

*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

(Aus dem botanischen Institut der Deutschen Universität, Prag II, Vinicua 3a.)

Über den Bau der Geißel.

Von

Wladimir Vlk¹⁾.

Mit 12 Abbildungen im Text und Tafel 23.

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
Einleitung	448
I. Die bisherige Kenntnis der Geißelstruktur	449
II. Eigene Untersuchungen	452
a) Beobachtungsmethoden	452
b) Nachweis der Geißelstrukturen im lebenden Zustand und nach feuchter Fixierung	455
1. Die Peitschengeißel	456
2. Die Flimmergeißel.	457
c) Der Geißelbau bei verschiedenen Flagellaten und Algenschwärmern	459
III. Die bisher in bezug auf die Geißelstruktur untersuchten Flagellaten und Algen in systematischer Reihenfolge	479
IV. Zusammenfassung	484
Literaturverzeichnis	487

Das Studium der Geißeln der Flagellaten und Algenschwärmer hat in manchen Beziehungen bereits befriedigende Resultate gezeitigt (Entstehung der Geißel, Beziehung zwischen Geißel und Kern, Ver-

¹⁾ Auch an dieser Stelle möchte ich meinen Dank aussprechen allen, die durch mannigfaltige Anregung wie auch durch Unterstützung bei der Beschaffung des Untersuchungsmaterials das Zustandekommen und die Ausgestaltung dieser Arbeit förderten.

Besonders bin ich in dieser Hinsicht zu Dank verpflichtet Herrn Prof. Dr. A. PASCHER, welcher die Arbeit angeregt hat und ihr großes Interesse entgegenbrachte, weiter auch Herrn Prof. Dr. PRINGSHEIM, der mir eine Reihe von Kulturen, zum Teil schwer zu beschaffender Organismen zur Verfügung stellte.

ankerung der Geißel), während in bezug auf andere Fragen unsere Kenntnis noch unzureichend ist.

So haben wir noch keine ausreichende Erklärung über das Zustandekommen der Geißelbewegung und der aus ihr resultierenden Vorwärtsbewegung des Organismus.

Offen ist ferner noch die Frage, ob die durch Färbemethoden dargestellten Geißelstrukturen lebenden Zuständen der Geißel entsprechen und ebenso offen ist die Frage nach der systematischen Verbreitung der verschiedenen durch die Geißelfärbung festgestellten Geißeltypen.

Mit diesen beiden letzten Fragen beschäftigen sich die nachstehenden Untersuchungen.

I. Bisherige Ergebnisse der Erforschung der Geißelstruktur.

Die Möglichkeiten, die das Mikroskop für die direkte Beobachtung der Geißeln bietet, sind bald erschöpft. Daher wird die Geißel von den älteren Autoren als ein glatter, völlig strukturloser Faden beschrieben. Auch die Anwendung von Farbstoffen brachte zunächst keinen Fortschritt. Erst als auf Grund der Entwicklung der bakteriologischen Färbetechnik das Färbeverfahren weiter ausgebaut wurde und die Möglichkeit zu Intensivfärbungen bot, konnten feinere Unterschiede an den Geißeln sichtbar gemacht werden.

So war es auch ein Bakterienforscher, dem wir die ersten Färberefolge an Flagellatengeißeln verdanken:

LÖFFLER veröffentlichte 1889 und 1890 die Ergebnisse, welche er bei Anwendung seiner „neuen Methode zur Färbung von Mikroorganismen“ bei Bakterien hatte und weist darauf hin, daß er auch bei Protisten merkwürdige, noch unbekannte Anhangsgebilde an der Geißel bemerkt habe. Die von ihm untersuchten Protisten sind in ihrer systematischen Zugehörigkeit nicht sicher bestimmt. Es dürfte sich aber wohl um *Oicomonas* und den Ciliaten *Cyclidium glaucoma* handeln.

Bei *Oicomonas* war am dunkel gefärbten Geißelfaden an beiden Seiten ein Besatz von zarten, schwach gefärbten Wimperhaaren zu sehen. Wenn von einer zweizeiligen Anordnung der Flimmerhaare gesprochen wird, so ist schon bei LÖFFLER nur das mikroskopische Bild gemeint. In Wirklichkeit sind die Flimmerwahrscheinlich rings um den ganzen Geißelquerschnitt angeordnet (Flimmergeißel).

Bei *Cyclidium* entdeckte LÖFFLER an der langen Schwanzgeißel eine Gliederung in zwei scharf abgegrenzte Teile: einen derberen Basalteil, den Teil der Geißel, welcher allein im Leben zu sehen ist, und einen langen äußerst dünnen Faden, welcher vielfach gewunden wie eine Peitschenschnur am Ende des Basalteiles befestigt ist (Peitschengeißel).

VON FISCHER wurden die Arbeiten 1894 wieder aufgenommen. Er verwendet bei seinen Untersuchungen die Methode von LÖFFLER mit einer unbedeutenden Änderung (nach KÖRNER). In den Präparaten erkennt FISCHER die von LÖFFLER beschriebenen Strukturen wieder und führt die Bezeichnungen Flimmergeißel und Peitschengeißel ein.

Peitschengeißeln fand er bei *Polytoma uvella*, *Chlorogonium euchlorum* und *Bodo* sp.

Flimmergeißeln bei *Monas guttula* und *Euglena viridis*. Die Flimmergeißeln von *Euglena viridis* zeigten aber gegenüber den bisher beschriebenen eine Besonderheit. Die Flimmerhaare standen im Präparat nicht zweizeilig, sondern nur in einer Längsreihe. Es wurde also notwendig, den Typus der Flimmergeißel in allseitig- und einseitigwendige zu unterteilen. Trotz der Kleinheit des bisher gesammelten Tatsachenmaterials gibt schon FISCHER der Vermutung Ausdruck, daß die Geißelstruktur innerhalb einer Gattung immer gleichbleibend ist und deshalb auch ein wertvolles systematisches Unterscheidungsmerkmal zu werden verspricht.

Die Arbeiten FISCHERS wurden zunächst nur von wenigen beachtet und meist mit Zweifeln aufgenommen. Solche Zweifel richteten sich vor allem gegen die Existenz der Flimmergeißel (PLENGE, 1898, SCHUBERG, 1905). Die Flimmern werden von diesen Autoren als ein Kunstprodukt bezeichnet, das durch die besondere Art der Präparation und Färbung entstanden ist.

Andererseits findet aber SCHUBERG selber an Präparaten, die nach dem Verfahren von LÖFFLER und der Silbermethode von GOLGI hergestellt wurden, bei Ciliaten Geißelstrukturen, welche ganz den Peitschengeißeln FISCHERS entsprechen.

Ebenso werden von HAMBURGER (1905) und BÜTSCHLI (bei SCHUBERG) für mehrere Volvocineen an der Geißel kurze, schwächer gefärbte Endstücke (also Peitschengeißeln) festgestellt.

Im Jahre 1923 wird von KORSCHIKOFF das Bestehen von Peitschengeißeln zwar im allgemeinen bestätigt (er konnte sie bei *Spermatozopsis exultans* schon im Leben sehen), er bestreitet aber auf Grund seiner Färbeversuche bei *Polytoma* und *Euglena* die Richtigkeit der Beobachtungen FISCHERS durchaus, obwohl sie gleiche Organismen untersuchten. Wie FISCHER an der Geißel von *Polytoma* dünne Fäden entdecken konnte ist KORSCHIKOFF ganz unverständlich¹⁾.

Die Flimmern an der Geißel von *Euglena viridis* denkt sich KORSCHIKOFF dadurch entstanden, daß die Geißel bei den letzten Bewegungen im Augenblicke des Gerinnens an der Oberfläche des Objektträgers verschmierte.

Erwähnenswert sind die Angaben KORSCHIKOFFS über den inneren Aufbau der Geißel. Aus Beobachtungen an absterbenden Geißeln wird gefolgert, daß der Geißelkörper aus drei Bauelementen besteht. Ein elastischer Achsenstab bedingt die Festigkeit und Biegsamkeit des ganzen Gebildes. Er ist in eine \pm dünnflüssige Substanz eingebettet, die sich beim Absterben als erstes zersetzt. Außen ist beides von einem schlauchförmigen, zähen Häutchen umschlossen.

Nach Beobachtungen an Geißeln von *Chlamydomonas* sp. kann ich diese Angaben voll bestätigen.

Kurz erwähnt sei auch die Arbeit GÜNTHERS (1928) über die Gattung *Euglena* in welcher ohne Hinweis auf eigene Untersuchungen in Anlehnung an PLENGE und SCHUBERG die Flimmergeißel als ein Kunstprodukt angesehen wird.

Die vielen Widersprüche, die gegen die Ansichten FISCHERS erhoben werden, dürften wohl im allgemeinen darin begründet sein, daß die Herstellung der Präparate nach dem erwähnten Verfahren große Sorgfalt erfordert und trotz größter Genauigkeit immer wieder Mißerfolge vorkommen.

¹⁾ Der Mißerfolg KORSCHIKOFFS bei *Polytoma* ist verständlich. *Polytoma* hat in einigen Arten wahrscheinlich sehr zarte und wenig widerstandsfähige Peitschendenen.

Ab 1918 erheben sich immer mehr Stimmen, welche die bisherigen Ergebnisse der Geißelfärbungen bestätigen und auch neue Fortschritte in der Erkenntnis der Geißelstrukturen bringen.

Schon 1918 berichtet BOJE-PETERSEN über Geißelfärbungen an *Chrysonaden*. Die Arbeit fand aber ebenso wie seine nächste 1925 über die Geißel der Flagellaten zunächst wenig Beachtung.

1928 bringt MAINX neue Beobachtungen an Eugleninengeißeln. Er bestätigt vollauf FISCHERS Beobachtungen an der Geißel von *Euglena viridis*. Dagegen zeigten die Geißelpräparate bei anderen *Euglena*-Arten nur sehr zarte schwach gefärbte Flimmerhärchen, zum Teil war überhaupt nur ein glatter Geißelfaden zu sehen. Besonders bei diesen letzteren Fällen nimmt MAINX sehr zarte und unter die mikroskopische Sichtbarkeitsgrenze fallende Flimmern an. MAINX bringt auch Photographien der gefärbten Geißel von *Phacus pleuronectes*, welche die Flimmerhaare mit überraschender Deutlichkeit erkennen lassen.

Im Jahre 1929 erscheint eine weitere Arbeit von BOJE-PETERSEN, welche viele wichtige Beobachtungen und Deutungen enthält. Seine Untersuchungen beziehen sich auf Flagellaten ganz verschiedener systematischer Stellung: *Protomastiginae* (*Monadaceen* und *Craspedomonadaceen*), *Chrysonaden*, *Eugleninen* und *Volvocalen*.

Den bisher gefundenen Geißelformen, welche er übrigens bei vielen Formen wiederfindet, fügt er noch eine weitere hinzu: Die Peitschenflimmergeißel (bei *Codonosiga* und *Salpingoeca*). Es handelt sich um eine lange Peitschengeißel mit deutlich abgesetztem Endstück, deren Basalteil zweizeilig von äußerst zarten Flimmern besetzt ist. Ferner führt er eine Reihe von Beispielen an, bei welchen gar keine Anhangsgebilde festzustellen waren. Er verweist selber auf die Möglichkeit, daß das Fehlen der Anhängsel zum Teil nur vom Mißlingen der Färbung herrühren könnte und daß mit feineren Methoden auch bei diesen Formen noch Strukturen an der Geißel sichtbar werden könnten.

Die von ihm gegebene Übersicht über die bisher gefärbten Flagellaten zeigt deutlich das auffallend regelmäßige Auftreten bestimmter Geißeltypen innerhalb großer systematischer Abteilungen. Bereits FISCHER hat die Verwendbarkeit der Geißelstruktur für die Systematik vermutet.

1931 konnte ich die neuen Geißelstrukturen (VLK 1931), die PETERSEN für die *Chrysophyceen* nachwies, auch bei mehreren *Heteroconten* aufzeigen. Damit wurde die systematische Verwendbarkeit der Geißelstruktur neuerlich erhärtet. Die von PASCHER (1921) aus anderen morphologischen Merkmalen abgeleitete Verwandtschaft der *Chrysophyceen* mit den *Heteroconten* fand dadurch eine weitere Bestätigung.

1931 konnte PETROVÁ auf Grund von Geißelfärbungen nachweisen, daß die vermeintliche *Heteroconte* *Botrydiopsis minor* in Wirklichkeit eine *Chlorophycee* (*Dictyococcus*) ist und zeigte damit die außerordentliche Verwendbarkeit der Geißelstruktur auch für Spezialfragen der Systematik.

1934 veröffentlichte DEFLANDRE die Ergebnisse seiner Geißeluntersuchungen, die er mit Hilfe der von ihm vorgeschlagenen Nigrosinmethode durchgeführt hat. Die Arbeit DEFLANDRES ist deshalb besonders wertvoll, weil hier zum ersten Male mittels einer zum Teil neuen Methode bei gleichen Organismen die gleichen Geißelstrukturen nachgewiesen werden konnten wie mittels der LÖFFLERSCHEN Methode. Doch ist dabei immerhin zu bedenken, daß die DEFLANDRESISCHE Nigrosinmethode in

einem wesentlichen Punkte mit der LÖFFLERSchen Methode übereinstimmt, nämlich in der Art der Fixierung durch langsames Eintrocknen.

In der Arbeit wird weiter zum ersten Male versucht, Größenausmaße der Flimmern annähernd zu bestimmen. (An der einseitswendigen Flimmergeißel von *Astasia*.) Der Verf. kommt dabei auf so geringe Maße, daß die vielen Mißerfolge bei der Beobachtung und die verschiedenen Deutungen der Geißelstrukturen wohl verständlich werden.

Außer den Gattungen und Arten, bei denen die schon bekannten Geißelstrukturen mittels der neuen Methode wieder bestätigt werden, sind in der DEFLANDRESchen Arbeit noch eine Reihe von Formen beschrieben (besonders Eugleninen, Volvocalen und verschiedene Vertreter der Ciliaten) von denen die Geißelstruktur noch unbekannt war.

II. Eigene Untersuchungen.

a) Beobachtungsmethoden.

Färbeverfahren.

Von den Färbeverfahren, die bisher zur Beobachtung der Geißelstrukturen angewendet wurden, sind besonders zwei von Wichtigkeit.

1. Die LÖFFLERSche Methode zur Beizung und Färbung von Bakteriengeißeln. Sie lieferte die Grundlagen zu den Beobachtungen von LÖFFLER (1889), FISCHER (1894), von KORSCHIKOFF (1923) zum Teil, weiter von BOJE-PETERSEN (1929) und MAINX (1928) und wurde auch in der vorliegenden Arbeit mit viel Erfolg verwendet.

Das Verfahren ist kurz folgendes:

Zur Fixierung läßt man einen Tropfen der organismenhaltigen Flüssigkeit am Objektträger austrocknen. In vielen Fällen wurden die Organismen vorher mit Osmiumsäuredämpfen getötet. Dann wird ein Tropfen der Beize dazugefügt und eine Minute (bis zur Dampfentwicklung) erwärmt. Nachher wird mit Wasser abgespült und in gesättigter, wässriger Fuchsinlösung nachgefärbt (Erhitzen bis zum Sieden). Hierauf wieder abspülen, trocknen lassen und einschließen in Kandabalsam.

(Zur Herstellung der Beize werden 2 g Tannin in 20 g Wasser gelöst und noch 4 ccm einer wässrigen Ferrosulfatlösung (1:2) und 1 ccm einer gesättigten alkoholischen Fuchsinlösung zugesetzt.)

