

Die Entwicklungsgeschichte der Gattung *Volvox*.

Von

Prof. Dr. Ferdinand Cohn¹⁾.

Mit Tafel II.

Volvox unterscheidet sich von allen Gattungen, die zur nämlichen Familie der Volvocineen gestellt werden (*Gonium*, *Stephanophaera*, *Pandorina*, *Eudorina*) dadurch, dass nicht sämtliche, zu einem kugelförmigen Coenobium verbundene Zellen in Bezug auf die Fortpflanzung sich gleich verhalten, sondern dass die bei weitem grösste Zahl der Zellen steril, d. h. in ausgewachsenem Zustande zur Fortpflanzung unfähig sind, und dass nur eine kleine Zahl, welche an bestimmten Stellen des Coenobium sich entwickeln, allein die Fortpflanzung vermitteln. Hierdurch tritt bei *Volvox* ein Unterschied zwischen sterilen oder vegetativen Zellen, und reproductiven oder Fortpflanzungs-Zellen hervor, der uns in den Coenobien einzelliger Algen nicht wieder begegnet, sondern gewöhnlich als ein Charakter vollkommener differenzirter Organismen angesehen wird. Die Fortpflanzungszellen selbst aber sind von dreierlei Art, geschlechtslose, männliche und weibliche; dieselben finden sich niemals gleichzeitig in der nämlichen Familie zusammen, sondern entweder in drei getrennten Coenobien, oder männliche und weibliche vereinigt, aber von den geschlechtslosen getrennt.

Die Organisation der sterilen oder vegetativen Zellen ist einfach, dem Bau der Schwärmzellen von *Chamydococcus*, *Gloeocystis*,

¹⁾ Obiger Aufsatz ist ein mit einigen Abänderungen versehener Auszug aus einer von der philosophischen Fakultät der Königlichen Universität zu Breslau dem Geheimen Medizinalrath Professor Dr. Goeppert zu seinem 50jährigen Doctorjubiläum am 11. Januar 1875 gewidmeten Festschrift, welche nicht in den Buchhandel gekommen ist.

(*Pleurococcus* Cienk.) analog. Ein kleiner Plasmakörper (Primordialzelle) ist vom Chlorophyll mehr oder minder grün gefärbt und von einer dicken Gallerthülle membranartig eingeschlossen (Fig. 7 a). Der Plasmakörper, welcher 2—3 μ im Durchmesser erreicht, schliesst meist nur ein winziges Stärkekörnchen ein; in der Regel, doch nicht immer, ist an einer Stelle desselben ein nach aussen vorspringendes rothes Körnchen sichtbar, dem rothen Pigmentfleck (Augenfleck) der Schwärmsporen und Flagellaten entsprechend. Endlich finden wir im Innern des Plasmakörpers zwei Vacuolen, die periodisch verschwinden und an derselben Stelle sich wieder erzeugen; sie sind bereits von Ehrenberg angedeutet, von Busk genauer studirt worden, und entsprechen den pulsirenden Räumen, die auch bei einigen andern Volvocineen (*Chlamydomonas*, *Chlamydococcus*, *Gonium*, *Eudorina*, nicht aber bei *Stephanosphaera*, *Pandorina*) beobachtet, von Fresenius zuerst bei zweifellosen Algen (*Apiocystis*) entdeckt¹⁾ und von Cienkowski²⁾ als ein charakteristisches Merkmal der echten Palmellaceen: *Gloeocystis* (*Pleurococcus*), *Tetraspora*, *Hydrurus*, *Palmella*, nachgewiesen worden sind. Mitunter schliesst der Plasmakörper auch eine centrale nicht pulsirende Vacuole (Saftraum) ein, um die das grüne Plasma peripherisch herumgelagert ist.

Die Gestalt der Plasmakörper zeigt grosse Verschiedenheit, die auf eine fast amoeboide Contractilität ihrer Substanz hinweist. In jüngeren Coenobien bei dicht gedrängter Lage verlängert, schmal spindelförmig, (Fig. 7 c), sind dieselben in ausgewachsenen Zellen kugelig (Fig. 7 a), oder in der Mediane zusammengedrückt, linsenförmig, mit einem nach aussen gerichteten, mehr oder minder verlängerten, schnabelförmigen, wasserhellen Fortsatz, an dessen Spitze die beiden langen Flimmergeisseln (*Flagella*) entspringen; der optische Längsschnitt erscheint daher fast dreieckig (Fig. 7 b), wie schon Leeuwenhoek, der im Jahre 1698 die ersten Beobachtungen über *Volvox* machte, bemerkt hatte.

Die Gallerthülle, welche den Plasmakörper rings umschliesst, ist im Wasser zwar nicht löslich, aber stark quellbar, an ihrer äusseren Oberfläche gegen das Wasser scharf abgegrenzt und membranartig, nach innen weich, fast flüssig.

Die Seitenwände der Gallerthülle sind von einer Anzahl (5—6)

¹⁾ Abhandlungen der Senkenberg'schen Gesellschaft Bd. II. p. 237.

²⁾ Ueber einige chlorophyllhaltige Gloeocapsen Botan. Ztg. 1865 p. 20. Ueber einige Palmellaceen und Flagellaten, M. Schultze, Archiv für mikroskopische Anatomie Bd. VII. p. 421.

Tüpfelkanälen durchbohrt, welche nahezu in einer Ebene liegen; zarte fadenartige Fortsätze des grünen Plasmakörpers füllen die Tüpfelkanäle aus; daher dieser, von oben gesehen, sternförmig in grüne oder farblose Strahlen auszugehen scheint. Da die Tüpfelkanäle in benachbarten Zellen correspondiren, so entsteht der Anschein eines Netzes feiner Fäden, welche die Plasmakörper unter einander verbinden, doch scheinen die Tüpfel in jeder Zelle geschlossen; dass keine directe Communication derselben stattfindet, erkennt man, wenn in späterem Zustande die feinen Fäden eingezogen, und die grünen Plasmakörper abgerundet und völlig von einander isolirt sind.

Ausserdem ist in jeder Zelle die nach aussen gerichtete Wand der Gallerthülle von zwei durchgehenden Tüpfelkanälen durchbohrt, um den beiden an der Spitze des Schnäbelchens entspringenden Flimmergeisseln, die ebenfalls fädige Fortsätze des Plasmakörpers sind, den Durchtritt nach aussen zu gestatten. (Fig. 1,7.)

