur bei In-fusorien bekannt, was ohne weiteres verständlich ist, wenn man bedenkt, daß hier eine Kernteilung unmittelbar vorhergeht und folgt". Es läge somit bei *Phacus* etwas analoges vor, was um so mehr einleuchtet, wenn man die zweifellos stark abgeleitete Organisation der Eugleniden in Erwägung zieht. Damit soll die Möglichkeit nicht geleugnet werden, daß bei anderen Formen dieser Flagellatengruppe eine isogame oder anisogame Zellkopulation vorkommen kann oder vorgekommen ist. Gerade die für *Phacus pyrum* angenommene Autogamie setzt solche primitivere Befruchtungsvorgänge innerhalb des gleichen Verwandtschaftskreises phylogenetisch voraus.

VIII. Zusammenfassung.

1. Es wurde ein für Euglenaceen günstiger Nährboden hergestellt und zwar durch Zugabe eines Hühnermistdekoktes zur sog. "Volvox-Nährlösung".

2. Mit dieser Nährlösung gelang es mehrere Arten der Gattungen Euglena und Phacus rein zu züchten.

3. Für *Euglena gracilis* wurde der geschlossene Lebenskreislauf festgestellt, der als wesentliche Abschnitte eine freibewegliche und eine palmelloide Phase umfaßt.

4. Die Untersuchung der Kernteilung bei *Euglena* und *Phacus* ergab, daß die Kernteilungen der beiden Arten gleich verlaufen und echte Mitosen sind. Die Spaltung der Chromosomen erwies sich als Längsspaltung und wurde in der Metaphase beobachtet. Das Auseinanderweichen der Chromosomen erfolgt dadurch, daß sie aneinander vorbeigleiten, also ohne Auftreten V-förmiger Figuren.

5. Der Bau der Geißel ist bei beiden Gattungen gleich. Die Geißel hat zwei Wurzeln, die aus zwei Basalkörnern entspringen. An der Verbindungsstelle der beiden Geißelwurzeln ist eine knopfförmige Verdickung zu sehen.

6. Bei der Teilung bildet jeder Tochterkern ein neues Basalkorn und eine Geißelwurzel aus, die zusammen mit je einem Basalkorn und der Geißelwurzel die neue Geißel bilden.

7. Durch die Auffindung nicht in den normalen Teilungsverlauf gehöriger Stadien ließ sich für *Phacus pyrum* ein geschlechtlicher Vorgang feststellen. Er besteht aller Wahrscheinlichkeit nach in einer autogamen Kernverschmelzung zweier geschlechtlich differenzierter Kerne und nachfolgender Reduktionsteilung, bei der vier gleiche Individuen entstehen. Auch bei *Phacus caudata* wurde im lebenden Zustand eine Vierfachteilung beobachtet.

120

Am Schlusse meiner Arbeit, die eine Zeit vom Wintersemester 1934 bis zum Dezember 1936 umfaßte, möchte ich noch Herrn Professor Dr. BRUNO SCHUSSNIG für die erteilten Anleitungen und wertvollen Ratschläge herzlichst danken.

Botanisches Institut der Universität Wien, Laboratorium für experimentelle Thallophytenkunde.

Literaturverzeichnis.