Im Gegensatz zu anderen cytologischen Färbungen ist das charakteristische dieser Färbung nicht die Selektivität, sondern die besondere Färbekraft. Es werden dabei die zartesten Gebilde so stark überfärbt, daß sie mit den stärksten Objektiven im Hellfeld wahrgenommen werden können.

2. Die Nigrosinmethode von DEFLANDRE (1923). Sie wurde bisher nur von DEFLANDRE zum Sichtbarmachen der Geißelstrukturen eingeführt und angewendet.

Einen kleinen Tropfen mit möglichst vielen Organismen (lebend oder fixiert) vermischte er mit einem gleich großen Tropfen einer wässerigen 5—10proz. Lösung von Nigrosin und strich dann mit der Nadel aus. Ohne auszuwaschen läßt man die Flüssigkeit möglichst rasch eintrocknen und beobachtet in Immerionsöl oder Kanadabalsam. Die Schnelligkeit des Eintrocknens ist wesentlich für das Zustandekommen eines guten Präparates.

3. Bei meinen Studien reichte bei einigen Flagellaten bzw. Schwärmern das gewöhnliche Löfflersche Verfahren nicht aus. Es wurde in folgender Weise abgeändert:

Fixierung der Organismen in heißem Sublimatalkohol (nach SCHAUDINN), übertragen in Wasser und dann in Eisen-Tannin-Beize (leicht erwärmen). Hernach wieder wässern, färben in leicht erwärmter konzentrierter wässriger Fuchsinlösung und auswaschen. Die Beobachtung erfolgte in Wasser. Die Präparate waren nicht sehr lange haltbar.

Von verschiedener Seite wurden Bedenken geäußert, ob die Färbeverfahren verlässlich genug seien und ob nicht während der Fixierung und Färbung durch Ausflockungen oder Gerinnungserscheinungen Trugbilder entstehen und zu Irrtümern Anlaß geben könnten. Bei der Anwendung der Färbeverfahren gibt es mehrere Möglichkeiten für die Entstehung von „Scheinstrukturen“.

Der heikelste und ausschlaggebendste Augenblick ist die Fixierung der Geißel d. h. die Zeitspanne vom Absterben der Geißel bis zum endgültigen Gerinnen des Geißelplasmas. Gleich nach dem Absterben zeigt das noch flüssige Plasma das Bestreben sich zu entmischen, verschiedene Bestandteile gehen in Lösung, andere ordnen sich zu Flöckchen und Körnchen an. Schließlich gehen die Eiweißstoffe in den Gelzustand über — sie gerinnen.

In diesem Zustand erhaltene Strukturen sind verhältnismäßig widerstandsfähig. Auch die feinsten Ausgliederungen werden bei Behandlung mit chemisch wenig aktiven Reagentien (Geißelbeize, Farblösungen) auch beim Erwärmen nicht verändert. Es tritt höchstens eine Quellung oder Entquellung ein, die auf die äußere Form dieser Gebilde keinen Einfluß hat.

Von diesem Zeitpunkt ab können Störungen nur bei der Färbung selbst entstehen dadurch, daß sich Ausflockungen und Körnchen in bestimmter Weise an die Geißel anlegen. Solche Störungen konnten auch einige Male beobachtet werden. Aber gerade durch die Beobachtung solcher mißlungener Präparate trat der Unterschied mit den gut und eindeutig gefärbten hervor. Sie waren immer als solche

zu erkennen. Zumeist sind in Präparaten mit derartigen Ausfällungen die Geißelstrukturen selbst nur sehr undeutlich gefärbt. Bei Verwendung frischer Farblösungen und chemisch reiner Reagentien werden solche Störungen nur äußerst selten auftreten.

Das Entscheidende liegt also jedenfalls vorher bei der Fixierung. Dabei ist zu beachten, daß die verschiedenen Fixiermittel das Plasma in ganz verschiedener Weise verändern.

Die zur Fixierung des Zellinhaltes gebräuchlichsten Fixiermittel wie Chromsäure und ihre Gemische, Sublimatalkohol u. a. härten zwar das Plasma gut, sie brauchen aber eine gewisse Zeit bis sie richtig angreifen. Während dieser Zeit können die zarten Fäden oder Flimmerhaare, die anscheinend aus dünnflüssigem Plasma bestehen, nur zu leicht zerfließen. Am besten greift noch Sublimatalkohol an. Aber auch hiermit erhält man nur wenige gute Präparate, weil die steif gewordenen dünnen Gebilde mehr oder weniger frei im Medium schwimmen und beim Wechsel der Farblösungen leicht abbrechen.

Am schnellsten greift an und verändert dabei das Plasma am wenigsten die Osmiumsäure, besonders in der Form von Osmiumsäuredämpfen. Reine Osmiumsäure gehört aber nicht zu den Fixiermitteln im engeren Sinne, denn sie vermag die Eiweißstoffe des Plasmas nicht zu fällen. Sie verhindert nur für die Dauer ihres Einwirkens Entmischungen, aber das Plasma bleibt in seinem soolartig-flüssigen Zustand. Die Objekte müssen nach Behandlung mit Osmiumsäure mit anderen Fixiermitteln entsprechend fixiert und gehärtet werden. Bei Verwendung der Chromsäuregemische und Sublimatalkohol treten dabei die gleichen Schwierigkeiten auf wie bei lebendem Material.

Für unsere Objekte am besten geeignet erwies sich das einfache Verfahren der Fixierung durch Auftrocknen auf dem Objektträger, entweder direkt oder nach Behandlung mit Osmiumsäuredämpfen. Die Geißeln bleiben dann so lange am Leben oder in einem dem lebenden ähnlichen Zustand (Osmiumsäure) bis das umgebende Wasser nur mehr wie eine dünne Haut den Zellkörper und die Geißeln umgibt. Dieser letzte Wasserrest verdunstet im Bruchteil einer Sekunde. Noch vor dem Absterben werden die Geißeln auf der Glasoberfläche festgeheftet. Durch das blitzartige Verschwinden des Wassers wird jede Entmischung des Plasmas verhindert. — Die Außenstrukturen der Geißel und diese selbst sind fast unverändert erhalten und zugleich am Objektträger festgeheftet. Dies trifft natürlich nur für die Geißel und ähnliche zarte Gebilde mit äußerer

Gestaltung zu, während der Zelleib mit seiner inneren Differenzierung schrumpft und weitgehend verändert wird.

Gerade dieses Verfahren, das öfter als grob und primitiv bezeichnet wurde, ist geeignet die feinsten Strukturen zu erhalten und es ist verständlich, daß mit Hilfe dieser Fixierung die meisten Erfolge erzielt wurden (LÖFFLERSche Methode und Nigrosinmethode von DEFLANDRE).

Dunkelfeldbeobachtung.

Die Vorteile der Fixierung mit Osmiumsäure konnten erst durch Anwendung der Dunkelfeldbeleuchtung voll ausgenützt werden. Die Geißeln leuchten dann ohne vorherige Färbung auf dem dunklen Hintergrunde auf.

Besonders deutlich werden die Bilder bei Fixierung mit Joddämpfen oder Jodjodkali. Geißeln und Anhängsel nehmen das Jod in sich auf und leuchten dadurch im Dunkelfeld besonders hell auf.

An geeigneten Objekten gelang es dann im Dunkelfeld, die Geißeln unmittelbar im Leben zu beobachten und ihre Struktur zu untersuchen. Diese Beobachtungen wurden mit Hilfe eines Cardioïdkondensors und eines Paraboloidkondensors (Wechselkondensator von ZEISS) durchgeführt. Als Beleuchtungsquelle diente eine kleine Mikroskopierbogenlampe. Um die Schädigung der Organismen durch die Wärme der Bogenlampe zu vermindern, wurde ein Filter von REICHERT eingeschaltet, welcher die Wärmestrahlen absorbierte, ohne die Lichtstärke merklich zu vermindern.

b) Nachweis der Geißelstrukturen im lebenden Zustand und nach feuchter Fixierung.

Der von verschiedenen Autoren geäußerte Zweifel an dem tatsächlichen Bestehen der durch die Färbemethoden mit Auftrocknung erhaltenen Geißelstrukturen zwang die Untersuchungen zunächst in die Richtung der Frage: Sind diese Zweifel berechtigt oder lassen sich diese Strukturen auch an nicht aufgetrockneten oder lebenden Geißeln erkennen? Dem geäußerten Einwand, daß manche Geißelstrukturen erst durch die Auftrocknung künstlich hervorgerufen werden, läßt sich zunächst durch Ausarbeitung von Methoden begegnen, welche es gestatten, Geißeln ohne diese Auftrocknung in so intensiver Weise zu färben, daß Einzelheiten an ihnen sichtbar werden können. Eine solche Methode ist die auf Seite 453 beschriebene (Färbeverfahren 3).

Noch aufschlußreicher war ein Vergleich mit Beobachtungen im Dunkelfeld, zunächst ebenfalls nach feuchter Fixierung (Osmiumsäure oder Jod).

Den endgültigen Beweis gab aber erst die Beobachtung der Geißel im lebenden Zustand im Dunkelfeld.

Die zwei Hauptgruppen von Geißeln, Peitschengeißeln und Flimmergeißeln, seien hier getrennt besprochen:

1. Die Peitschengeißel.

Die Peitschengeißel kann in typischer Ausbildung bei sehr vielen Volvocineen (z. B. *Chlamydomonas*) beobachtet werden. An ihr sind zwei Teile zu unterscheiden, ein basaler Teil, der Stiel, meistens sehr derb und da er immer das Bestreben hat, sich gerade zu strecken, wahrscheinlich mit elastischen Bauelementen versehen. Diesem Basalstück sitzt ein zartes, sehr verschieden langes Fadenende auf. Dieses zarte Ende zeigte bei der Bewegung und auch bei Fixierung häufig wellige Krümmung. Die Zusammensetzung aus einem derben Basalstück und einem zarteren Fadenende führte zur Bezeichnung Peitschengeißel.

Dieser Typus zeigte bei verschiedenen Algenschwärmern kleinere Abwandlungen. So ist bei den verschiedenen Arten das Längenverhältnis zwischen Basalstück und Peitschenende sehr verschieden. Peitschengeißeln mit einem Endstück, das dreimal so lang ist wie der Stiel der Geißel, stehen Ausbildungen gegenüber, bei denen das Peitschenende nur ein unscheinbares Spitzchen darstellt.

Auch der Endfaden scheint verschieden zu sein: Es gibt Formen, bei denen das Peitschenende eine gewisse Starrheit hat und sich in seiner Dicke nicht sehr unterscheidet vom Stiel, und Formen mit sehr zarten kaum nachweisbaren Peitschenenden.

a) Nachweis der Peitschengeißel durch feuchte Fixierung.

Die Existenz des Typus der Peitschengeißel ließ sich auch durch Fixierung im feuchten Zustande nachweisen. Die Peitschengeißel konnte im feuchtfixierten Zustande aufgezeigt werden bei: *Polytoma uvella*¹⁾, *Carteria* sp., *Chlamydomonas* sp., *Bodo mutabilis*, *Trepomonas agilis*, *Trepomonas Steinii*, *Hexamitus inflatus*, *Urophagus rostratus*.

¹⁾ Bei *Polytoma* war das Peitschenende nur nach Fixierung mit Jod oder Jodjodkali zu beobachten. Die gleiche Art zeigt nach Fixierung mit Osmiumsäure das Peitschenende nicht. Offensichtlich ist Osmiumsäure nicht für die Fixierung aller Geißelstrukturen geeignet.

b) Nachweis der Peitschengeißel im lebenden Zustand.

Dieser Nachweis ist bereits ULEHLA (1911) bei seinen Studien über Geißelbewegung an *Bodo* gelungen. Er konnte hier an der lebenden Monade die langen Peitschenenden der Geißeln sehen und feststellen, daß sie völlig den Peitschenenden entsprechen, die FISCHER nach gefärbten Präparaten von *Bodo* beschrieb.

Vielleicht hat KORSCHIKOFF (1923), der Autor äußert sich darüber nicht genau, auch mit Hilfe der Dunkelfeldbeleuchtung an der Polyblepharidine *Spermatozopsis exultans* an lebenden Zellen Peitschengeißeln festgestellt.

Bei meinen Untersuchungen ließen sich die Peitschengeißeln an vielen lebenden Objekten mittels Dunkelfeldbeobachtung nachweisen: *Chlamydomonas* sp., *Cercobodo crassicauda*, *Dendromonas virgaria*, *Bodo mutabilis*, *Spongomonas intestinum*, *Trepomonas rotans*, *Hexamitus inflatus* und an dem Infusor *Cyclidium glaucoma*.

Gegenüber den nach Färbeverfahren gewonnenen Befunden ergab die Dunkelfeldbeleuchtung in einem Punkte verschiedene Ergebnisse. Es ließ sich feststellen, daß nur solche lebende Peitschengeißeln im Dunkelfelde zu erkennen waren, deren Endstück im trocken gefärbten Präparat derb war. Bei Peitschengeißeln aber, die ein zartes, mehr geschlungenes Peitschenende aufweisen, war mit den mir zur Verfügung stehenden Mitteln dieses zarte Endstück im Dunkelfeld trotz wiederholter Versuche nicht zu beobachten. Obwohl es unwahrscheinlich ist, daß bei diesen Formen das mit den Trockenfärbemethoden nachweisbare Endstück ein Kunstprodukt ist, so wurden doch solche Formen feucht fixiert und feucht gefärbt. *Polytoma uvella* wurde mit Jodjodkali fixiert und dann im Dunkelfeld beobachtet. Die feinen Peitschenenden waren zu sehen. Das läßt den Schluß zu, daß die feinen Peitschenenden durch die Aufnahme von Jod so dicht und optisch wirksam werden, daß sie im Dunkelfeld noch sichtbar werden, während sie im unfixierten Zustande so dünn und von ähnlicher Lichtbrechung wie das umgebende Wasser sind, daß sie unsichtbar bleiben.

2. Die Flimmergeißel.

Die Flimmergeißel unterscheidet sich von der Peitschengeißel durch das Fehlen des Peitschenendes und dadurch, daß sie mehr oder weniger dicht mit feinen Flimmern besetzt ist. KORSCHIKOFF und PLENGE haben bestritten, daß die durch Trockenfixierung erhaltenen Flimmergeißeln lebenden Strukturen entsprechen. Diese Zweifel waren bis zu einem gewissen Grade berechtigt, da es bisher nicht

gelingen war, an funktionstüchtigen Geißeln Einzelheiten zu beobachten, die im Sinne der Existenz des Flimmerbesatzes hätten gedeutet werden können. Dazu kommt der Umstand, daß die Flimmergeißel bis jetzt nur nach der LÖFFLERSchen Methode oder nach der Nigrosinmethode aufgezeigt werden konnte. Es ist daher möglich anzunehmen, daß durch das Verfahren der Fixierung und Färbung erst Strukturen gewissermaßen künstlich hervorgerufen werden (Auf-trocknung des Wasserfadens, in den die Geißel zu liegen kommt), wobei ferner nicht ausgeschaltet werden kann, daß die Geißel speziell durch die Fixierung Veränderungen erleidet und daß auch Ausflockungen und Anlagerungen von Farbstoffen aus der Farblösung Täuschungen hervorrufen können. Es war daher mein intensivstes Bemühen darauf gerichtet, Objekte zu finden, deren Geißeln und Geißelbesatz so kräftig sind, daß mit einiger Wahrscheinlichkeit die Strukturen dieser Geißeln im Dunkelfeld gesehen werden können.

Bei der Prüfung einer sehr großen Menge von Flagellaten mit Flimmergeißeln (vor allem Eugleninen) gelang es endlich, ein passendes Objekt zu finden, bei dem tatsächlich an der lebenden langsam sich bewegenden Geißel der Flimmerbesatz im Dunkelfeld und vor allem wiederholt gesehen werden konnte.