Die sterilen Zellen von *Volvox* sind zu einer einfachen Schicht aneinandergereiht und begrenzen dadurch die Peripherie einer mit wässriger Flüssigkeit gefüllten, 0,5 mm. im Durchmesser erreichenden Kugel, nach Art einer „Scheinmembran“, wie das bei vielen Chroococcaceen (*Clathrocystis*, *Coelosphaerium*, *Coccochloris*) ebenfalls stattfindet. Die durch die Volvoxzellen gebildete Kugelfläche würde ausgebreitet der membranartigen Zellfläche von *Tetraspora* entsprechen; sie ist nach aussen scharf nach Art einer zusammenhängenden Cuticula, nach innen minder scharf begrenzt; in lebendigen Coenobien straff ausgespannt wird sie durch den Druck deutlich gefaltet, bei stärkerem Druck leicht zerrissen. Die Scheidewände zwischen den einzelnen Zellen sind, wie in allen Gallertmembranen, meist nur schwierig, oder mit Hilfe von Reagentien (Jod) zu unterscheiden, manchmal sind dieselben als ein deutliches Netz mit sechseckigen Maschen erkennbar. Die Dicke der je zwei benachbarte Plasmazellen trennenden Zwischensubstanz ist sehr verschieden je nach dem Alter der Familie; bei jungen Volvoxkugeln unmessbar, erreicht sie später den einfachen oder selbst mehr als den doppelten Durchmesser der grünen Körperchen (3—8 μ).

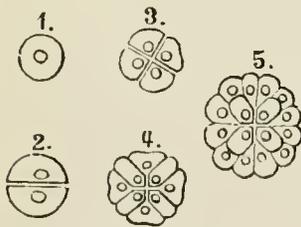
Auf den ersten Blick erscheint die Anwesenheit von beweglichen Geisseln in den rein vegetativen Volvoxzellen eine Anomalie, da wir gewöhnt sind, die beweglichen Schwärmzellen bei den Algen nur als einen vorübergehenden Zustand der Fortpflanzung, als Schwärmsporen oder Zoosporen anzutreffen.

Man darf jedoch nicht vergessen, dass bei vielen echten Palmellaceen die in der Gallert eingebetteten Primordialzellen bereits

im unbewegten Zustande mit Geisseln versehen sind, wie Thuret zuerst bei *Tetraspora* beobachtete und abbildete¹⁾, A. Braun bei *Gloeococcus* hervorhob, und Cienkowski auch bei *Apiocystis* erkannte. Allerdings sind die Geisseln der ruhenden Palmellaceen selbstverständlich unbewegt; gleichwohl macht diese Thatsache evident, dass zwischen Schwärmzellen, und ruhenden oder vegetativen Zellen bei den Palmellaceen, wie bei den Volvocineen kein wesentlicher Unterschied besteht, da beide Zustände mit Geisseln versehen sein können.

Die geschlechtslose Fortpflanzung von *Volvox* beruht, wie seit Ehrenberg²⁾ bekannt, auf der vielfach wiederholten Theilung einer gewissen Zahl von Fortpflanzungszellen, welche sich gleichzeitig ausserordentlich vergrössern, und jede eine kugelförmige Zellfamilie oder Tochterkugel aus sich hervorgehen lassen. Dieser Entwicklung der geschlechtslosen Fortpflanzungszellen liegt, wie bei allen Volvocineen und Palmellaceen eine sehr oft wiederholte Zweitheilung zu Grunde.

Schon in den jungen Zellfamilien, welche noch in den Mutterkugeln eingeschlossen sind, unterscheiden sich die geschlechtslosen Fortpflanzungszellen (Parthenogonidia) von den sterilen, denen sie gleich gebaut sind, durch ihre bedeutendere, meist doppelte bis dreifache Grösse (6—9 μ). Bald nach der Geburt der jungen *Volvox*kugeln beginnt in den geschlechtslosen Fortpflanzungszellen der Theilungsprocess. Da sich in der Regel in einer *Volvox*kugel sämtliche Parthenogonidien auf der nämlichen Stufe der Theilung befinden, so lässt sich der Verlauf derselben nur durch Vergleich zahlreicher Exemplare ermitteln, was wegen der Lage der Tochterfamilien im Innern der Mutterkugeln besondere



Schwierigkeiten hat. Die directe Beobachtung zeigt, dass die Fortpflanzungszellen (Fig. 1 des beistehenden Holzschnitts, Vergrösserung 400) zuerst durch eine mediane Scheidewand halbirt (Fig. 2), dann durch eine auf dieser senkrechte Wand in 4 Quadranten getheilt

werden (Fig. 3); hierauf folgt ein Zustand, wo 4 im Centrum zusammenschliessende längliche Segmente ein Kreuz bilden, in dessen

¹⁾ Thuret, *Recherches sur les zoospores des Algues*. Paris 1851 pl. 21 Fig. 7 p. 40. Thuret selbst betrachtet *Tetraspora* und die Volvocineen als Infusionsthierchen.

²⁾ Abhandlungen der Berliner Akademie 1831, Infusionsthierchen 1838 p. 60 seq.

auspringende Ecken 4 nahezu dreieckige Segmente eingeschoben sind (Fig. 4). Sodann findet man die 4 Kreuzarme durch tangentielle, die 4 Zwischenstücke durch radiale Wände halbirt, und in Folge dessen 4 centrale um den Mittelpunkt geordnete Segmente von 12 peripherischen umgeben (Fig. 5)¹⁾. Der weitere Verlauf der Theilung ist undeutlich; die junge Familie hat die Form einer Brombeere, deren Kügelchen um so kleiner werden, je zahlreicher sie sind, und erinnert an die Coenobien von *Pandorina Morum*.