- BAKER, W. B. (1926): Studies in the life history of Euglena. I. Euglena agilis CARTER. Biol. Bull. Mar. biol. Labor. Wood's Hole 51.
- BELAR, K. (1926): Der Formwechsel der Protistenkerne. Jena.
- (1928): Untersuchung der Protozoen. Methodik der wiss. Biol. 1. ВLOCHMANN, F. (1896): Über die Kernteilung bei Euglena. Biol. Zbl. 14.
- BRACHER, R. (1919): Observations on Euglena deses. Ann. of Bot. 33.
- BRETSCHNEIDER, L. H. (1925): Über den feineren Bau von Phacus costata C. Arch. Protistenkde 53.
- DANGEARD, A. P. (1901): Recherches sur les Eugleniens. Le Botaniste T. 8.
- DOFLEIN, F. (1916): Lehrbuch der Protozoenkunde Jena.
- GEITLER, L. (1934): Grundriß der Cytologie. Berlin.
- GÜNTHER, F. (1927/28): Über den Bau und die Lebensweise der Euglenen. Arch. Protistenkde 60.
- HALL, R. P. (1923): Morphology and binary Fission of Menoidium incurvum (Fucs) KLEBS. Univ. of Calif. Publ. in Zoology 20, No. 21.
- HALL, R. P. and T. L. JAHN (1929): On the comparative Cytology of certain Euglenoid Flagellates and the Systematic Position of the Families Euglenidae, STEIN and Astasiidae, BÜTSCHLI. Amer. Microsc. Society 48, No. 4.
- HALL, R. P. and W. N. POWELL (1927): A Note on the Morphology and Systematic Position of the Flagellate Peranema trichophorum. Amer. Microsc. Society 46, No. 3.
- (1928): Morphology and binary Fission of Peranema trichophorum (Ehrbg.) Stein. Biol. Bull. Mar. biol. Labor. Wood's Hole 54, No. 1.
- HALL, S. R. (1931): Observations on Euglena Leucops, sp. nov., a Parasite of Stenostomum, with special Reference to Nuclear Division. Biol. Bull. Mar. biol. Labor. Wood's Hole 60.
- HARTMANN, M. (1909): Autogamie bei Protisten. Jena.
- HERTWIG, O. (1920): Allgemeine Biologie. Jena.
- JAHN, T. L. (1929): Studies on the Physiologie of the Euglenoid Flagellates: I. The Relation of the Density of Population to the Growth Rate of Euglena. Biol. Bull. Mar. biol. Labor. Wood's Hole 57, No. 2.
- (1931): Studies on the Physiology of the Euglenoid Flagellates. III. The Effect of Hydrogen Jon Concentration on the Growth of Euglena gracilis. Ibid. 61, No. 31.
- (1933): On certain parasites of Phacus and Euglena: Sphaerita phaci spec. nov. Arch. Protistenkde 79, H. 3.

- JOHNSON, D. F. (1934): Morphology and life history of Colacium vesiculosum Ehreg. Arch. Protistenkde 83, H. 2.
- KARL, J. (1915): Über die Kernteilung der Euglenen vom Typus viridis. Bot. Közlemenyek 14.
- KEUTEN, J. (1895): Die Kernteilung von Euglena viridis. Z. Zool. 60.
- KLEIN, B. M. (1934): Reaktionen des Silberliniensystems auf Schädlichkeiten I. Ann. del R. Istituto Superione Agrario di Milano 4.
- KLEIN, B. M. u. A. MISSRIEGLER (1935): Die Darstellung des Silberliniensystems (neuroformativen Systems) nebst Grundsätzlichem zur Silbermethodik. Z. Mikrosk. 52.
- LACKEY, J. B. (1934): Studies in the Life Histories of Euglenida. Biol. Bull. Mar. biol. Labor. Wood's Hole 67.
- MAINX, F. (1927-1928): Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Eugleninen. Arch. Protistenkde 60.
- PASCHER, A. (1913): Die Süßwasserflora Deutschlands, Österreichs und der Schweiz. Heft 2, Flagellatae II. Jena.
- (1922): Neue oder wenig bekannte Protisten V. Arch. Protistenkde 45, H. 2.
- PROWAZEK, S. (1904): Die Entwicklung von Herpetomonas. Arb. kgl. Gesdh.amt 20, H. 3.
- (1922): Taschenbuch der mikroskopischen Technik. Leipzig.
- RATCLIFFE, H. L. (1927): Mitosis and Cell Division in Euglena Spirogyra Ehrbg. Biol. Bull. Mar. biol. Labor. Wood's Hole 53.
- TSCHENZOFF, B. (1916): Die Kernteilung der Euglena viridis EHRBG. Arch. Protistenkde 36.
- WAGER, H. (1900): On the eye-spot and flagellum in Euglena viridis. Journ. Zool. Linn. Soc. Vol. 27.

WETTSTEIN, R. (1935): Handbuch der systematischen Botanik. Leipzig u. Wien. ZUMSTEIN, H. (1900): Zur Morphologie und Physiologie der Euglena gracilis KLEBS.

Jb. Bot. 34.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Archiv für Protistenkunde

Jahr/Year: 1938

Band/Volume: 90_1938

Autor(en)/Author(s): Krichenbauer H.

Artikel/Article: <u>Beitrag zur Kenntnis der Morphologie und</u> Entwicklungsgeschichte der Gattungen Euglena und Phacus. 88-122