Es ist dies die große Planktonmonade *Mallomonas* und speziell die Art *Mallomonas acaroides*, die während des Winters erhalten werden konnte und durch längere Zeit im Dunkelfeld studiert wurde.

Mallomonas ist eine einzellige Form. Die Geißel ist $1\frac{1}{2}$ mal so lang als der Körper, ist vorn abgestumpft und so derb, daß sie leicht ohne Färbung im Leben gesehen werden kann. Im Dunkelfeld zeigte sie deutlich zwei nicht sehr dichte Reihen von Flimmern, die in ihrer Länge ca. sechsmal die Dicke der Geißel übertrafen. Alle Flimmern waren gleich lang und in gleichem Winkel zum Hauptgeißelfaden geneigt. Die Beobachtung der Flimmergeißel im Dunkelfeld wurde durch eine Reihe von Angehörigen des botanischen Institutes der deutschen Universität in Prag und zwar wiederholt überprüft: von Herrn Prof. Dr. A. PASCHER und den Herren Dozent Dr. POHL, Dr. KLUG und Dr. MATTAUCH.

Frisch eingebrachtes und sorgfältig behandeltes Material konnte ungefähr 10—15 Minuten lang im Dunkelfeld beobachtet werden. Dann trat allmählich Verlangsamung der Geißelbewegung und dann Desorganisation der Geißel und des Protoplasten ein. Während der schnellen Bewegung der Geißel war natürlich der Flimmerbesatz nicht oder nur gelegentlich als grauer Saum an der Geißel zu beobachten. Die Beobachtung der Flimmern wurde dann besonders

klar, wenn die Zellen für kurze Zeit ruhten und die Geißel sich nur langsam bewegte bzw. schlängelte. Nach kurzer Pause wurde die volle Bewegung wieder aufgenommen.

Bei anderen Objekten, für die färberisch Flimmergeißeln nachgewiesen wurden (Eugleninen, Hauptgeißel bei Heteroconten und Chrysophyceen-Monaden), konnte im Dunkelfeld der Flimmerbesatz nicht gesehen werden. Hier muß angenommen werden, daß die Flimmern im lebenden Zustand zu dünn sind für die Dunkelfeldbeobachtung und daß sie bei der Trockenfixierung und Färbung erst durch Quellung verdickt und durch die intensive Färbung deutlich gemacht werden.

Der Nachweis der Tatsächlichkeit der Flimmern an der Geißel gelang nur bei einer zweizeilig bewimperten Form. Nun gibt es auch Flimmergeißeln, die nur auf einer Seite also einzeilig bewimpert sind. Es gelang hier nicht an den mir zur Verfügung stehenden Objekten, den einseitigen Flimmerbesatz im Dunkelfeld zu sehen. Dagegen gelang es, diesen Flimmerbesatz nach feuchter Fixierung und feuchter Färbung also ohne Eintrocknung bei *Euglena viridis* nachzuweisen. Hier ließ sich ein Saum von Flimmern an der Geißel aufzeigen, der völlig dem entsprach, der durch trockene Fixierung und nachherige Färbung sichtbar gemacht werden kann. In den auf feuchte Methode gefärbten Präparaten war die Geißel mit Flimmern besetzt, die in bestimmtem Winkel gegen die Spitze der Geißel geneigt und so angeordnet waren, daß die benachbarten Flimmern immer nach einer Seite hin gerichtet waren. Im ganzen betrachtet standen die Flimmern bald nach rechts bald nach links vom Hauptfaden ab, nach Art eines Bandes, das um eine zentrale Achse gewunden ist und bei seitlicher Betrachtung bald an der einen Seite, bald an der anderen sichtbar wird.

Der Umstand, daß es gelang, den einseitigen Flimmerbesatz mittels der feuchten Fixierung und Färbung nachzuweisen, macht es wahrscheinlich, daß diese durch Färbung erhaltbaren Strukturen tatsächlich lebenden Formen entsprechen. Es sind noch Untersuchungen im Gange durch Beobachtungen an lebenden Geißeln auch diesen Geißeltypus einwandfrei nachzuweisen.

c) Der Geißelbau bei verschiedenen Flagellaten und Algenschwärmern.

In dieser Übersicht werden von meinen Untersuchungen nur jene Ergebnisse aufgenommen, die mir gesichert erscheinen und denen Präparate zugrunde liegen, die zumeist aus mehrfach untersuchtem

Material ausgewählt wurden. Es wurde eine viel größere Zahl von Flagellaten und Algen untersucht. Die oft sehr kleinen zur Verfügung stehenden Materialmengen und der Umstand, daß keine der Methoden immer sichere Resultate gab, dies alles brachte es mit sich, daß ein sehr großer Teil der Untersuchungen ergebnislos blieb oder zum mindesten keine einwandfreien Ergebnisse brachte.

Gefärbt wurde nach der LÖFFLERSchen Methode (mit der kleinen Abänderung nach KÖRNER-FISCHER), die im ersten Teil genau beschrieben wurde (S. 452).

Mit Erfolg untersucht konnten werden Vertreter der Chrysophyceen (sowohl mit Chromatophoren versehene wie farblose), Vertreter der Heteroconten und Chlorophyceen. Von farblosen Flagellaten ohne Anschluß an gefärbte Reihen konnten untersucht werden Vertreter der Protomastiginae (Bodonaceen, Craspedomonadaceen, Amphimonadaceen), Distomatinen und Pantostomatinen (Rhizomastigaceae). Außerdem gelang es die Schwärmer eines Myxomyceten zu untersuchen. Nicht abgeschlossen sind die Untersuchungen an Phaeophyceen, Cryptomonaden und Peridineen. Hier reichten die erhaltenen Präparate nicht für eine eindeutige Schlußfolgerung aus. Einiges wird im systematischen Teil erörtert werden.

A. Chrysophyta.

1. Chrysophyceen.

Untersucht wurden an gefärbten Formen: *Mallomonas (acaroides* und *akrokomos)*, *Chromulina* sp.

An farblosen Formen: *Monas (amoebina, minima, sociabilis)*, *Anthophysa vegetans*.

Mallomonas acaroides PERTY (Abb. 1a, Taf. 23 Fig. 1)

fand sich in Gesellschaft mit dem weiter unten beschriebenen *M. akrokomos* im Winter in einem zugefrorenen Tümpel unter der Eisdecke in so großer Menge, daß die obersten Schichten des Wassers ganz prächtig goldgelb gefärbt erschienen. In der Zimmerwärme verloren die Organismen in ungefähr einer halben Stunde die Bewegungsfähigkeit, sanken zu Boden und gingen langsam zugrunde. Bei Luftzutritt und in genügend niedriger Temperatur aufbewahrt hielt sich die Art ohne Schwierigkeit über eine Woche. Die Monade ist eine der größten Chrysophyceen des Süßwassers. Im Inneren des ovalen, fast kugeligen Protoplasten liegen zwei gelbbraune Chromatophoren und Leucosintropfen. Die ganze Zelle steckt in einem Schuppenkleide aus kleinen, charakteristisch geformten Kieselschüppchen, an denen lange Kieselnadeln hängen.

Die Geißelfärbung lieferte überraschend deutliche Bilder von Flimmergeißeln. Die Ergebnisse der Färbung konnten, wie schon im ersten Teil erwähnt durch die Beobachtung im Leben (Dunkelfeld) voll bestätigt werden (vgl. die Angabe auf S. 458).

***Mallomonas akrokomos* RUTTNER (Abb. 1 b, Taf. 23 Fig. 3)**

Länge wie *M. acaroides*. Die Zellen sind aber vorn und hinten zugespitzt und lang spindelförmig. Nur die vorderen Kieselschüppchen sind mit Kieselnadeln bewehrt. Hinsichtlich der Empfindlichkeit gegen höhere Temperaturen wie auch hinsichtlich der Organisation des Zellinnern zeigt er weitgehende Übereinstimmung mit der eben beschriebenen Art.

Auch das Ergebnis der Geißelfärbung stimmt mit dieser überein. *M. akrokomos* besitzt eine zweizeilige Flimmergeißel mit verhältnismäßig derben, in einem bestimmten Winkel vom Geißelfaden abstehenden Flimmern. Für eine Beobachtung im Dunkelfeld war zu wenig Untersuchungsmaterial vorhanden.

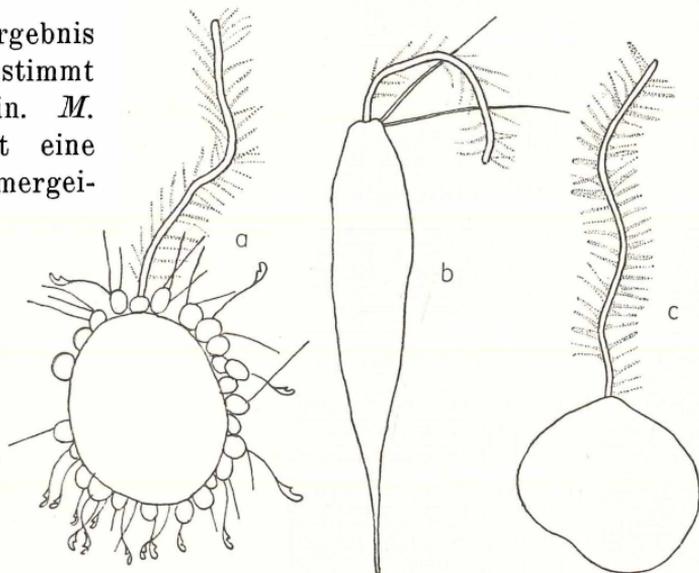


Abb. 1. Struktur der Chrysophyceengeißeln: a *Mallomonas acaroides*, b *Mallomonas akrokomos*, c *Chromulina* sp. Nach gefärbten Präparaten (LÖFFLERSche Methode.)

***Chromulina* sp. (Abb. 1 c, Taf. 23 Fig. 2)**

Im Winterplankton eines kleinen Teiches traten mehrere Arten der Gattung *Chromulina* auf. In den Geißelpräparaten waren infolge der Schrumpfung und Überfärbung der Zellkörper die einzelnen Arten nicht mehr voneinander zu unterscheiden.

Die Geißeln waren zum Teil gut erhalten und ihre eigenartige Struktur leicht zu erkennen. Von der wellig gebogenen langen Geißelachse standen zu beiden Seiten in dichter Anordnung feine Härchen ab.

Farblose Formen:

Um eine genügende Menge von Untersuchungsmaterial von farblosen Chrysophyceen zu beschaffen, wurde die Methode der Faulkultur in den verschiedensten Abwandlungen verwendet. Fäulnisfördernde Stoffe wie Pepton, Käse, Fleisch, zerquetschte Samen, Kartoffelstärke und ähnliches wurden mit Lauberde überschichtet und die Kulturgläser dann mit Teichwasser angefüllt. Oder es wurde destilliertes Wasser verwendet und nach einiger Zeit kleine Proben von Schlamm, bewachsene Blätter von Wasserpflanzen und ähnliches dazugegeben. Besonders die Arten der Gattung *Monas* konnten auf diese Weise kultiviert werden.

Monas amoebina H. MEYER (Abb. 2c)

ging zusammen mit *M. minima* in einer Faulkultur mit Erde und Pepton auf. Die Zellen sind oval bis kugelig und messen ungefähr 15μ im Durchmesser. Sie sind leicht amöboid. Stigma war keines zu beobachten, wohl aber im Hinterende der Zelle ein großer Leucosintropfen.

Schon im Leben waren deutlich zwei Geißeln festzustellen, eine lange Hauptgeißel und eine kurze Nebengeißel, die scheinbar überhaupt nicht mehr zur Fortbewegung des Organismus verwendet wird. Bei der Fixierung ging die Nebengeißel regelmäßig zugrunde, so daß sie in den Geißelpräparaten nirgends zu beobachten war. Die Hauptgeißel ist im gefärbtem Zustand eine typische Flimmergeißel. Die Flimmerhärchen stehen in zwei Längsreihen (allseitig), sind verhältnismäßig lang und stehen rechtwinklig vom Geißelfaden ab.

Monas minima H. MEYER (Abb. 2a).

Der in Gesellschaft mit dem eben beschriebenen wachsende *M. minima* war im Leben wie auch nach der Färbung durch seine Kleinheit leicht von jenem zu unterscheiden. Die Zellen enthalten weder Stigma noch Leucosintropfen, haben kugelige Gestalt und messen durchschnittlich 5μ im Durchmesser.

Die beiden Geißeln, eine körperlange Hauptgeißel und eine stummelartige Nebengeißel, waren in den gefärbten Präparaten meist gut erhalten. Die Hauptgeißel ist eine zweiseitig bewimperte Flimmergeißel mit rechtwinklig abstehenden Flimmern. Die Nebengeißel war ohne jedes Anhängsel.

Monas sociabilis H. MEYER (Abb. 2b)

wurde in verschiedenen Faulkulturen angetroffen. In besonderer Menge in einer Kultur, die von faulenden Algen stark verschmutzt war. An diesem Organismus konnte ich gemeinsam mit Herrn Dr. KLUG eine Beobachtung machen, welche geeignet ist, den Zusammenhang zwischen Monadaceen und Chrysophyceen näher zu

beleuchten. Am Anfang der Kultur waren die Individuen ganz farblos und konnten eindeutig als *Monas sociabilis* bestimmt werden. Nach längerem Stehen, offenbar nachdem die organischen Nährstoffe nach und nach aufgebraucht wurden, zeigten sich im Material (im Laufe der Kultur immer häufiger werdend) Zellen mit anfangs schwach, später stärker gefärbten Chromatophoren. Nach dem Überimpfen in eine mit organischen Nährstoffen gesättigte Nährflüssigkeit ging die Färbung wieder stark zurück. Damit erweist sich ein Vertreter der farblosen Monadaceen wahrscheinlich als Standortsmodifikation einer Chrysophycee.

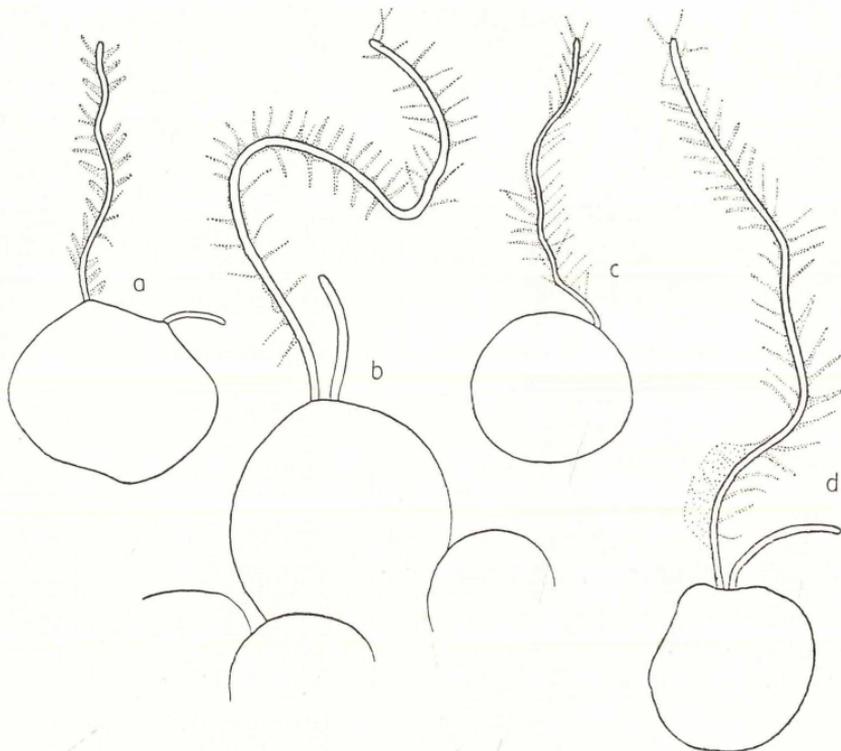


Abb. 2. Geißelstruktur bei Monadaceen: a *Monas minima*, b *Monas sociabilis*, c *Monas amoebina*, d *Anthophysa vegetans*. Nach gefärbten Präparaten.