Jedes Segment umschliesst ein grösseres centrales stärkehaltiges Chlorophyllbläschen, welches die Stelle eines Zellkerns einnimmt und sich bei jeder Theilung ebenfalls theilt. Beim Beginn der Theilung vermehrt sich die Masse des grünen Protoplasma sehr rasch, daher die Segmente anfänglich bei weitem grösser sind, als die späteren Dauerzellen; im weiteren Verlauf aber nimmt die Masse des grünen Plasma nicht im Verhältniss zur wachsenden Zahl der Segmente zu; diese werden daher um so kleiner, je grösser die Zahl der Theilungen, und nehmen allmählich eine schmal cylindrische, spindel- oder stäbchenförmige Gestalt an (Fig. 7 c). Indem aber mit der Zahl der Segmente gleichzeitig das Volumen der von ihnen

¹⁾ In der Darstellung, welche ich von den Theilungsgesetzen bei *Volvox* in der Festschrift gegeben, glaubte ich die Anordnung der Zellen in einer Kugelfläche nur durch die Annahme erklären zu können, dass unmittelbar nach der dritten Theilung in 4 Quadranten (Fig. 3) diese in 8 Kugeloctanten durch eine auf den beiden früheren senkrechte grösste Kreisebene getheilt würden, die allerdings, weil dem Gesichtsfeld parallel, nicht direkt gesehen werden könne. Dieser Annahme entgegen hat Alexander Braun in einer Besprechung meiner Arbeit (Sitzung der Gesellschaft naturforschender Freunde in Berlin vom 19. Januar 1875) die Vermuthung ausgesprochen, dass die Theilung bei *Volvox* in der nämlichen Weise verlaufe, wie er sie bei den ebenfalls kugelförmigen Familien von *Eudorina elegans* festgestellt hat. Die vier Quadranten nämlich, welche aus der zweiten Theilung hervorgegangen, werden hier durch Scheidewände getheilt, welche abwechselnd nach rechts und links geneigt sind; und durch diese, von Alexander Braun als radförmige bezeichnete Theilung entsteht das Bild eines vierflügeligen Rades, wie durch weitere Kreuzung der vierten Theilung mit der dritten die Anordnung der 12 peripherischen um die 4 centralen Zellen (Fig. 4 und 5). Nach dieser Ansicht würden auch bei *Volvox* die Segmente in den vier ersten Generationen scheibenförmig in einer Ebene gelagert sein, und die spätere Anordnung in der Kugelfläche erst nachträglich bei dem durch Druck der sich entwickelnden Gallerthülle bedingten Auseinanderweichen der Segmente entstehen. Es fehlt mir augenblicklich an frischem Material, um die Theilung von *Volvox* von Neuem zu studiren; doch lässt sich nicht verkennen, dass die obigen Beobachtungen die Braun'sche Auffassung zu unterstützen scheinen.

begrenzten Kugel wächst, so bildet sich im Innern dieser ein fort-dauernd sich vergrößernder Hohlraum, welcher anscheinend mit Wasser sich füllt, während die spindelförmigen Segmente, eng an einander gedrängt, die Peripherie der Kugel bedecken. Anfänglich besteht durchaus kein organischer Zusammenhang zwischen den einzelnen Segmenten, und man kann noch in fast fertig ausgebildeten Familien durch geschickten Druck die einzelnen Körperchen von einander isoliren; erst kurz vor der Geburt und nach völlig beendeter Theilung beginnt die Ausscheidung von Gallert zwischen den Segmenten; indem diese membranartig erstarrt, treten die anfänglich lose an einander gelagerten Körperchen in eine organische Verbindung und bilden ein membranartiges Scheingewebe, ähnlich wie das bei *Pediastrum*, *Hydrodictyon* u. s. w. bekannt ist. Weit früher, als die Zwischenmembranen kann man eine die junge Familie nach Art einer Cuticula einhüllende gemeinschaftliche Gallertschicht wahrnehmen; gleichzeitig vergrößert sich auch unter beständiger Quellung die Gallertmembran der Mutterzelle und umhüllt, anfangs dicht anliegend, später weiter abstehend, die junge Zellenfamilie, die aus ihrem Plasma hervorgegangen ist; schliesslich stellt sie eine grosse, von der Peripherie in die Centralhöhle der Mutterkugel frei hineinhängende wasserhelle Blase dar, in deren Innern die junge Volvoxfamilie zu rotiren beginnt, sobald die Geisseln der einzelnen Segmente zur Entwicklung und Bewegung gekommen sind; endlich gelangen, unter Durchreissung der sich verflüssigenden Mutterblase, die Tochterfamilien in die Centralhöhle der Mutterkugel, und nach Sprengung der letzteren in's Wasser hinaus.

Die Normalzahl der geschlechtslosen Fortpflanzungszellen, welche sich in einer Volvoxkugel zu Tochterfamilien ausbilden, ist 8; sie entspricht daher der Zahl der Segmente, in welche bei der dritten Theilung die geschlechtslose Fortpflanzungszelle zerfällt, deren primäre Grenzlinien auch in den späteren Theilungen sich noch lange verfolgen lassen. Der regelmässige Abstand der Tochterfamilien, den schon *Leeuwenhoek* und *Ehrenberg* hervorheben, spricht dafür, dass jedes der 8 primären Segmente in all seinen späteren Theilungen immer nur eine einzige Parthenogonidie, alle übrigen als sterile Zellen hervorbringt; doch vermochte ich nicht zu ermitteln, welche von den secundären Generationen zur Fortpflanzungszelle wird, obwohl anscheinend eine ganz bestimmte, schon früh ausgezeichnete Zelle zur Parthenogonidie prädestinirt wird.

Allerdings schreitet die Theilung nicht immer so regelmässig in Potenzen von 2 fort, wie das in obiger Darstellung vorausgesetzt

wird; schon frühere Beobachter heben hervor, dass mitunter von zwei Schwesterzellen die eine zur Dauerzelle wird, während die andere noch wiederholte Theilungen erleidet; auch tritt in verschiedenen Volvoxfamilien der Uebergang zur Dauergeneration bald nach einer grösseren, bald schon nach einer kleineren Zahl von Theilungen ein; daher ist auch die Zahl der zu einem Coenobium vereinigten Schwesterzellen verschieden, die allerdings nur annähernd aus der Zahl der im optischen Durchschnitt wahrnehmbaren Zellen sich berechnen lässt; Leeuwenhoek schätzte ihre Zahl auf 2000, Ehrenberg auf 9800; ich selbst glaube bis zu 12,000 annehmen zu müssen; ich gelangte zu dieser Summe, indem ich die auf einem abgemessenen Raum der Kugelfläche ($100 \mu^2$) vorhandenen Zellen abzählte, und die Summe mit der durch Rechnung aus dem Radius bestimmten Kugelfläche multiplicirte ¹⁾.