Die Geißelfärbungen hatten folgendes Ergebnis:

Die lange Hauptgeißel ist eine zweizeilig bewimperte Flimmergeißel. An der kurzen Nebengeißel waren keine Anhangsgebilde zu sehen, wie das ja auch schon BOJE-PETERSEN für einige Chrysophyceen festgestellt hat.

Anthophysa vegetans STEIN (Abb. 2d).

In Proben aus reinen, pflanzenbestandenen Gewässern, die mit etwas Erde versetzt worden waren, zeigten sich an der Glaswand kleine, rostbraune Flöckchen. Sie waren aus vielfach verzweigten Gallertstielen gebildet, die mit Eisenhydroxyd inkrustiert waren. An den Enden der Stiele saßen kugelige Kolonien bestehend aus zahlreichen, farblosen, begeißelten Zellchen. Diese waren so gebaut wie die

Zellen der *Monas*-Arten, ohne Stigma, mit zwei Geißeln versehen, einer zweimal körperlangen Hauptgeißel und einer kleinen Nebengeißel.

Durch die Geißelfärbung konnte festgestellt werden, daß die Hauptgeißel eine zweiseitig bewimperte Flimmergeißel ist, während die Nebengeißel ganz ohne Anhangsgebilde zu sein scheint.

A n h a n g.

Im Anhang an die Chrysophyceen soll ein Flagellat besprochen werden, der durch seine braune Färbung zwar an die Chrysophyceen erinnert, dessen systematische Stellung aber noch durchaus unsicher ist (Abb. 3).

Die Zellen sind 4—8 μ groß, von herzförmiger Gestalt, und enthalten zwei gelbbraune Chromotophoren und am Vorderende einen

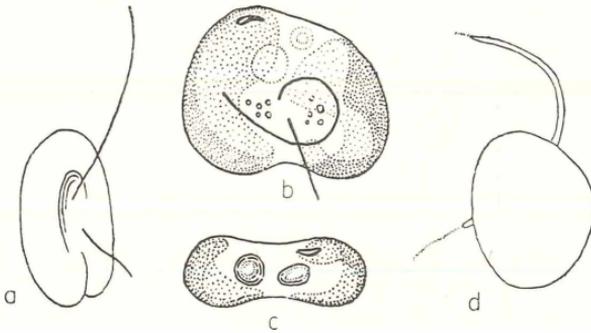


Abb. 3. Noch unbeschriebener brauner Flagellat. a Ansicht schräg von der Seite, b von unten, c von der Schmalseite. Nach dem Leben. d Geißelstruktur, nach einem gefärbten Präparat.

leuchtend roten Augenfleck. Zwei ungleich lange Geißeln entspringen in der Mitte des dorsoventral abgeplatteten Körpers. Dadurch kommt bei der Schwimmbewegung ein eigenartiges torkelndes Schwanken zustande, das für diesen Flagellaten besonders charakteristisch ist.

Die Hauptgeißel ist über körperlang, die Nebengeißel etwa halb so lang. Sie reicht nur wenig unter dem Körper hervor und ist deshalb schwer zu erkennen.

Die Monade wäre etwa in die Verwandtschaft von *Sphaleromantis ochracea* PASCHER zu stellen.

Die Geißelfärbung hatte folgendes Ergebnis: Die Hauptgeißel besteht aus einem glatten Geißelkörper und einem kurzen Endanhang, die Nebengeißel aus einem Geißelkörper von $\frac{1}{2}$ Körperlänge und einem mehr oder weniger derben Endfaden, der nur wenig kürzer ist.

Hinsichtlich der Geißelstruktur fällt also diese Form ganz aus dem Rahmen der übrigen Chrysophyceen heraus.

2. Heterokonten.

Über *Botrydiopsis arhiza* und *Heterococcus* soll hier nur kurz berichtet werden. Eine genauere Beschreibung der Geißelstruktur ist in meiner Notiz über Heterokontengeißeln (VLK 1931) zu finden. Außer diesen Formen wurden neuerdings noch untersucht:

Schwärmer von *Tribonema* sp. und von *Botrydium granulatum*.

Botrydiopsis arhiza BORZI.

Für diese Heterokonte wurde an den Schwärmern durch Geißelfärbung eine Hauptgeißel mit doppelseitiger Beflimmerung und eine Nebengeißel mit einem kurzen Peitschenende festgestellt (siehe VLK, 1931, S. 217).

Heterococcus

CHODAT.

ist eine zu den Heterotrichalen gehörige Form. Die Schwärmer zeigten in den Geißelpräparaten ebenfalls eine doppelseitig bewimperte Flimmergeißel als Hauptgeißel und eine Peitschengeißel als Nebengeißel (siehe VLK, 1931, S. 217).

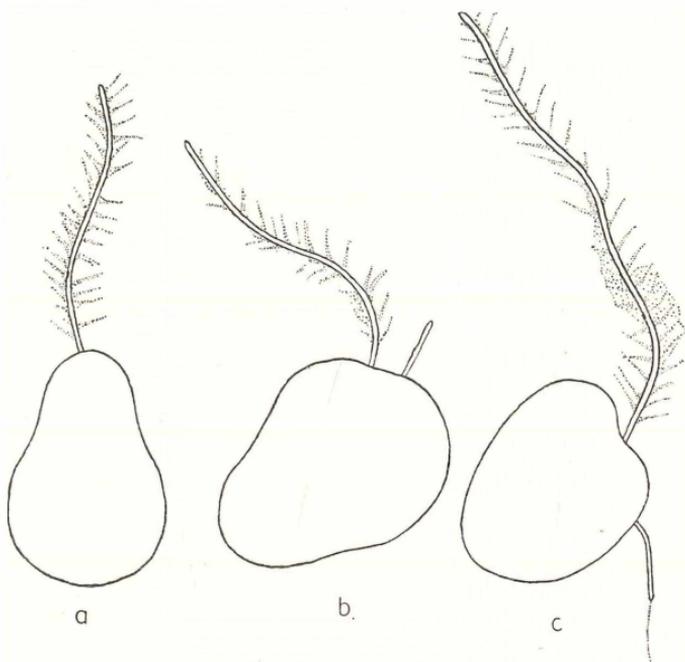


Abb. 4. Struktur der Geißeln von Heterokonten: a und b *Botrydium granulatum*, c *Tribonema* sp. Nach gefärbten Präparaten.

Tribonema sp. (Abb. 4 c).

Im strömenden Wasser eines kleinen Baches waren an ruhigen Stellen dichte, grüne Watten einer *Tribonema* mit sehr großen Zellen zu finden. In stehendes Wasser gebracht zerfielen die Fäden in ein bis zwei Tagen und entließen eine große Zahl von Schwärmern. Diese waren birnförmig, am Vorderende mit einer kleinen Abschrägung, an der zwei ungleiche Geißeln entsprangen, eine über doppelt körperläng, eine von $\frac{1}{2}$ — $\frac{3}{4}$ Körperlänge.

Durch Geißelfärbungen konnte erwiesen werden, daß die lange Geißel eine zweiseitig bewimperte Flimmergeißel ist, deren Flimmern in einem Winkel von 45° gegen die Geißelspitze zu geneigt sind. Die Nebengeißel trägt ein mehr oder weniger derbes, gerade gestrecktes Peitschenende, das etwa halb so lang wie der Geißelstiel ist.

Botrydium granulatum ROST. et WOR. (Abb. 4 a u. b).

Auf feuchten, lehmigen Stellen am Flußufer fanden sich die merkwürdigen, kugelig aufgeblasenen Riesenzellen dieser Alge. Unter Wasser bildeten sie in einigen Tagen eine große Zahl von Schwärmern, die alsbald durch Platzen der Zellmembran frei wurden. Die Schwärmer waren aber nur ganz kurze Zeit in Bewegung. Schon nach einigen Minuten waren die meisten an die Oberfläche gestiegen, die Geißeln gingen bald zugrunde und die Zellen begannen sich mit einer Membran zu umgeben. Es war deshalb schwierig, eine größere Zahl von Zoosporen mit gut erhaltenen Geißeln zu fixieren. Die birnförmigen Schwärmer enthielten 2—4 seltener auch 5 Chromatophoren. Die Zellen sind am Vorderende schief abgestumpft.

Vorn ein wenig seitlich traten zwei Geißeln hervor, eine körperlange Hauptgeißel und eine kleine stummelartige Nebengeißel. Nach der Färbung war an beiden Seiten der Hauptgeißel ein Härchensaum sichtbar. Die Flimmerhärchen standen etwas schräg gegen das Geißelende hin geneigt. Die Nebengeißel war in den Präparaten ganz ohne Anhängsel. Die Färbungen wurden mit veränderten Bedingungen (Fixierung mit Osmiumsäure, trocknen ohne vorherige Fixierung, Fixierung mit Jod) mehrmals wiederholt, aber immer mit demselben Ergebnis. Die Peitschengeißel scheint also soweit rückgebildet zu sein, daß das Peitschenende, das bei den anderen Heterokontenschwärmern noch voll ausgebildet wird, hier ganz unterdrückt ist.

B. Chlorophyta.

Chlorophyceae.

Aus der Familie der Chlamydomonaceae: *Chlamydomonas dorsoventralis* und die farblose *Polytoma wella*.

Spondylomoraceae: *Chlamydotryps gracilis*.

Weiter die Schwärmer der fädigen Formen (Ulothrichales): *Ulothrix zonata*, *Drapanaldia acuta*.

Chlamydomonas dorsoventralis PASCHER (Abb. 5 a).

bekam ich in Reinkultur aus dem pflanzenphysiologischen Institut Prof. PRINGSHEIMS.

Die Färbungen erwiesen, daß beide Geißeln an dem derben, gerade gestreckten Geißelkörper einen dünnen, vielfach geschlängelten Peitschenfaden tragen. Der Geißelstiel ist ungefähr zweimal körperlang, der Peitschenfaden halb so lang.

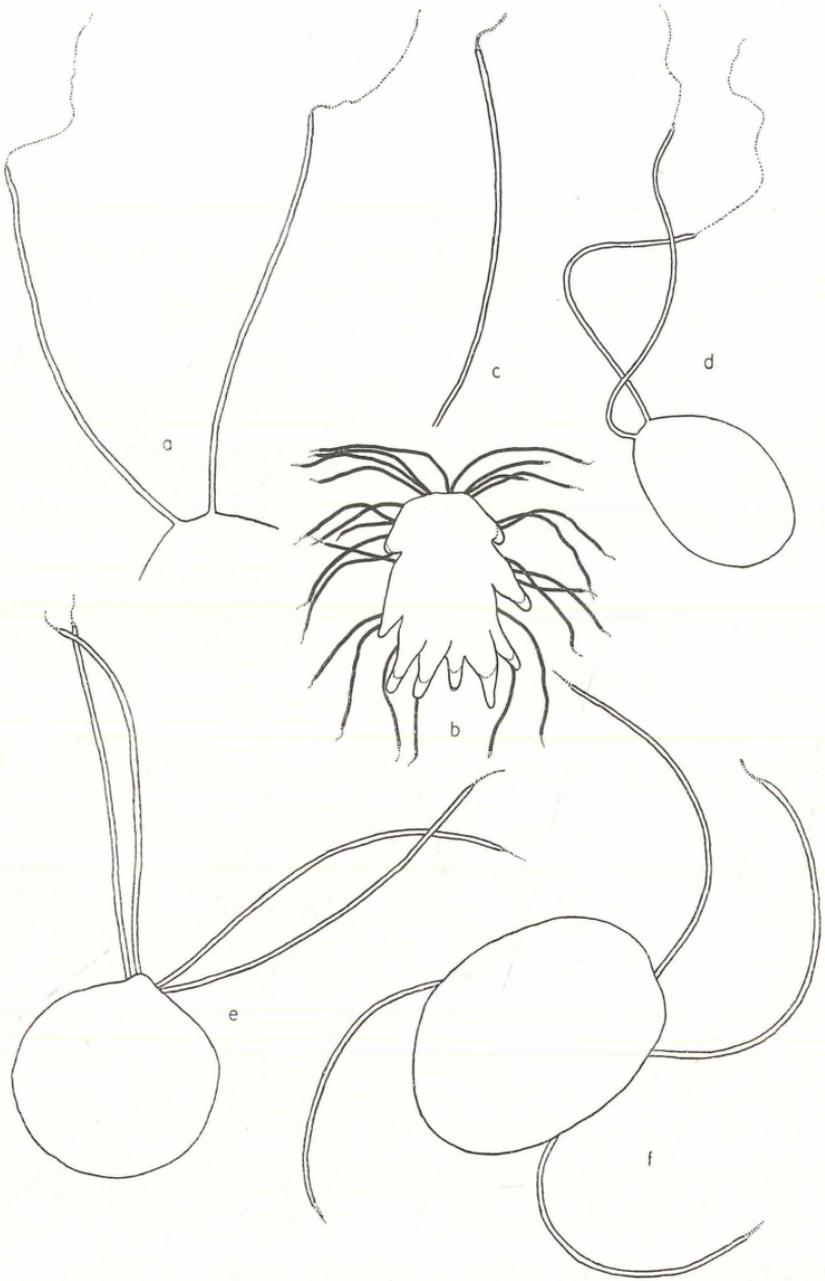


Abb. 5. Struktur der Geißeln von Chlorophyceen: a *Chlamydomonas dorsoventralis*, b *Chlamydotritys gracilis*, ganze Kolonie, c dasselbe, einzelne Geißel stärker vergrößert, d *Polytoma uella*, e *Draparnaldia acuta*, f *Ulothrix zonata*. Nach gefärbten Präparaten.

Polytoma uvella EHRENB. (Abb. 5 d).

Das Material für diese Untersuchungen stammte aus Faulkulturen aus dem Institut Prof. PRINGSHEIMS. Durch Überimpfen in Nährlösung wurden die Organismen zu lebhafter Vermehrung angeregt, so daß sie immer in genügender Menge vorhanden waren.

VON FISCHER wurden an Hand von gefärbten Präparaten Peitschengeißeln beschrieben, die ein Peitschenende tragen, das manchmal dreimal so lang ist wie der Geißelstiel.

In meinen Präparaten erreichten die Peitschenanhängsel durchschnittlich nur zwei Drittel der Länge des Geißelstieles. Da KORSCHIKOFF (1928) das Vorhandensein von Peitschengeißeln bei *Polytoma* entschieden bestreitet, war ich bestrebt, das feuchte Färbeverfahren und wenn möglich auch die Dunkelfeldbeleuchtung zu einem eindeutigen Nachweis der Peitschengeißel heranzuziehen. Diese Versuche hatten folgendes Ergebnis:

I. Peitschengeißeln mit langen Endfäden wurden beobachtet:

1. nach raschem Eintrocknen an der Luft und nachheriger Färbung nach LÖFFLER,
2. nach Fixierung mit Joddämpfen und Färbung nach LÖFFLER,
3. nach Zusatz von Jodjodkalilösung bei der Beobachtung im Dunkelfeld.

II. Das lange Peitschenende war überhaupt nicht festzustellen oder an seiner Stelle nur ein kurzes Spitzchen am Geißelende:

1. nach Fixierung mit Osmiumsäuredämpfen und Färbung nach LÖFFLER,
2. nach Fixierung mit Osmiumsäuredämpfen und Beobachtung im Dunkelfeld,
3. bei Lebendbeobachtung im Dunkelfeld (weil die Geißel bei *Polytoma* ohne Unterbrechung schwingt, gelang es erst dann Einzelheiten zu beobachten wenn die Individuen durch die starke Bestrahlung unter dem Mikroskop etwas geschädigt waren und zeitweise Störungen in der Geißelbewegung eintraten).

Eine Erklärung für das Fehlen der langen Peitschenenden bei Lebendbeobachtung und nach Fixierung mit Osmiumsäure kann darin gefunden werden, daß die Peitschenenden bei der lebenden Geißel noch unter der mikroskopischen Sichtbarkeit liegen. Durch die Osmiumsäure werden sie scheinbar nicht genügend fixiert und sind deshalb nach der Färbung nicht mehr zu sehen (siehe auch S. 457).

Chlamydothrys gracilis KORSCH. (Abb. 5 b u. c)

fand sich in großer Menge in einem verschmutzten Dorftümpel bei Prag. Die Kolonien bestanden aus 8—16 Einzelzellen, die nach dem Typus der Chlamydomonaszellen gebaut waren und zwei Geißeln hatten.

In den gefärbten Präparaten zeigte sich deutlich, daß alle Geißeln einer Kolonie gleich lang und einander gleichwertig sind. Es sind Peitschengeißeln mit einem mehr oder weniger derben, undeutlich abgesetzten Anhängsel, das wie ein Spitzchen am Geißelende sitzt.

Ulothrix zonata Kütz. (Abb. 5 f).

Diese Alge ist häufig als fädiger Belag auf Steinen in rasch fließenden Gewässern anzutreffen. Die Fäden gehen schnell in Schwärmerbildung über, wenn sie in ruhiges Wasser von Zimmertemperatur gebracht werden. Die Schwärmer tragen teils zwei, teils vier Geißeln.

Die Färbung erwies, daß die Geißeln in allen Fällen gleich gebaut waren. Sie bestehen aus einem ungefähr körperlangen Geißelstiel, der ein äußerst kurzes, schwach abgesetztes Spitzchen trägt.

Draparnaldia acuta Kütz. (Abb. 5 e)

findet sich ebenfalls in rasch fließenden Gewässern. Die Bildung der Schwärmer wurde durch Übertragen der Fäden in zimmerwarmes Wasser erreicht. Ein Teil der Schwärmer hatte vier, ein Teil nur zwei Geißeln.

Das Ergebnis der Geißelfärbung entspricht dem bei *Ulothrix*. Alle Geißeln sind gleich lang und zeigen die gleiche Struktur. Sie bestehen aus einem körperlangen Geißelstiel und einem undeutlich abgesetzten kleinen Spitzchen als Anhängsel.

C. *Euglenophyta*.

Hiervon wurden untersucht:

an gefärbten Formen *Euglena viridis*, *Trachelomonas volvocina*, *Phacus pyrum*;

an farblosen Astasiaceen: *Distigma pseudoproteus*, *Menoidium longum*,

Peranemaceen: *Urceolus cyclostomus*.

Euglena viridis EHRENB.

Da mir aus einigen Proben, die aus verschmutzten kleinen Wassertümpeln gesammelt waren, zahlreiches und sehr gut erhaltenes Material zur Verfügung stand, benutzte ich die Gelegenheit, um die Untersuchungen FISCHERS an diesem Flagellat nachzuprüfen.

Das LÖFFLERSche Färbeverfahren, wie es auch FISCHER angewendet hatte, lieferte Präparate, in denen die einseitswendige Flimmergeißel deutlich zu erkennen war. Außerdem wurden noch Präparate auf feuchtem Wege hergestellt. Auch darin waren die einseitswendigen Flimmergeißeln sichtbar.

Trachelomonas volvocina EHRENB. (Abb. 6 c).

Dieser Flagellat, der in klaren, eutrophen Gewässern häufig anzutreffen ist, wurde schon von BOJE-PETERSEN, MAINX und DEFLANDRE in bezug auf die Geißelstruktur untersucht. Es handelt sich hier ohne Zweifel um eine einseitwendige Flimmergeißel.

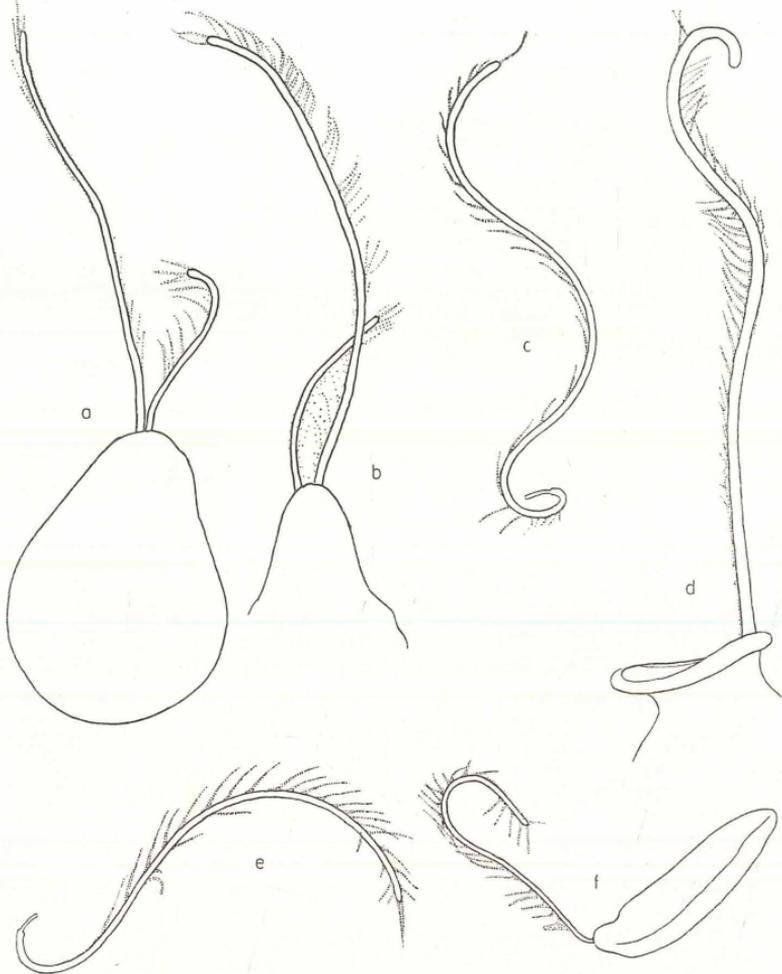


Abb. 6. Struktur der Eugleninengeißeln: a und b *Distigma pseudoproteus*, c *Trachelomonas volvocina*, d *Urceolus cyclostomus*, e *Phacus pyrum*, f *Menoidium longum*.
Nach gefärbten Präparaten.

In meinen Präparaten war der Geißelfaden an der einen Seite von Flimmern bestanden, die schräg nach vorn geneigt waren und alle ungefähr die gleiche Dicke hatten. Nur das letzte Flimmerhärchen, das ganz an der Spitze der Geißel steht, war in der Regel wesentlich länger und stärker. Gewöhnlich war es nicht viel von

der Geißel abgespreizt, so daß es manchmal nur dadurch von einem Peitschenende zu unterscheiden war, daß es etwas seitlich am Geißelkopf entsprang.

Phacus pyrum (EHRENB.) STEIN (Abb. 6 e)

fand ich in einer Algenprobe aus der Soos bei Franzensbad.

Durch die Färbung konnten die Ergebnisse PETERSENS bestätigt werden. Außerdem wurden an der Geißel ähnliche Strukturen sichtbar wie bei *Trachelomonas*. Die endständige Flimmer war nämlich auffallend dicker und länger und war zumeist der Längsrichtung der Geißel parallel gerichtet.

Menoidium longum PRINGSHEIM (1935) (Abb. 6 f)

ging in einer alten Faulkultur auf, die mit Material aus verschiedenen Algenproben geimpft worden war.

Die Färbungen ergaben, daß die Geißel längs der einen Seite einen Besatz von Flimmern trägt. Die Flimmern sind im Vergleich zum Protoplasten und zum Geißelfaden ziemlich groß.

Distigma pseudoproteus PRINGSHEIM (1935) (Abb. 6 a u. b).

Das Material für die Untersuchungen wurde mir von Herrn Professor PRINGSHEIM zur Verfügung gestellt. Die genaue Beschreibung der Art ist in seiner Arbeit über saprotrophe Flagellaten (1935) enthalten.

Der Flagellat trägt zwei ungleiche Geißeln, eine körperlange Hauptgeißel und eine kurze Nebengeißel. Die Untersuchung der gefärbten Präparate ergab, daß beide Geißeln trotz der Ungleichheit dieselbe Struktur besitzen. An der Hauptgeißel stehen die Flimmern in einer Längsreihe. An der Nebengeißel sind die Flimmern ebenfalls alle nach einer Seite gewendet und gleichen ganz denen der Hauptgeißel.

Urceolus cyclostomus (STEIN) MERESCH. (Abb. 6 d).

Von dieser Art konnte nur ein einziges Individuum gefärbt werden. Wegen des vereinzelt Vorkommens (in klaren, pflanzenreichen Gewässern im Schlamm) mußten die Flagellaten mit einer feinen Pipette einzeln aus dem Wassertropfen herausgefangen werden. Trotz dieses ungünstigen Umstandes konnte ein verwendbares Präparat hergestellt werden.

Die mächtig entwickelte Geißel zeigte darin besonders im oberen Teil einen deutlichen einseitigen Flimmerbesatz.

D. Farblose Flagellaten.

(Ohne derzeit nachweisbarer Beziehung zu gefärbten Algenreihen.)

Bezüglich der Kulturmethode gilt das, was auf Seite 462 über die Kultur der *Monas*-Arten gesagt wurde.

1. Rhizomastiginae.

Aus dieser Familie wurde nur untersucht:

Mastigamoeba Bütschlii KLEBS (Abb. 7 a).

Ein großer amöbenartig beweglicher Flagellat, der für kurze Zeit in einer Faulkultur auftrat. Die Mastigamöben scheinen stark auf den Sauerstoffgehalt der Umgebung zu reagieren. Sie gedeihen am besten bei einer bestimmten nicht zu starken Sauerstoffspannung. Im beschriebenen Falle wurde ein teilweiser Luftabschluß durch eine dichte Kamhaut erreicht, die sich an der Wasseroberfläche gebildet hatte. Als dann durch öftere Entnahme von Organismen die Schicht durchbrochen worden war, verschwanden die Mastigamöben in wenigen Tagen.

In den Geißelpräparaten war an der langen Geißel ein kurzes Peitschenende zu sehen.

Cercobodo crassicauda (ALEXEIEFF) LEMM. (Abb. 7 d).

Der Flagellat war nur vereinzelt in stark faulenden Kulturen zu sehen. Es gelang einige Individuen mit Erfolg zu färben.

Die Schwimmgeißel ist etwa körperlang, die Schleppegeißel ein wenig länger. Beide Geißeln tragen ein derbes, steifes Peitschenende, das ein Drittel der Länge des Stieles erreicht. Die Peitschenstruktur wurde auch an lebenden Geißeln im Dunkelfeld beobachtet.

2. Craspedomonadaceae.

Untersucht wurde nur eine einzige Art:

Codonosiga botrytis (EHRENB.) KENT (Abb. 8 b; Taf. 23, Fig. 4).

Im Winter fand sich in klarem Teichwasser Untersuchungsmaterial in genügender Menge. Die Verhältnisse waren besonders günstig, weil die Codonosigen mit ihren Stielchen an *Melosira*-Fäden festsaßen, die bei der Färbung viel weniger stören wie große Algenfäden oder gar *Lemna*-Wurzeln, die sonst zumeist von den Codonosigen besiedelt werden.

Auf Grund von Geißelfärbungen stellte PETERSEN bei dieser Art eine Peitschenflimmergeißel fest. In meinen Präparaten war das Peitschenende sehr deutlich zu sehen. Vom Flimmersaum, den PETERSEN beschreibt, konnte ich in einigen Fällen überhaupt nichts wahrnehmen, in einigen Fällen war jedoch an seiner Stelle eine zart gefärbte Scheide um die Geißel zu beobachten. Die Beobachtungen sind noch zu erweitern, um ausgewertet werden zu können.

Die Peitschengeißel konnte auch an lebensfrischem Material im Dunkelfeld festgestellt werden.

3. Monadaceen (im alten Sinne).

Außer den Gattungen, die schon im Anschluß an die Chryso-phyceen beschrieben wurden (*Monas*, *Anthophysa*), wurde noch *Dendromonas* untersucht. Die Gattung wird erst hier behandelt, weil sie auf Grund der Färbungsergebnisse keine Beziehung zu den Chryso-phyceen zu haben scheint.

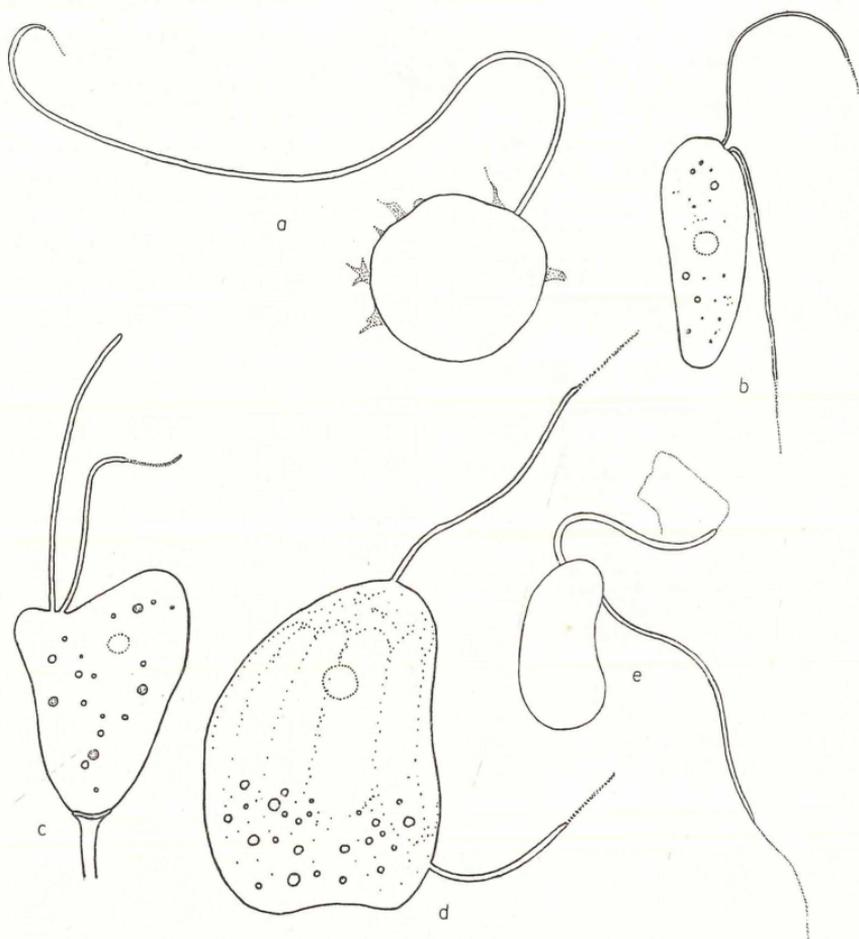


Abb. 7. Geißelstrukturen bei farblosen Flagellaten: a *Mastigamoeba Bütschlii*, b *Bodo mutabilis*, c *Dendromonas virgaria*, d *Cercobodo crassicauda*, e *Bodo angustus*. b und c nach dem Leben, d nach Fixierung mit Jod, a und e nach gefärbten Präparaten.