Ueberraschend ist die Massenzunahme des grünen Protoplasmas in den ungeschlechtlichen Fortpflanzungszellen während ihrer Entwicklung zu Tochterfamilien. Haben dieselben schon vor Beginn der Theilung den dreifachen Durchmesser der sterilen Zellen ($9-10 \mu$) besessen, so vergrössert sich der Durchmesser der 2theiligen Familie auf 15μ , der 4theiligen auf 17μ , der 8theiligen auf 20μ , der 16theiligen auf $22-24 \mu$, in späteren Generationen auf 48 und 90μ , und wenn die junge Tochterkugel nach Abschluss der Theilungen in Begriff steht die Mutterfamilie zu verlassen, erreicht ihr Durchmesser $100-150 \mu$. Solche Zunahme ist um so merkwürdiger, als aus den Leeuwenhoek'schen Beobachtungen, bis jetzt den einzigen ihrer Art, hervorgeht, dass wenige Tage zur Ausbildung der Tochterfamilien hinreichen. Allerdings besitzen die Parthenogonidien Chlorophyll und sind demnach im Stande, selbst zu assimiliren und den Stoff für ihre Brut durch eigene Thätigkeit zu erzeugen; dennoch erscheint eine so ausserordentliche Production dieser 8 Zellen um so auffallender, als die ungeheure Mehrzahl der übrigen grünen Zellen während ihres ganzen Lebens an Masse nicht merklich zunimmt, und auch mit Ausnahme eines winzigen Stärkekörnchens, kein durch ihre chemische Thätigkeit erzeugter Stoff zur Wahrnehmung kommt. Es liegt daher der Gedanke nahe, ob nicht die von der Gesamtzahl der vegetativen Zellen während ihres Lebens producirten Bil-

¹⁾ In einer jungen Volvoxkugel zählte ich auf $100 \mu^2$ 144 dicht gedrängte Zellen; der Radius der Kugel war 25μ , die ganze Kugelfläche also enthält 11,282, rund 12,000 Zellen; denkt man sich einen gleichmässigen Verlauf der Zweitheilung, so würden aus einer geschlechtslosen Fortpflanzungszelle nach 13 Theilungen 8192, nach 14 dagegen 16,384 Zellen hervorgehen.

dungsstoffe (Kohlenhydrate, Protoplasma, Chlorophyll) durch Stoffwanderung den 8 Fortpflanzungszellen zu Gute kommen, so dass die jungen Familien nicht ausschliesslich durch ihre Mutterzellen, sondern durch die vereinigte Arbeit der gesamten Zellenfamilie ernährt werden.

Auf eine solche Arbeitstheilung scheinen die Tüpfel hinzudeuten, welche die Gallertmembranen zwischen den einzelnen Zellen durchbohren, gewissermassen eine Verbindung der sämtlichen Plasmakörper vermitteln, und eine Wanderung der in ihnen erzeugten Bildungsstoffe nach den Geburtsstätten der jungen Familien zu erleichtern scheinen. (Fig. 7 b.)

Auch bei der Gattung *Gonium* stehen die tafelförmig angeordneten 16 Zellen durch Tüpfel, welche die gemeinschaftliche Gallerthülle durchbrechen, in netzartiger Verbindung, wenn gleich ebenso wie bei *Volvox* die Tüpfel in jeder Zelle verschlossen sind.

Was nun endlich die geschlechtliche Fortpflanzung von *Volvox* betrifft¹⁾, so beruht diese darauf, dass in einem Coenobium unter den vielen Tausenden steriler Zellen eine kleine Zahl theils zu weiblichen, theils zu männlichen Fortpflanzungszellen (Gynogonidia und Androgonidia) sich entwickelt. Während die geschlechtslose Fortpflanzung durch Parthenogonidien im ganzen Jahre stattfindet, scheint die geschlechtliche in der Regel erst im Herbst aufzutreten. Da demnach geschlechtliche und geschlechtslose Fortpflanzung der Regel nach nicht gleichzeitig in der nämlichen, sondern in verschiedenen Coenobien eintritt, so ist der Wechsel der beiden Fortpflanzungsweisen als Generationswechsel aufzufassen; die geschlechtliche Generation bildet den Abschluss einer grösseren oder geringeren Zahl geschlechtsloser Generationen.

Männliche und weibliche Fortpflanzungszellen finden sich entweder in der nämlichen Zellenfamilie; solche *Volvox*kugeln sind daher monoecisch; oder es kommen neben rein männlichen auch rein weibliche Familien vor, und dann sind die geschlechtlichen *Volvox*kugeln dioecisch.

Wir betrachten zuerst dies erstere, von uns häufiger beobachtete Verhältniss. (Fig. 1.)

¹⁾ Sie wurde von mir zuerst beschrieben im Tageblatt der Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte zu Wien vom 18. September 1856 p. 53. *Comptes rendus de l'Académie des sciences de Paris, séance du 1. Dec. 1856, tome XLIII. p. 1054—56; Annales des sciences naturelles Bot. 1857 p. 323,* übersetzt mit einigen Anmerkungen im Jahresbericht der Schlesischen Gesellschaft für 1856, Bot. Section p. 77.

Die weiblichen Zellen, Gynogonidien (Fig. 1 b) unterscheiden sich anfänglich von den geschlechtslosen Fortpflanzungszellen gar nicht; sie sind schon bei der Geburt der geschlechtlichen Familien dadurch erkennbar, dass sie gleich ersteren etwa die dreifache Grösse der sterilen Zellen besitzen; ihre Plasmakörper vergrössern sich rasch beträchtlich und da sich besonders die Menge des Chlorophylls vermehrt, werden sie tief dunkelgrün; anfangs durch Vacuolenbildung schaumig (Fig. 1 b²) sind sie später anscheinend dicht mit Plasma angefüllt; ihre Gallerthülle dehnt sich blasenförmig in der Richtung der Centralhöhle der Volvoxkugel; in älterem Zustande erscheinen sie flaschenförmig, indem ihr Hals in der Peripherie befestigt ist, während der kugelig aufgetriebene Bauch frei in die Centralhöhle des Coenobiums hineinhängt. (Fig. 1 b.) Sobald die weiblichen Zellen eine Grösse von etwa 15—20 μ erreicht haben, lassen sie sich von den geschlechtslosen Fortpflanzungszellen nicht blos durch ihre weit grössere Anzahl (über 8), sondern insbesondere auch dadurch leicht unterscheiden, dass in ihnen keine Theilung eintritt; auch überschreitet ihr Wachsthum niemals die Grösse der Pandorinaähnlichen Zellfamilien (höchstens 50 μ). Erst wenn die weibliche Zelle ausgewachsen, ist sie befruchtungsfähig; ihr grüner Plasmakörper, der anfänglich mit einem farblosen Schnabel an der Peripherie des Volvoxcoenobium anhängt, rundet sich schliesslich zur Kugel, und verhält sich nun als Befruchtungskugel (Oosphäre, Eizelle); die Gallertmembran, von welcher sie umgeben ist, kann als Oogonie aufgefasst werden. (Fig. 2.)