***Dendromonas virgaria* (WEISSE) STEIN (Abb. 7 c).**

Aus Algenproben aus einem pflanzenreichen Gewässer war ziemlich viel Untersuchungsmaterial vorhanden, das lange Zeit (2—3 Wochen) am Leben erhalten werden konnte. Die Flagellaten setzten sich an der Glaswand fest und wuchsen zu vielzelligen, trugdoldenförmigen Kolonien heran.

Die Geißeln wurden gefärbt und auch in lebendem Zustande im Dunkelfeld untersucht. Das Ergebnis war in beiden Fällen dasselbe. Die eine von den beiden Geißeln ist etwa körperlang und schwach bogenförmig gekrümmt. Die andere ist ein wenig kleiner, in der Mitte hackenförmig eingebogen und trägt am Ende ein derbes Peitschenanhängsel.

An der langen Geißel war kein Anhängsel festzustellen.

4. Bodonaceen.

Es wurden zwei Arten von *Bodo* untersucht.

Bodo mutabilis KLEBS (Abb. 7 b).

Das Material stammte aus einer Faulkultur, die mit Erde und Heu angesetzt worden war.

Die Gestalt der Zellen war ziemlich veränderlich, häufig wurden auch Pseudopodien beobachtet. Im allgemeinen entsprach die Form aber der KLEBSSchen Beschreibung. Am Zellvorderende entsprangen zwei Geißeln. Beide sind ungefähr einhalbmal körperlang. Beim Schwimmen vollführt die eine lebhaftere Ruderschläge, die andere wird rückwärts nachgezogen.

Geißelfärbung und Dunkelfeldbeleuchtung zeigten übereinstimmend, daß beide Geißeln Peitschengeißeln sind. Sie bestehen aus einem dicken Stiel und einem ziemlich derben wenig abgesetzten Endfaden.

Der Flagellat eignet sich besonders für die Beobachtung im Dunkelfeld, weil schon die normale Geißelbewegung ziemlich langsam erfolgt und oft unterbrochen wird, so daß im vollkommen lebensfrischen Zustand schon aufschlußreiche Beobachtungen gemacht werden können. Es konnte auf diese Weise festgestellt werden, daß die Länge des Peitschenendes an der Schleppgeißel veränderlich ist. Wenn das Peitschenende während der Bewegung an Schlammteilchen oder an der Oberfläche des Objektträgers hängen blieb, so wurde das Anhängsel elastisch in die Länge gezogen.

Bodo angustus (DUJ.) BÜTSCHLI (Abb. 7 c).

Das Material stammte aus einer Faulkultur, gleich der eben beschriebenen. Die Zellen sind etwas kleiner als die von *Bodo mutabilis*. Die beiden Geißeln sind wesentlich in der Länge verschieden. (Schwimmgeißel über $\frac{1}{2}$, Schleppgeißel über $1\frac{1}{2}$ Körperlänge.)

Durch Geißelfärbung zeigte sich, daß auch die Struktur der Geißeln nicht ganz gleichwertig ist. Beide Geißeln sind Peitschengeißeln. Der Geißelstiel der Schwimmgeißel ist dicker als der der Schleppgeißel und trägt eine lange, sehr zarte und in den Präparaten vielfach geschlängelte Peitschenschnur. An der Schlepp-

geißel geht der Stiel mehr verlaufend in den Endfaden über. Dieser ist mehr oder weniger derb und geradegestreckt oder nur wenig gekrümmt. Bei diesem Flagellaten war am klarsten zu erkennen, daß es zwei Abarten von Peitschengeißeln gibt. Denn in denselben Präparaten, an denselben Individuen waren beide Arten nebeneinander zu beobachten.

5. Amphimonadaceae.

Einzige untersuchte Art:

Spongomonas intestinum (CLENK.) S. KENT (Abb. 8c).

Es ist dies eine Form, die reine, pflanzenreiche Gewässer bevorzugt und an seichten Stellen an der Schlammoberfläche nicht selten zu finden ist. Die farblosen, runden Zellen sind zu vielen in einer bräunlichen, schaumigen Hülle vereinigt, aus der die Geißeln wie dünne Borsten hervorragen.

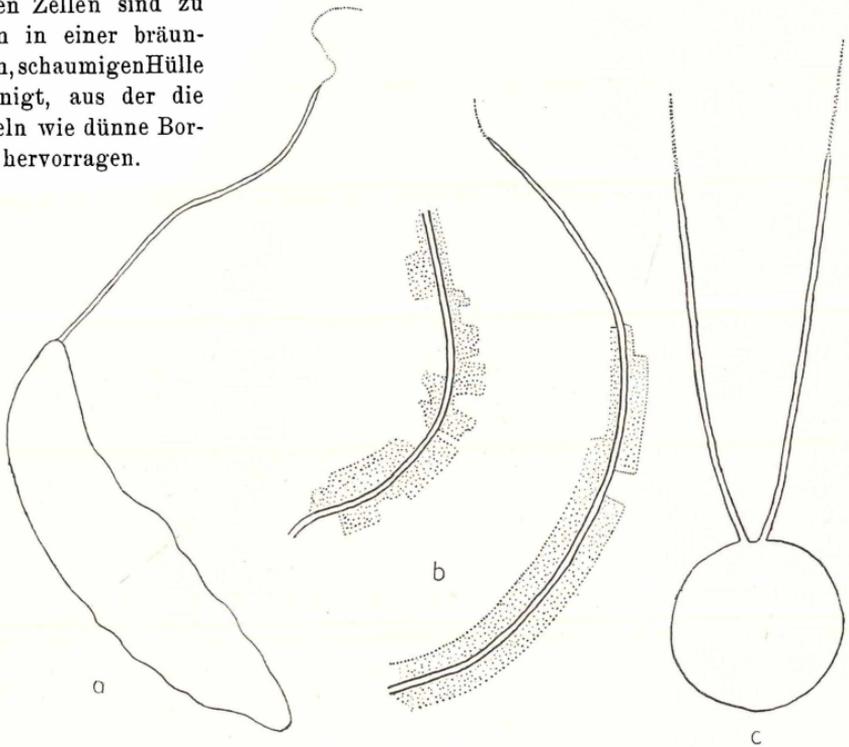


Abb. 8. Struktur der Geißeln von: a *Didymium squamulosum*, b *Codonosiga Botrytis*, c *Spongomonas intestinum*. a und b nach gefärbten Präparaten, c nach dem Leben.

Während der Untersuchung wurde durch die starke Beleuchtung und durch den Druck des Deckglases die Hülle gelockert und viele der farblosen Zellen wurden frei. An diesen war deutlich zu sehen, daß die zwei Geißeln nicht ganz gleichwertig sind.

Eine der Geißeln ist etwas kürzer (sowohl der Stiel als auch das Ende) doch ist der Unterschied nicht so groß, daß man sie als

Haupt- und Nebengeißel unterscheiden könnte. Die Länge der Peitschenenden besonders der längeren Geißel ist schwankend. Die Geißelstiele sind $1\frac{1}{2}$ bis 2 mal körperlang, die Peitschenenden maßen durchschnittlich $1\frac{1}{2}$ bis eine Körperlänge. Die Endstücke sind in der Dicke nur wenig von den Stielen unterschieden und beide gehen verlaufend ineinander über.

6. Distomatinae.

Es wurden untersucht: *Trepomonas (agilis, Steinii, rotans)*. *Hexamitus inflatus*, *Urophagus rostratus*.

Das Material war am leichtesten zu bekommen, wenn alte Algenproben mit vielen Fadenalgen längere Zeit sich selbst überlassen wurden. Wenn die Algen dann in Fäulnis übergehen, entwickelt sich eine Bakterienflora, die eine besonders günstige Nahrung für die freilebenden Distomatinen zu bilden scheint.

Trepomonas agilis DUJ. (Abb. 9b)

war in den Faulkulturen ziemlich vereinzelt zu sehen. Deshalb mußten die Flagellaten einzeln aus einem Kulturtröpfchen herausgefangen werden. Sie wurden dann auf Deckgläschen übertragen, mit Osmiumsäuredämpfen fixiert und im lufttrockenen Zustand gefärbt.

Am Protoplasten entspringen vier Paar Geißeln. Das eine Paar hat ungefähr Körperlänge und dient besonders der Fortbewegung, die drei anderen sind nur halb so lang und sind fast immer in den seitlichen Mundtaschen versteckt. Sie werden dazu verwendet, die Nahrung (Bakterien) in die Mundtaschen hineinzuschaukeln.

Wie die Färbung erwies, tragen die langen Schwimmgeißeln ein kurzes Peitschenende. Die in den Mundtaschen verborgenen kurzen Geißeln waren in den gefärbten Präparaten nur undeutlich zu sehen, über ihre Struktur kann nichts Sicheres gesagt werden.

Trepomonas rotans KLEBS (Abb. 9d)

war häufig und zahlreich in den Algenfaulkulturen zu finden. Er ist bedeutend kleiner wie *Tr. agilis*. Jede Körperhälfte trägt zwei Schwimmgeißeln (über körperlang) und zwei kürzere Geißeln ($\frac{1}{2}$ körperlang), die zur Nahrungsaufnahme dienen.

Schon durch Jodjodkalizusatz war die Geißelstruktur sichtbar zu machen. Beide Schwimmgeißelpaare tragen kurze Peitschenenden. Die kürzeren Geißeln waren wie im vorher beschriebenen Falle meist versteckt. An einem Individuum war aber das Ende einer solchen Geißel frei. Es war ganz ohne Anhängsel (siehe die Abbildung).

Das Ergebnis wurde auch durch Dunkelfeldbeleuchtung an lebenden Zellen bestätigt.

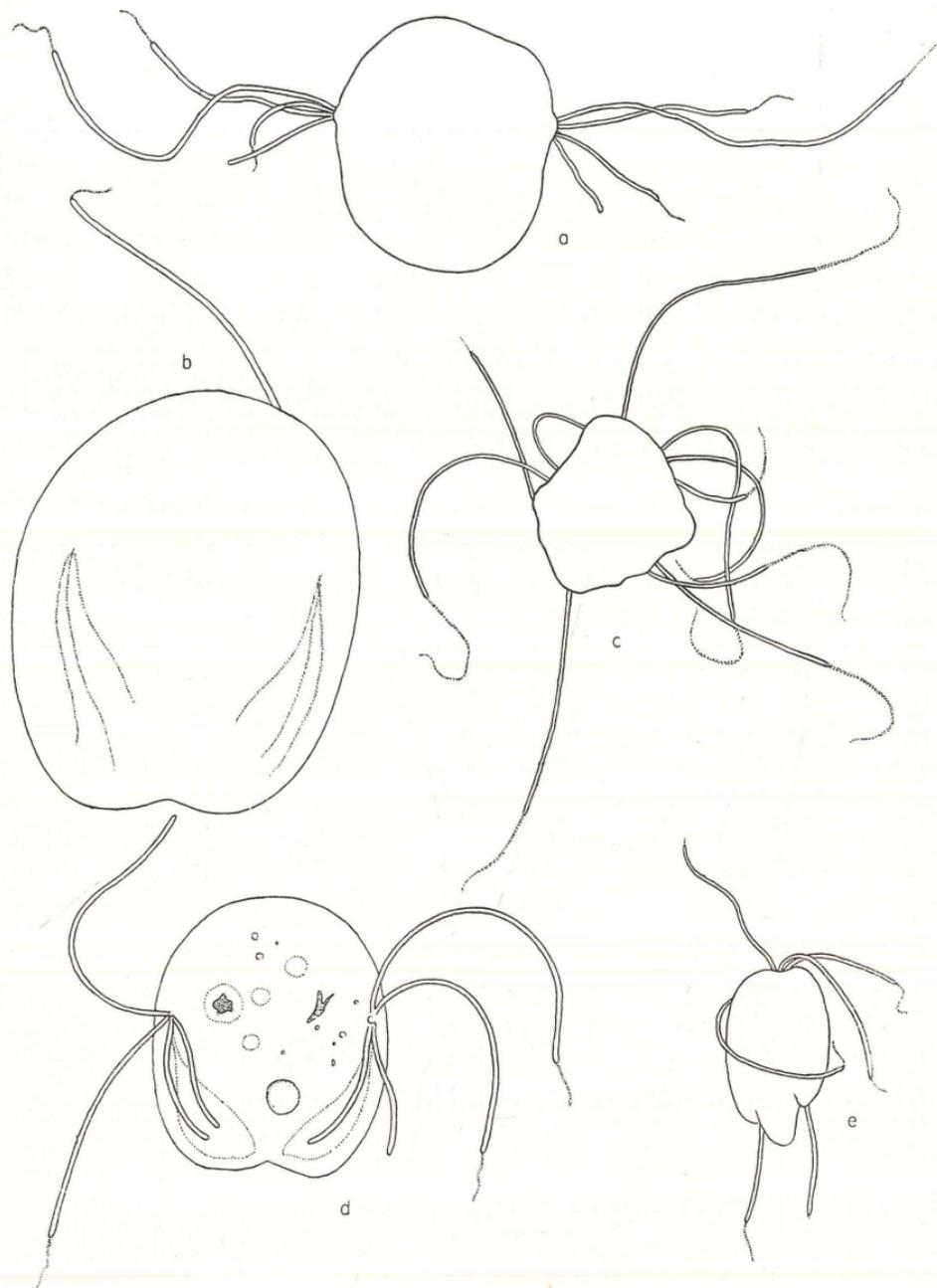


Abb. 9. Geißelstrukturen bei Distomatinen: a *Trepomonas Steinii*, b *Trepomonas agilis*, c *Hexamitus inflatus*, d *Trepomonas rotans*, e *Urophagus rostratus*. a, b, c und e nach gefärbten Präparaten, d nach Behandlung mit Jodjodkali.

Trepomonas Steinii KLEBS (Abb. 9 a)

konnte wie die vorher beschriebenen Arten in Faulkulturen gezogen werden. Die Zellen sind durch die schraubig gedrehte Form leicht von den anderen zwei Arten zu unterscheiden. Seitlich am Protoplasten entspringen vier Paare von Geißeln. Davon sind zwei Paar Schwimmgeißeln (ein Paar $1\frac{1}{2}$ Körperlänge, das andere von annähernd Körperlänge) und zwei Paar kurze Geißeln, die nur wenig beim Schwimmen mitbenutzt werden. (Das eine über $\frac{1}{2}$ körperläng, das letzte etwas kürzer.)

Nach der Färbung war an drei Geißelpaaren ein Peitschenende zu sehen. Die Länge der Endstücke stand in einem gewissen Verhältnis zur Länge der Geißeln. An der längsten Geißel saß das längste Endstück (etwa $\frac{1}{4}$ der Körperlänge). An den nächst kürzeren Geißeln waren die Endstücke immer etwas kürzer. Die Reihe wurde durch die kürzeste Geißel abgeschlossen, an der überhaupt kein Anhängsel zu sehen war.

Präparate, in denen die Geißeln durch Jodjodkali fixiert und gebräunt waren, bestätigten das Ergebnis der Färbungen.

Hexamitus inflatus DUJ. (Abb. 9 c, Taf. 23 Fig. 5)

fand sich wie auch der ähnlich gebaute *Urophagus rostratus* in einigen faulenden Algenproben.

Am Kopfe der breit ovalen Zellen entspringen drei Paar Schwimmgeißeln, am Hinterende hängen ein Paar Schleppegeißeln. Alle sind annähernd körperläng.