Die männlichen Zellen, Androgonidien (Fig. 1 a) gleichen anfangs den geschlechtslosen Fortpflanzungszellen noch in höherem Grade, da sie, sobald sie etwa den dreifachen Durchmesser der sterilen Zellen erreicht und sich blasenartig in der Richtung der Centralhöhle des Coenobium ausgedehnt haben, sich zu segmentiren beginnen; doch vermehrt sich in ihnen das Chlorophyll nicht in solchem Masse, und sie zeichnen sich daher durch ihre lichtere Färbung aus. Da ferner die Segmente in den männlichen Zellen nicht, wie bei der Bildung der jungen Zellfamilien in eine Kugelfläche, sondern in eine ebene Scheibe geordnet sind, so ist anzunehmen, dass die männlichen Zellen von Anfang an nur in zwei sich kreuzenden Richtungen getheilt werden; doch habe ich die Richtung der Theilungsebenen nicht direct verfolgen können; A. Braun vermuthet auch hier das Gesetz der radförmigen Theilung, das er bei *Eudorina* ermittelt hat. Schliesslich entsteht ein Bündel cylindrischer, oder spindelförmiger Stäbchen, welche ihrer Form nach an

die in der Kugelfläche an einander gedrängten Segmente sehr junger Zellfamilien erinnern. (Fig. 1 a², a³, vgl. Fig. 8 e.)

In der That sind die Bündel als männliche Zellfamilien aufzufassen, die, wie gewöhnlich bei niederen Organismen, zwergig sind; die einzelnen Stäbchen dagegen sind als nackte Plasmakörper oder Primordialzellen zu betrachten.

Der Durchmesser eines Bündels, welches ich mit den Täfelehen von *Gonium*, oder noch bezeichnender mit den Cigarren- oder Zündholzbündeln verglichen habe, beträgt 35—44 μ , die Zahl der zum Bündel vereinigten Segmente mag 128—356 betragen, die Länge der einzelnen Stäbchen 5—6 μ erreichen. (Fig. 4.)

Während der Plasmakörper der männlichen Zellen in das Stäbchenbündel zerfällt, verändert sich das Chlorophyll in ein röthlich gelbes Pigment, und vertheilt sich in den einzelnen Stäbchen so, dass nur die eine abgerundete Hälfte gelb gefärbt, die andere schnabelförmig verjüngte dagegen, farblos wird. An den Schnäbeln der Stäbchen entwickeln sich je zwei sehr lange Flimmergeisseln, welche anfangs undeutlich durcheinander gewirrt von der Oberseite des Stäbchenbündels ausgehen; so liegt das Bündel im Innern einer kugligen Blase eingeschlossen, welche nichts weiter als die ausgeweitete und sich allmählich verflüssigende Gallerthülle der männlichen Zelle ist; dieselbe kann nunmehr als Antheridie, die in ihr eingeschlossenen Körperchen als Spermatozoidenbündel aufgefasst werden.

Die Zahl der in einer Volvoxkugel auftretenden geschlechtlichen Zellen ist sehr verschieden; ich habe in einzelnen Coenobien 5 und mehr männliche und gleichzeitig ea. 40 weibliche Zellen angetroffen; obwohl ich selbst keine Regel erkennen konnte, so macht doch die gleichmässige Vertheilung der Geschlechtszellen es nicht unwahrscheinlich, dass bestimmte Segmente der in Theilung begriffenen Zellfamilie Geschlechtscharakter annehmen.

Um die nämliche Zeit, wo die ausgewachsenen Gynogonidien zu Oogonien, ihre Plasmakörper zu Oosphaeren oder Eizellen entwickelt sind, beginnen in den aus den Androgonidien hervorgegangenen Antheridien die noch in der Mutterzelle eingeschlossenen Spermatozoidenbündel ihre Flimmergeisseln in Thätigkeit zu setzen, welche erst langsam, dann rascher innerhalb der gemeinschaftlichen Hülle unduliren; in Folge dessen gerathen die Bündel selbst in Bewegung, oscilliren schwerfällig von einer Seite zur andern, bald rotiren sie mit beschleunigter Geschwindigkeit um ihre eigene Achse (Fig. 1 a, a²). Mit einem Male hört die gemeinschaftliche Bewegung des Bündels

auf, dieses zerfällt in die stäbchenförmigen Körperchen, aus denen es zusammengesetzt ist; die letzteren bewegen sich, nachdem sie sich völlig von einander getrennt haben, frei in der Höhlung der allmählich sich auflösenden und ausweitenden Gallerthülle, von Minute zu Minute in rascherer Lebendigkeit; überaus anziehend ist der Anblick der in ihrer Mutterblase durcheinander wimmelnden Körperchen. (Fig. 1 a³.) Bald darauf sieht man die Körperchen aus der Blase, in welcher sie bis dahin eingeschlossen waren, herausdringen und alsbald sich nach allen Richtungen in der Centralhöhle der Volvoxkugel zerstreuen. (Fig. 1 a⁴.)

Diese Körperchen sind die Spermatozoiden von *Volvox*; sie erscheinen in freiem Zustande verlängert und schmal, das eine blassgelb gefärbte Ende ist dicker, spindelförmig, das entgegengesetzte Ende, an dessen Grunde ein röthliches Körnchen (Augenfleck) aufsitzt, läuft in ein farbloses, langes Schnäbelchen aus, das einem Schwanenhals ähnlich, wie dieser zierlich gebogen, und mit einer überraschenden Retractilität und Flexilität begabt ist; es dreht sich, wie umhertastend, dehnt sich aus und zieht sich wieder ein, biegt und schlängelt sich wie ein Peitschenfaden (Fig. 5); an der Stelle, wo der Hals in das dickere spindelförmige Ende übergeht, entspringen zwei lange, nach hinten gerichtete, sehr agile Flimmergeisseln, welche in den durch Jod getödteten Körperchen besonders deutlich sind (Fig. 6). Carter hat diese Spermatozoiden wegen ihres beweglichen Halses treffend mit den Infusorien der Gattung *Trachelius* (besser mit *Trachelocerca*) verglichen. Unter den im Pflanzenreich beobachteten Spermatozoiden sind die von *Volvox* durch ihre Form und Contractilität höchst auffallend; die meiste Aehnlichkeit scheinen sie mit dem Spermatozoiden von *Sphaeroplea* und *Fucus* zu besitzen; gleich diesen sind sie Spermato gonidien im Sinne Alexander Braun's.