Durch Färbungen und durch Beobachtung der lebenden Geißeln im Dunkelfeld erwies sich, daß alle Geißeln ein ziemlich derbes, geradegestrecktes Peitschenende tragen. Es hat an allen vier Geißelpaaren dieselbe Länge (nämlich ungefähr $\frac{1}{4}$ des Geißelstieles).

Urophagus rostratus (STEIN) KLEBS (Abb. 9 e, Taf. 23 Fig. 6)

gleicht in der Organisation sehr dem eben beschriebenen *Hexamitus*, nur ist die ganze Gestalt stark in die Länge gezogen.

Auch das Ergebnis der Geißelfärbung entspricht dieser Ähnlichkeit. Die drei Paare Schwimmgeißeln und die beiden Schleppegeißeln sind mit kurzen, mehr oder weniger derben Peitschenenden ausgestattet.

E. Pilze.

Myxomyceten.

Didymium squamulosum (ALB. u. SCHWEIN) FR. (Abb. 8 a).

Auf feucht aufbewahrtem Heu, das schon zu faulen begann, entwickelten sich zufällig zahlreiche kleine Fruchtkörper dieses Myxomyceten. Durch Übertragen der frischen Sporen in eine Nährflüssigkeit oder auch in reines Wasser konnten leicht die amöbenartig beweglichen Pilzschwärmer erhalten werden. Die Sporen wurden auf dem Objektträger in einem kleinen Tropfen verteilt und dann 2—3 Tage in

eine feuchte Kammer gebracht. Waren die Schwärmer ausgeschlüpft, konnten sie gleich an Ort und Stelle fixiert und gefärbt werden.

Nach der Färbung zeigte die Geißel in mehreren Fällen den typischen Bau der Peitschengeißel. Meist war aber das Peitschenende nicht so scharf abgesetzt wie in den bisher beschriebenen Fällen. Der Übergang zum Basalteil war vielmehr allmählich, zum Teil ganz verlaufend.

III. Zusammenstellung der bisher in bezug auf die Geißelstruktur untersuchten Flagellaten und Algenschwärmer in systematischer Reihenfolge.

Abkürzungen:

F Flimmergeißel.	N Nigrosinfärbung nach DEFLANDRE
P Peitschengeißel.	J Jodjodkalifärbung.
„ Peitschenende reduziert.	L Lebendbeobachtung.
B Beizung und Färbung nach LÖFFLER.	

A. Chrysophyta.

1. Chrysophyceae (Abb. 11 b).

Chrysomonadales:	F	P		
<i>Chromulina</i> sp.	1		B	VLK
<i>Mallomonas acaroides</i>	1		B	VLK
<i>Mallomonas acrocomos</i>	1		B	VLK
<i>Synura wella</i>	1	1	B	PETERSEN
<i>Uroglena volvox</i>	1	1"	B	PETERSEN
<i>Dinobryon sertularia</i>	1	1"	B	PETERSEN
<i>Monas minima</i>	1	1"	B	VLK
<i>Monas sociabilis</i>	1	1"	B	VLK
<i>Monas amoebina</i>	1	1"	B	VLK
<i>Monas Guttula</i> ¹⁾				

Für die eingeißeligen Chrysophyceen ist also die Flimmergeißel charakteristisch.

Sind zwei Geißeln vorhanden, so ist die eine davon eine Flimmergeißel, die andere aber eine Peitschengeißel.

Bei Chrysophyceen mit ungleichen Geißeln ist immer die Peitschengeißel verkürzt, bei manchen Arten ist sie sogar so stark rückgebildet, daß das Peitschenende gar nicht mehr zur Ausbildung kommt. Dieser Fall ist vor allem bei allen Monadaceen verwirklicht.

¹⁾ Von FISCHER wurde unter dem Namen *Monas Guttula* ein farbloser Flagellat beschrieben, der nach seinen Färbungen zwei Flimmergeißeln trägt. Die Art ist aber sehr unsicher. Möglicherweise handelt es sich um ein Teilungsstadium, das zwei Hauptgeißeln ausgebildet hat.

2. Heteroconten (Abb. 11 c).

Heterococcales:	F	P		
<i>Botrydiopsis arhiza</i>	1	1	B	VLK
Heterotrichales:				
<i>Heterococcus</i> sp.	1	1	B	VLK
<i>Tribonema</i> sp.	1	1	B	VLK
Heterosiphonales:				
<i>Botrydium granulatum</i>	1	1"	B	VLK

Die Heterokonten besitzen in seltenen Fällen eine, in der Regel zwei Geißeln von verschiedener Länge. Untersucht wurden bisher nur die zweigeißeligen Formen. Die längere Geißel ist eine doppel-seitige Flimmergeißel, die kürzere eine Peitschengeißel mit gerade-gestrecktem Peitschenende. Es ist wahrscheinlich, daß die Ein-geißeligkeit dadurch zustande kommt, daß die Peitschengeißel voll-ständig rückgebildet wird.

B. Phaeophyta.

Durch Vermittlung von Herrn Prof. PASCHER wurden mir von Herrn Prof. SCHREIBER aus Helgoland Präparate von Phaeophyceen-schwärmern zur Verfügung gestellt. Die Schwärmer waren durch Eintrocknen des Meerwassers auf der Oberfläche des Objektträgers fixiert. Bei der Färbung nahmen die auskristallisierten Salze des Meerwassers einen störenden Einfluß, so daß nur undeutliche Fär-bungen zustande kamen. Auch scheinen beim Eintrocknen die sich bildenden Kristalle die Struktur des Protoplasten zu verändern.

Die bei Süßwasserformen bewährten Methoden scheinen also für Meerwasserbewohner wenig geeignet zu sein.

C. Chlorophyta.

Chlorophyceen (Abb. 11 a).

Volvocales:	F	P		
<i>Spermatozopsis exultans</i>		2	L, B	KORSCH.
<i>Haematococcus pluvialis</i>		4	B	PETERSEN
<i>Carteria</i> sp.		4	B	"
<i>Carteria</i> sp.		4	N	DEFLANDRE
<i>Chlamydomonas fusiformis</i>		2	B	PETERSEN
<i>Chlamydomonas</i> sp.		2	B	"
<i>Chlamydomonas</i> sp.		2	N	DEFLANDRE
<i>Chlamydomonas dorsoventralis</i>		2	B	VLK
<i>Chlorogonium euchlorum</i>		2	B	FISCHER
<i>Chlorogonium aculeatum</i>		2	N	DEFLANDRE
<i>Lobomonas regularis</i>		2	N	"

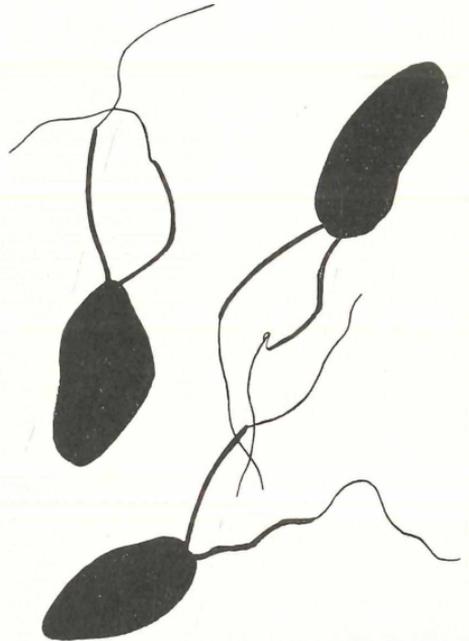
Volvocales:	F	P		
<i>Diplostauron angulosum</i>	2	B		PETERSEN
<i>Brachiomonas submarina</i>	2	N		DEFLANDRE
<i>Pteromonas angulosa</i>	2	B		PETERSEN
<i>Polytoma uvella</i>	2	B		FISCHER
		J		VLK
<i>Dunaliella salina</i>	2			HAMBURGER
<i>Chlamydothrys gracilis</i>	2	B		VLK
<i>Gonium pectorale</i>	2	N		DEFLANDRE
Protococcales:				
<i>Dictyococcus irregularis</i>	2	B		PETERSEN
<i>Dictyococcus minor</i>	2	ungleiche		PETROVÁ
		J		
<i>Chlorococcum</i> sp. ¹⁾	2	J		PASCHER
Ulothrichales:				
<i>Ulothrix zonata</i>	2—4	B		VLK
<i>Drapanaldia acuta</i>	2—4	B		VLK

Die zahlreichen Färbungen, die bisher an Chlorophyceen ausgeführt wurden, zeigen übereinstimmend, daß alle (zwei oder vier) Geißeln dem Typus der Peitschengeißel entsprechen.

Bemerkung: Die Untersuchung der Geißeln der Oedogoniaceenschwärmer ist noch nicht abgeschlossen.

Abb. 10.

Schwärmer von *Chlorococcum* sp., nach Fixierung mit Jod. Präparat und Abbildung von Prof. PASCHER.



D. Euglenophyta (Abb. 11 d).

Euglenaceae:	F	P	
<i>Euglena oblonga</i>	1	N	DEFLANDRE
<i>Euglena geniculata</i>	1	N	„
<i>Euglena pisciformis</i>	1	N	„

¹⁾ Von Prof. PASCHER wurde mir eine Abbildung der Geißeln einer *Chlorococcum*-Art überlassen (Abb. 10).

Euglenaceae:	F	P	
<i>Euglena gracilis</i>	1	N	"
<i>Euglena viridis</i>	1	B	FISCHER
		B	MAINX
<i>Euglena viridis</i>	1	N	DEFLANDRE
	1	feuchte Färbung	VLK
<i>Phacus pleuronectes</i>	1	B	MAINX
<i>Phacus pyrum</i>	1	B	PETERSEN
	1	N	DEFLANDRE
		B	VLK
<i>Trachelomonas volvocina</i>	1	B	PETERSEN
		N	DEFLANDRE
		B	VLK
Astasiaceae:			
<i>Astasia Dangeardii</i>	1	N	DEFLANDRE
<i>Menoidium incurvum</i>	1	N	"
<i>Menoidium longum</i>	1	B	VLK
<i>Distigma proteus</i>	1 ¹⁾	N	DEFLANDRE
<i>Distigma pseudoproteus</i>	2	B	VLK
<i>Distigma minima</i>	1	N	DEFLANDRE
Peranemaceae:			
<i>Urceolus cyclostomus</i>	1	B	VLK

Nach diesen Untersuchungen ist den Eugleninen die einseitig-wendige Flimmergeißel eigen. Von zweigeißeligen Eugleninen liegen noch zu wenig Beobachtungen vor, doch scheint wenigstens bei einem Teil sowohl die Hauptgeißel als auch die Nebengeißel eine Flimmergeißel zu sein (*Distigma pseudoproteus*).

E. Pyrrhophyta.

Dinophyceae.

Glenodinium uliginosum, gefärbt nach der Nigrosinmethode von DEFLANDRE:

Längsgeißel mit Peitschenende.

Von der Quergeißel nimmt DEFLANDRE auf Grund seiner Färbungen an, daß sie eine einseitig-wendige Flimmergeißel ist.

Im Gegensatz dazu stehen Beobachtungen, von GÉZA ENTZ (1929), an Geißeln von *Gonyaulax polygramma* (nach Fixierung mit Sublimatalkohol). Darnach ist die Quergeißel eine Bandgeißel, bestehend aus einem schmalen Band aus unbeständigem Plasma, das beim Absterben schnell gerinnt und in eine Reihe von Flöckchen zerfällt.

¹⁾ DEFLANDRE beschreibt bei *D. proteus* eine Flimmergeißel und eine anhangslose Geißel. Nach meinen Ergebnissen bei der nahe verwandten *D. pseudoproteus* dürfte es sich aber wohl um eine lange und eine kurze Flimmergeißel handeln.

Dieses Band ist einseitig durchzogen von einem feinen, elastischen Stab aus widerstandsfähigem Plasma.

Betrachtet man im Vergleich dazu die Abbildungen DEFLANDRES von Geißeln von *Glenodinium*, so scheinen die Gebilde, welche von DEFLANDRE als Flimmern gedeutet werden, nur die Flöckchen zu sein, die beim Gerinnen des Geißelbandes entstehen.

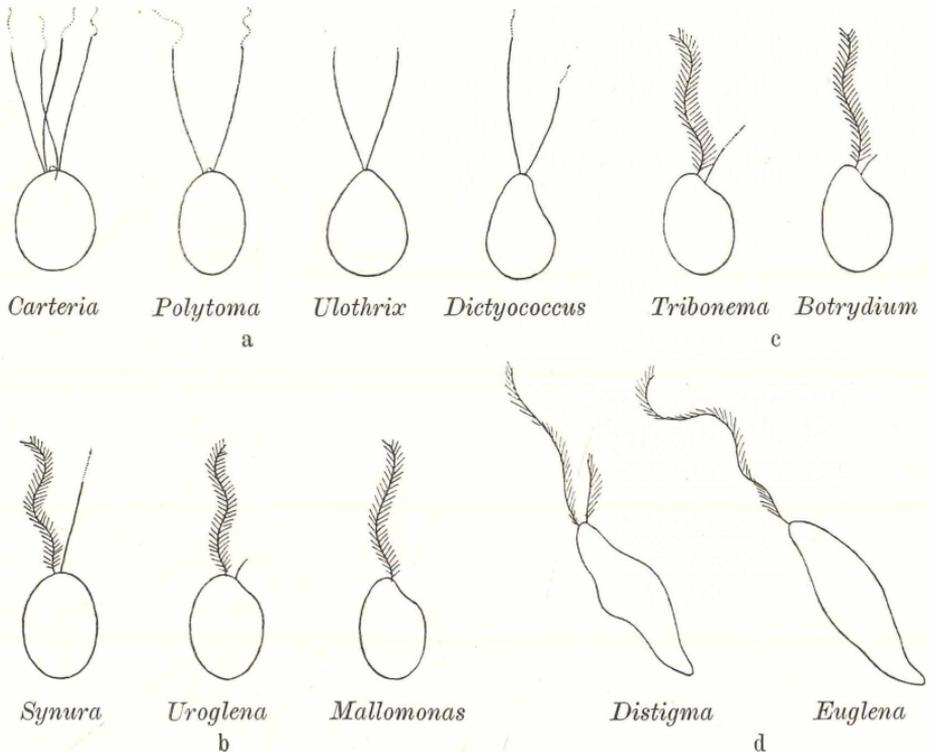


Abb. 11. Übersicht über die Strukturen der Geißeln bei verschiedenen Flagellaten und Algeschwärmern: a Chlorophyceen, b Chrysophyceen, c Heteroconten, d Eugleninen.

An *Peridinium* sp. konnte ich Beobachtungen machen, die ebenfalls dafür sprechen. Das Plasma der Quergeißel war in einem so labilen Zustand, daß es auch bei vorsichtigster Behandlung in eine Reihe von Bläschen verquoll, die ziemlich regelmäßig an der Geißel angeordnet waren.

Die Längsgeißel von *Peridinium* ist eine Bandgeißel mit kurzem Peitschenende.

Die Beobachtungen über die Peridineengeißeln sind demnach noch nicht abgeschlossen und die Angaben noch keineswegs als vollständig gesichert zu betrachten.