Nachdem die Spermatozoiden ihre Mutterblase verlassen und in die Centralhöhle des Volvoxcoenobium gelangt sind, sammeln sie sich um die Oogonien und heften sich zunächst an die Aussenseite ihrer blasenförmigen, in verflüssigender Quellung begriffenen Gallert-hüllen; hier angelangt, schwanken sie hin und her, drehen sich dabei in seltsamer Krümmung, und scheinen sich mit Hilfe des Halses und der Geisseln einzubohren; ihre Bewegungen gleichen ganz auffallend denen eines sogenannten Centrumbohrers. (Fig. 1 b³.) Schliesslich gelingt es einzelnen Spermatozoiden, die erweichte Gallertmembran der Oogonien zu durchbrechen; nach kurzer Zeit trifft man eine grössere oder kleinere Zahl derselben innerhalb der

Membran. Sie bewegen sich zuerst in dem Zwischenraum zwischen der Befruchtungskugel oder Eizelle und ihrer durch Quellung weit abstehenden Gallerthülle; alsdann sieht man sie der Länge nach an die Oberfläche der Befruchtungskugel sich anlegen, wobei sie fortfahren, sich zu krümmen oder zusammenzuziehen (Fig. 2); während der spindelförmige Körper auf dem Ei anklebt, zuckt der freie Hals beständig gleichsam hämmernd in wellenartiger Schlängelung. (Fig. 2***) Es ist wohl nicht zu bezweifeln, wenn auch direct nicht constatirt, dass ein oder mehrere Spermatozoiden mit der Oospaere oder Eizelle zusammenschmelzen, da ja beide nichts weiter als nackte Plasmakörper, Primordialzellen sind.

Das befruchtete Ei wird nunmehr zur Eispore (Oospore). Um die nackte Befruchtungskugel bildet sich eine neue Membran; anfangs glatt, erhebt dieselbe sich später an ihrer ganzen Oberfläche in spitzen kegelförmigen Höckern, welche den optischen Querschnitt der Eispore sternförmig erscheinen lassen. Im Aequator der Spore zählt man meist 12—14 solcher Kegelhöcker; die nächste darüber und darunter befindliche Reihe wechselt mit den äquatorialen. (Fig. 3.) Das grüne Protoplasma erstreckt sich ursprünglich in die kegelförmigen Erhebungen der Membran hinein; bald aber zieht sich dasselbe, indem es sich mehr und mehr verdichtet, in eine Kugel zurück; nun bildet sich unmittelbar um die grüne Sporenkugel eine zweite völlig glatte Gallerthaut, welche sich bedeutend verdickt, so dass die sternförmige Sporenhaut, das Epispor, durch einen breiten Raum (Endospor) vom Inhalt abgetrennt erscheint. Dieser selbst zeigt anfänglich durch Vacuolenbildung ein schaumiges Ansehen, er verdichtet sich, zahlreiche Stärkekörnchen treten in ihm auf, das Chlorophyll verschwindet allmählich und ein orangerother in Oel gelöster Farbstoff tritt an seine Stelle. Die reife Oospore ist ziegelroth und erinnert ganz an die sternförmigen Eisporen von *Sphaeroplea*; schon mit blossem Auge erscheinen die geschlechtlichen Familien von *Volvox* nunmehr röthlich, da in einer Kugel bis zu 40 solcher rothen Sporen sich befinden. Ehrenberg hatte schon 1831 die *Volvox*-Coenobien mit sternförmigen Kugeln als eine besondere Species (*Volvox stellatus*) beschrieben; doch sah er dieselben nur unreif und schilderte sie daher als grün.

Nach der Reife der Eisporen gehen die Mutterfamilien bald zu Grunde, wobei mitunter auch einzelne Zellen sich aus dem Verbande lösen und isolirt im Wasser umherschwärmen; ihr Schicksal ist nicht bekannt; dass sie zu neuen Familien auswachsen, wie Ehrenberg vermuthet, ist nicht wahrscheinlich. Aus den zerstörten Vol-

voxxkugeln fallen die Oosporen heraus und sinken auf den Grund des Wassers, um dort zu überwintern. Meine Versuche, dieselben zum Keimen zu bringen, sind bisher alle verunglückt; es ist mir jetzt wahrscheinlich, dass ein vorheriges Austrocknen, wie bei so vielen Oosporen, die Keimfähigkeit begünstigen möchte; ich habe jedoch noch nicht Gelegenheit gehabt, die Richtigkeit dieser Vermuthung zu prüfen. Jedenfalls sind es die Oosporen, durch welche die Species im austrocknenden Sumpfe sich erhält, und vermuthlich auch mit dem Staube in neu gebildete Tümpel gebracht wird, da die beweglichen Coenobien das Austrocknen nicht vertragen. Die einzigen Beobachtungen über Keimung der Oosporen von *Volvox* hat Cienkowski in einer im Jahre 1856 erschienenen russischen Schrift über Infusorien und niedere Algen beschrieben, in welcher er die ersten Keimungszustände abbildet (Tab. VI. Fig. 8—11). Hiernach scheint sich der Inhalt der Spore in 8 später ausschwärmende Kugeln zu theilen.

So viel über die Entwicklung des monöcischen *Volvox*; bereits in meiner ersten Notiz von 1856 hatte ich denselben mit dem von Alters her berühmten *Volvox Globator* L. identificirt. Stein hatte im Jahre 1854 ausgesprochen, dass *Volvox Globator*, den er für ein Infusions-thierchen hält, Ruhezustände besitzt, indem einzelne Individuen des *Volvox*stockes sich vergrößern und in eine feste sternförmige Cystenwand einkapseln; solche Stöcke mit sternförmigen Cysten seien es, welche Ehrenberg als *Volvox stellatus* abgetrennt habe; Ehrenberg bilde allerdings bei seinem *Volvox stellatus* nur 12 Cysten ab, er selbst habe nie weniger als 30—40 gefunden¹). Schon 1847 hatte Focke den Ausspruch gethan, dass *Volvox stellatus* bei genauerer Verfolgung der Uebergänge wohl nur als Varietät des *Volvox Globator* erkannt werden dürfte²).

Nachdem ich festgestellt, dass die sternförmigen Kugeln des *Volvox stellatus* Ehr. nicht encystirte Individuen, sondern geschlechtlich erzeugte Oosporen des *Volvox Globator* seien, konnte ich noch eine zweite von Ehrenberg's scharfsichtigem Auge zuerst unterschiedene, jedoch als selbstständige Gattung und Art abgetrennte Form in den Entwicklungskreis des *Volvox Globator* ziehen; es ist dies *Sphaerosira Volvox* Ehr., welche nach der Abbildung sich nunmehr mit Sicherheit als eine geschlechtliche *Volvox*kugel mit

¹) Stein, die Infusorien auf ihre Entwicklungsgeschichte untersucht, Leipzig, 1854 p. 46.

²) Focke, Physiologische Studien, Heft I. 1847 p. 32.

zahlreichen Antheridien und Oogonien deuten liess. Allerdings giebt Ehrenberg an, dass die einzelnen Zellen seiner *Sphaerosira* nur eine Geissel, nicht zwei besitzen, wie *Volvox*; und Perty stimmt ihm hierin bei, während Dujardin bei *Volvox Globator* nur eine Geissel findet; ich zweifle jedoch nicht daran, dass diesen Angaben nur leicht verzeihliche Beobachtungsfehler zu Grunde liegen, da alle Volvocineen zwei Geisseln führen.

Als Charakter des *Volvox Globator* L. stellen sich nunmehr folgende Merkmale heraus:

dass die kugelförmige Zellfamilie entweder 8 geschlechtslose Fortpflanzungszellen (Parthenogonidien) enthält, aus denen durch wiederholte Zweitheilung eben so viel Tochterkugeln hervorgehen;

oder dass in der Zellfamilie gleichzeitig zahlreiche männliche und weibliche Zellen (Andro- und Gynogonidien) auftreten, von denen die ersteren sich zu Antheridien mit je einem eingeschlossenen, später sich trennenden Spermatozoenbündel, die letzteren sich zu Oogonien mit je einer Befruchtungskugel (Oospaere, Ei) entwickeln (*Sphaerosira Volvox* Ehr.);

dass die Befruchtung, in Folge des Ausschwärmens der Spermatozoen durch die sich verflüssigende Antheridienwand und Eindringen derselben in die ebenfalls aufquellende Oogonienwand bis zu den Befruchtungskugeln, innerhalb der nämlichen Zellfamilie stattfindet (monöcische Zellfamilien);

dass die reifen Oosporen mit einem dicken gallertartigen Endospor und einem sternförmigen Episor umhüllt sind (*Volvox stellatus* Ehr.).

Neben dem monöcischen *Volvox* finden sich und zwar meist in denselben Tümpeln wie jener, auch diöcische Coenobien, die, wie ich schon in meiner ersten Mittheilung von 1856 hervorhob, entweder einer Varietät oder vielleicht einer besonderen Species angehören. Hier entwickeln sich die weiblichen Zellen, aus denen Oosporen werden, und die männlichen, aus denen Spermatozoidenbündel hervorgehen, nicht in denselben, sondern in verschiedenen Coenobien, und die Sporen dieser Form sind nicht sternförmig, sondern glatt, ferner die kugeligen Zellfamilien kleiner¹⁾.

Stein hatte in seinem oben citirten Aufsätze schon 1854 einen kleineren *Volvox* zuerst als selbstständige Art unter dem Namen *Volvox minor* unterschieden. Als Charakter desselben führt er auf,

¹⁾ Jahresbericht der Schles. Gesellschaft für vaterl. Cultur für 1856 p. 82.

dass die Zahl der Tochterfamilien nicht wie bei *Volvox Globator* constant 8, sondern unbeständig (1—9), am häufigsten aber 4 sei; ferner sei die Zahl der „encystirten“ Individuen geringer (meist 4, selten 1, 3, 5, 6, 8). Die Cysten selbst seien von einer inneren dicken, gallertartigen, den Inhalt dicht umschliessenden, und von einer äusseren, abstehenden, elastischen, ebenfalls ganz glatten Wand eingeschlossen. Ehrenberg hatte 1831 *Volvox*stöcke mit glatten Cysten als eine selbstständige Species, *Volvox aureus* Ehrh., abgetrennt, jedoch die übrigen Charaktere des Stein'schen *Volvox minor* nicht berücksichtigt, so dass die Identität des *V. aureus* Ehrh. und *V. minor* Stein nicht ganz zweifellos ist. Focke hatte 1847 *Volvox aureus* als Varietät von *Volvox Globator* aufgefasst, Laurent 1848 die rothen glatten Kugeln als Sporen des *Volvox Globator* bezeichnet¹).

Wenn die geringere Grösse der Familien, die kleinere Zahl der sterilen und Fortpflanzungszellen, die glatte Contur des Episor, die etwas abweichende Gestalt der Familien und Gonidien es zweifelhaft lassen, ob *Volvox minor* Stein, den ich auch bei Breslau mehrfach neben dem grösseren *Volvox Globator* beobachtet habe, als eine Varietät des letzteren oder als eine besondere Species anzusehen sei, so tritt nunmehr als wesentliches Merkmal der von mir zuerst beobachtete Charakter der Diöcie hinzu. Diese lässt sich um so leichter constatiren, als ja schon an den in einer *Volvox*kugel eingeschlossenen Tochterfamilien die Geschlechtszellen unterscheidbar sind. In der Regel besitzen auch sämtliche in einem Coenobium entwickelte Tochterkugeln das nämliche Geschlecht; doch habe ich einmal in einer Kugel des *Volvox minor* drei Tochterkugeln mit Oogonien und eine mit jungen Antheridien gleichzeitig eingeschlossen gefunden. Einmal fand ich eine Kugel des *Volvox minor*, in welcher sich ausser 4 geschlechtslos erzeugten Tochterfamilien auch ein Paar Spermatozoidenbündel entwickelt hatten. Dies ist eine Ausnahme des sonst bei *Volvox* allgemein herrschenden Gesetzes des Generationswechsels, wonach eine Familie mit ungeschlechtlicher Fortpflanzung keine geschlechtlichen Zellen hervorbringt, sondern geschlechtliche und geschlechtslose Fortpflanzung verschiedenen Generationen eigen sind.

In welcher Weise die Befruchtung bei *Volvox minor* stattfindet, habe ich nicht direct beobachten können. Ohne Zweifel müssen die Spermatozoiden aus den männlichen Coenobien ausschwärmen

¹) Laurent, *l'Institut* 1848 no. 754 (nach Perty citirt).

und in die weiblichen Kugeln eindringen, um die Oosporen in den letzteren zu befruchten. Einmal beobachtete ich eine im Wasser frei schwimmende Blase, in deren Innerem sich ein Spermatozoid lebhaft bewegte; es schien, als sei eine männliche Zelle (Antheridium) als geschlossene Cyste aus der Mutterkugel ausgetreten und erst im Wasser von den Spermatozoiden verlassen worden. Charakteristisch schien mir auch, dass die Spermatozoidenbündel des *Volvox minor* aus einer kleineren Zahl von Körperchen (ich zählte einmal nur 32) zusammengesetzt sind, als die von *V. Globator*; Oosporen fand ich meist 8, doch auch 6—10.