F. Farblose Flagellaten ohne nachweisbare Beziehungen zu gefärbten Reihen.

1. Pantostomatinae.

Rhizomastigaceae:	F	P		
<i>Mastigamoeba Bütschlii</i>		1	B	VLK
<i>Cercobodo crassicauda</i>		2	B	"
			L	"

2. Protomastiginae.

Oicomonadaceae:	F	P		
<i>Oicomonas socialis</i>		1	B	FISCHER
Craspedomonadaceae:				
<i>Codonosiga botrytis</i>		1	B	VLK
			L	"
	1	Peitschen- flimmerg.		PETERSEN
<i>Salpingoeca</i> sp.		"	B	"
Monadaceae (ohne direkte Beziehung zu den Chrysophyceen):				
<i>Dendromonas virgaria</i>		1, 1"	B	VLK
			L	"
Bodonaceae:	F	P		
<i>Bodo</i> sp.		2	B	FISCHER
<i>Bodo mutabilis</i>		2	L	VLK
			B	"
<i>Bodo angustus</i>		2	B	"
<i>Bodo minimus</i>		2	N	DEFLANDRE
Amphimonadaceae:				
<i>Spongomonas intestinum</i>		2	B	VLK
			L	"

3. Distomatinae.

Distomataceae:	F	P		
<i>Trepomonas Steinii</i>		6, 2"	B	VLK
<i>Trepomonas rotans</i>		4, 4"	B	"
			J	"
<i>Trepomonas agilis</i>		2, 6"	B	"
			L	"
<i>Urophagus rostratus</i>		8	B	"
<i>Hexamitus inflatus</i>		8	B	"
			L	"

IV. Zusammenfassung.

Bei den Flagellaten treten zwei Typen von Geißeln auf, die Peitschengeißel und die Flimmergeißel. Über den genetischen Zusammenhang dieser beiden Typen kann derzeit nichts ausgesagt werden.

Die Flimmergeißel ist kein Kunstprodukt. Der Flimmerbesatz ließ sich an der Geißel im lebenden Zustand mittels Dunkelfeldbeleuchtung direkt wahrnehmbar machen.

Ein Monadenprotoplast besitzt entweder nur Geißeln eines der beiden Typen. Dabei können die Geißeln in der Einzahl bis zu vielen vorhanden sein. Oder aber es sind an einem Monadenprotoplasten beide Geißeltypen ausgebildet. Dieser Fall wurde bis jetzt nur bei zweigeißeligen Formen beobachtet. Es ist dann eine Peitschengeißel mit einer Flimmergeißel vergesellschaftet.

Der Typus der „Peitschengeißel“ zeigt insofern Abwandlungen als das Längenverhältnis zwischen Geißelbasis und Peitschenende schwankt. Peitschengeißeln mit einem Peitschenende, das so lang ist wie die Geißelbasis (*Polytoma*, *Chlorococcum*, *Chlamydomonas fusiformis*), stehen durch alle Übergänge vermittelt Peitschengeißeln gegenüber, bei denen das Peitschenende infolge seiner Kürze kaum mehr nachweisbar ist (*Ulothrix*, *Drapanaldia*).

Was das Peitschenende selbst anbelangt, so gibt es bei den Peitschengeißeln Ausbildungen mit derbem Peitschenende (Distomatinen, Bodonaceen) und Formen mit sehr zartem Peitschenende (*Polytoma*). Im lebenden Zustand konnten bisher nur die derben Peitschenenden nachgewiesen werden.

Auch die Flimmergeißeln zeigen Abwandlungen. Schwankungen treten auf in der Länge der Flimmern und in der Größe des Abstandes der Flimmern. Auch in der Art des Flimmerbesatzes treten Unterschiede auf. Bei manchen Formen (Eugleninen) erscheint der Flimmerbesatz an der Geißel immer einseitig ausgebildet. Dabei sind die Flimmern in der Form eines schraubig gedrehten Bandes längs der Geißelachse angeordnet. Daher erscheint der Flimmerbesatz an der Geißel abwechselnd einmal auf der einen, einmal auf der anderen Flanke.

Bildmäßig im Gegensatz dazu stehen jene Flimmergeißeln, bei denen der Flimmerbesatz an beiden Seiten nachweisbar ist (*Mallomonas*, Abb. 1 a, b). Stehen die Flimmern hier nun wirklich in zwei Längsreihen oder sind sie in Wirklichkeit nach allen Seiten hin abstehend zu denken und legen sie sich beim Auftrocknen der Geißel nur nach links und rechts um, so daß das Bild einer zweizeiligen Anordnung entsteht?

Manches spricht für das letztere: Bei *Euglena* ist durch die schraubige Drehung der Geißel in den Präparaten immer leicht zu

erkennen, daß alle Flimmern nach einer Seite hin abstehen. Bei einer Anordnung in zwei Längsreihen müßte mindestens in einigen Fällen ein ähnliches Bild entstehen (Schema, Abb. 12). Etwas derartiges war aber nie zu beobachten.

Hinsichtlich der Länge der Geißeln kann gesagt werden, daß die Geißeln im allgemeinen nur dann gleich lang sind, wenn es sich um achsensymmetrische Monaden handelt (*Chlamydomonas*, *Carteria*). Bei dorsoventralen oder bilateral abgeplatteten Monaden kommt eine Ungleichheit der Geißeln zustande. Auf diesen Zusammenhang hat PASCHER schon wiederholt hingewiesen. Dorsoventralität und bilaterale Abplattung bedingt nach PASCHER geradezu verschiedene Geißellängen. So besitzen die dorsoventral gebauten Monaden und Schwärmer aus den verschiedensten Algenreihen ungleich lange Geißeln, während die mit ihnen nahe verwandten Monaden mit axialem Bau gleich lange Geißeln haben. Bei den Heterokonten, Chrysophyceen, Eugleninen und Cryptophyceen und wie PASCHER und PETROVÁ gezeigt haben, auch bei den Chlorophyceen kommt im Bau der Monaden und Schwärmer diese Gesetzmäßigkeit zum Ausdruck.

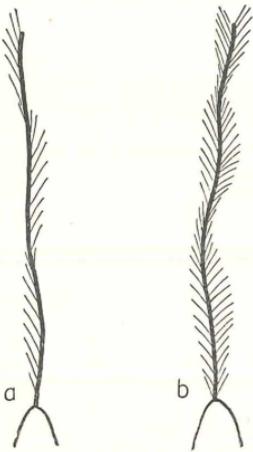


Abb. 12. Flimmergeißeln schematisch: a mit einer Längsreihe, b mit zwei Längsreihen. Erklärung im Text.

Als Beispiel mit zwei ungleichen Peitschengeißeln seien die Schwärmer von *Dictyococcus minor* genannt.

Von Monaden mit zwei ungleich langen Flimmergeißeln ist bis jetzt nur ein Fall bekannt, nämlich *Distigma pseudoproteus*.

Bei median inserierenden Geißeln kann die mehr bauchständige Geißel, wie gerade erklärt wurde, kürzer sein, sie kann aber auch länger werden, wenn sie als Schleppeißel funktioniert.

Das gleiche Prinzip ist in den Monaden verwirklicht, bei denen die Geißeln nicht in der Mediane, sondern peripher symmetrisch angeordnet sind wie bei den Distomatinen. Das auffallendste Beispiel ist *Trepomonas Steinii*. Hier stehen die Geißeln in zwei zueinander symmetrischen Büscheln zu beiden Seiten am Körper des Flagellanten. Je zwei Geißeln sind von gleicher Länge und von gleichem Bau. Die am meisten gegen die Spitze zu orientierten Geißeln sind die längsten. Die anderen drei Paare sind dann um so mehr verkürzt, je mehr sie gegen die Körpermitte zu entspringen. Die Verkürzung

greift dabei auch auf das Peitschenende über. Die vorderen Geißeln haben lange Peitschenenden, die folgenden dann stufenweise kürzere und die hintersten Geißeln tragen überhaupt kein Peitschenende mehr.

Einer eingehenderen Untersuchung vorbehalten bleibt das Verhalten der Geißeln der Phaeophyceen und besonders das Problem der Bandgeißel der Dinophyceen, die anscheinend einen besonderen Geißeltyp darstellt.

Die vorliegenden Untersuchungen ergaben in Übereinstimmung mit den Arbeiten BOJE-PETERSENS, DEFLANDRES und anderer Autoren (PASCHER, PETROVÁ) die Verwendbarkeit der Geißelstruktur für systematische Überlegungen. Es konnte wieder festgestellt werden, daß bei den Chlorophyceen nur Peitschengeißeln, bei den Heterokonten und Chrysophyceen Flimmer- und Peitschengeißeln kombiniert und bei den Eugleninen nur Flimmergeißeln mit einseitiger Anordnung der Flimmern vorkommen.

Mit den hier gemachten Angaben über die Begeißelung der einzelnen Algengruppen scheinen zwei Formen nicht übereinzustimmen:

1. Die flache braune Monade (siehe Anhang der Chrysophyceen), deren Geißelpaar aus zwei Peitschengeißeln besteht und nicht aus einer Flimmergeißel und einer Peitschengeißel. Die Verwandtschaft dieses braunen Flagellaten mit den Chrysophyceen ist aber durchaus nicht gesichert. Abgesehen von der Geißelstruktur weicht auch der Farbton der Chromatophoren von dem der Chrysophyceen ab. Es handelt sich hier wohl um reduzierte Formen aus einer anderen braunen Algenreihe. Auf Grund der Geißelstruktur allein kann aber in diesem Fall nichts Sicheres entschieden werden.

2. Ferner zeigt *Dendromonas virgaria* keine Flimmergeißel, obwohl *Dendromonas* nach der Meinung verschiedener Autoren zu den Chrysoomonaden (Monadaceen) gehört. Der Geißelbau spricht aber dafür, daß die von mir untersuchte *Dendromonas* nicht zu den Chrysophyceen, sondern vielleicht mehr zu den Volvocalen Beziehungen hat. Ob dies für die ganze Gattung *Dendromonas* zutrifft oder ob es sich bei *Dendromonas* im heutigen Umfange um eine Gattung handelt, in der konvergente Flagellaten verschiedener Herkunft miteinander vereint sind, ist noch unsicher.

Literaturverzeichnis.

- DEFLANDRE, G. (1923): Emploi de la Nigrosin dans l'étude des algues inférieures. Bull. Soc. bot. France **70**, 738.
 — (1934): Sur la structure des flagelles. Ann. Protist. **4**, 31.
 ENTZ, GÉZA (1928): Über den Bau und über die Bewegung der Geißeln der Peredineen. Ann. Protist. **1**.

- FISCHER, A. (1894): Über die Geißeln einiger Flagellaten. Jb. Bot. **26**, 187.
- GÜNTHER (1928): Über den Bau und die Lebensweise der Eugleninen. Arch. Protistenkunde **60**, 511.
- KORSCHIKOFF (1923): Über den Bau und die Aggregation der Geißeln bei den Volvocalen und den Flagellata. Arch. Soc. Russe de Protistol.
- LÖFFLER (1889, 1890): Eine neue Methode zum Färben der Mikroorganismen. Zbl. Bakter. **6** u. **7**.
- MAINX (1928): Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Eugleninen. Arch. Protistenkunde **60**, 305.
- PASCHER, A. (1914): Über Flagellaten und Algen. Ber. dtsch. bot. Ges. **32**.
- (1921): Über die Übereinstimmung zwischen den Diatomeen, Heteroconten und Chrysoomonaden. Ibid. **39**.
- (1931): Systematische Übersicht über die mit Flagellaten in Zusammenhang stehenden Algenreihen und ein Versuch einer Einreihung dieser Algenstämme in die Stämme des Pflanzenreiches. Beih. z. bot. Zbl. **48** (II), 317.
- (1936): Heteroconten. In: Rabenhorst, Kryptogamenflora **11** (Lief. 1), 9 u. 10.
- PETERSEN, BOJE (1918): Om Synura uvella STEIN og nogle andre Chrysoomonadiner. Saertryk of Vidensk. Medd. fra Dansk naturhist. Foren **69**.
- (1929): Beiträge zur Kenntnis der Flagellatengeißeln. Saertryk of Bot. Tidskrift **40**.
- (1931): Einige neue Erdalgen. Arch. Protistenkunde **64**.
- PETROVÁ, J. (1931): Die vermeintliche Heteroconte Botrydiopsis minor, eine Chlorophyce. Beih. z. bot. Zbl. **48**.
- PLENGE, H. (1898): Über die Verbindung zwischen Geißel und Kern bei den Schwärmern der Mycetozoen und bei Flagellaten. Verh. nat. Ver. Heidelberg N. F. **6**.
- PRINGSHEIM, E. G. (1935): Zur Kenntnis saprotropher Algen und Flagellaten. I. Arch. Protistenkunde **87**.
- SCHUBERG, A. (1905): Über Cilien und Trichocysten einiger Infusorien. Arch. Protistenkunde **6**.
- VLK, W. (1931): Über die Struktur der Heterocontengeißeln. Beih. z. bot. Zbl. **48**, 214.

Tafelerklärung.

Tafel 23.

Fig. 1. *Mallomonas acaroides*.

Fig. 2. *Chromulina* sp.

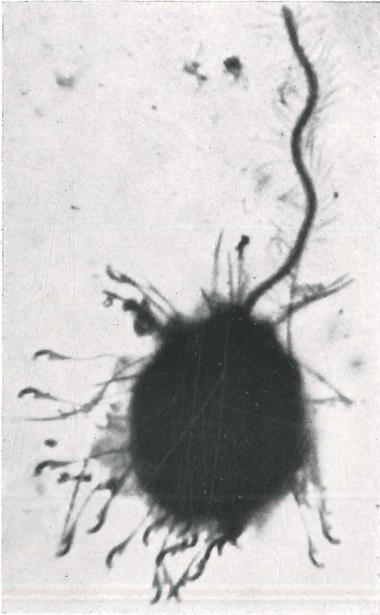
Fig. 3. *Mallomonas akrokomos*.

Fig. 4. *Codonosiga Botrytis*.

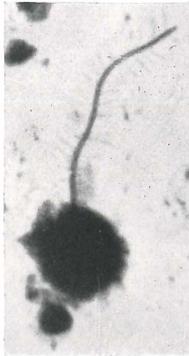
Fig. 5. *Hexamitus inflatus*.

Fig. 6. *Urophagus rostratus*.

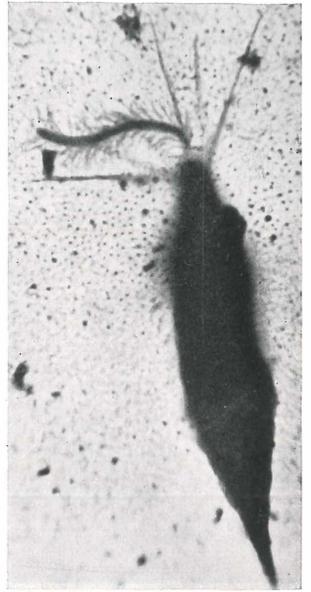
(Nach gefärbten Präparaten.)



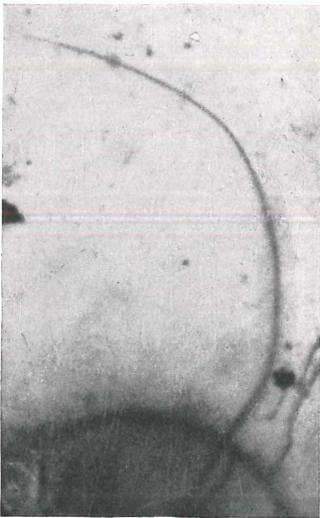
1



2



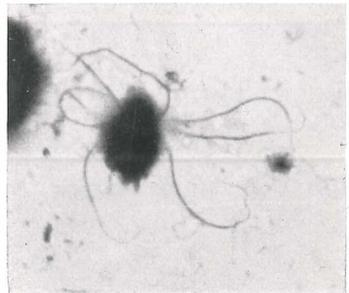
3



4



5



6

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): Vlk Wladimir

Artikel/Article: [Über den Bau der Geißel. 448-488](#)