Ausführliche Beobachtungen über die geschlechtliche Fortpflanzung von *Volvox* verdanken wir dem um die Erforschung der mikroskopischen Organismen von Bombay hoch verdienten Carter. Dieser hatte, nachdem er schon im Jahre 1858 die geschlechtliche Fortpflanzung einer anderen Volvocinee (*Eudorina elegans*) im Zusammenhange festgestellt¹⁾, bald darauf auch meine Beobachtungen über die geschlechtliche Fortpflanzung von *Volvox* in ihrem ganzen Verlauf wiederholt und durch eine zwar nur skizzierte, aber charakteristische Abbildung erläutert²⁾. Da jedoch Carter nur einen unvollständigen Auszug meiner Beobachtungen aus dem Jahre 1856 vor sich hatte, so nahm er irrtümlich ein Zusammenwerfen des monöischen und diöischen *Volvox* von meiner Seite an und entwickelte deshalb, in der Absicht mich zu berichtigen, deren Unterschiede in einer solchen Weise, dass gerade die unabhängige Bestätigung meiner Untersuchungen aus einem anderen Welttheile für die Richtigkeit derselben Gewähr leistet³⁾.

Carter unterscheidet die monöische Art mit sternförmigen Sporen, welcher er den Ehrenberg'schen Namen des *Volvox stellatus* giebt, durch die Entwicklung von 80—100 Geschlechtszellen in einer Familie, von denen 4 und mehr zu Spermatozoenbündeln, die übrigen zu Oosporen mit sternförmiger Membran sich gestalten.

Von der zweiten diöischen Art giebt Carter an, dass die weiblichen Familien 30 bis 50 Befruchtungskugeln einschliessen, welche

¹⁾ Carter, *on the fecundation in Eudorina elegans and Cryptoglena*, *Annals of natural history* 3. ser. 2. 1858. Octob. p. 237. Pl. VIII.

²⁾ Carter, *on the two Volvocees and their specific differences*. *Annals of natural history* 3, ser. 3. 1859 Jan. p. 1. Pl. I.

³⁾ *Volvox* ist eine kosmopolitische Gattung, und nicht blos in ganz Europa, sondern auch in Afrika (am Nil), Asien (Bombay) und Nord-Amerika (Massachusetts) gefunden worden.

eine dicke Kapselmembran mit schwach welligem Umriss erhalten und dadurch zu Sporen werden, während in den männlichen Familien gegen 100 Spermatozoenbündel sich entwickeln; da Carter dieselben niemals frei beobachtete, weder in der Volvoxkugel selbst, noch ausserhalb derselben, so nahm er an, dass die geschlechtsreifen Spermatozoiden aus ihrer Blase zunächst in die Centralhöhle ihrer Mutterkugel ausschwärmen, von hier nach aussen in's Wasser dringen, endlich in die Höhle einer weiblichen Volvoxfamilie und in's Innere der Oogonien sich Eingang verschaffen. Die männlichen Familien fand Carter nur halb so gross als die weiblichen.

Carter bezeichnete den diöcischen *Volvox* als *V. Globator* Ehr., was nur zur Verwirrung führen kann; ich würde diese Art jedoch mit dem von Stein und mir beobachteten *Volvox minor* unbedenklich für identisch halten, mit dem sie in wesentlichen Charakteren (Diöcie, glatte Oosporen) übereinstimmt, wenn nicht Carter die Zahl der Geschlechtszellen so gross angäbe, wie wir sie bei *V. minor* nie gefunden haben. Ein drittes Merkmal jedoch, welches Carter für den diöcischen *Volvox* anführt, erregt in mir Bedenken, ob hier nicht eine Verwechslung seinerseits zu Grunde liegt; Carter giebt nämlich an, dass während die 8 geschlechtslosen Fortpflanzungszellen der monöcischen Art sich zu theilen beginnen, sobald sie zwei- bis dreimal grösser als die sterilen Zellen ($\frac{1}{2700}$ Zoll = 9 μ) geworden, dieselben bei der diöcischen Art sich mit Stärkekügelchen und Chlorophyll füllen und eine neunmal bedeutendere Grösse ($\frac{1}{300}$ Zoll = 85 μ) erreichen, bevor sie sich theilen, bis dann plötzlich eine Umordnung des Inhalts in ihnen eintreten, und dieser sich in eine Kugel mit peripherischen bewimperten Zellen umbilden soll. Ein solcher Vorgang steht aber im Widerspruch mit Allem, was wir über die Theilungsvorgänge bei *Volvox* und den verwandten Gattungen wissen; ich erkläre mir Carter's Angaben dadurch, dass derselbe die niemals segmentirten Oosphären des *Volvox minor* wegen ihrer geringen Zahl (8 nach der Abbildung) fälschlich als Mutterzellen geschlechtslos erzeugter Tochterfamilien gedeutet, im Uebrigen aber beide Species von einander nicht scharf unterschieden hat. Hiernach möchte ich Carter's *Volvox stellatus* für unseren *Volvox Globator*, dagegen *Volvox Globator* Carter für *Volvox minor* Stein erklären; möglich, dass Carter eine eigene Species vor sich hatte.

Rabenhorst in seiner *Flora europaea Algarum aquae dulcis et submarinae* (Sectio III. 1868) trennt zwar unter Zugrundelegung meiner Beobachtungen *Volvox Globator* L. und *minor* Stein, verwechselt aber die unterscheidenden Charaktere insofern, als er

Volvox Globator irrthümlich als diöcisch, *V. minor* als monöcisch aufführt, während das Gegentheil richtig ist.

Da nun einmal in der Nomenclatur eine nicht immer lösbare Verwirrung eingetreten ist, so möchte es sich empfehlen, die alten Namen ganz fallen zu lassen, und nach dem charakteristischen Merkmale

a) *Volvox monoicus* (*V. Globator* Ehr. 1831, Cohn 1856; *V. stellatus* Ehr. 1831, Carter 1858),

b) *Volvox dioicus* (*V. minor* Stein 1854, Cohn 1856; *V. aureus* Ehr. 1831; *V. Globator* (?) Carter 1858)

zu unterscheiden. Vielleicht kann man, da zur Sicherstellung der beiden meist gleichzeitig unter einander vorkommenden Formen als specifisch getrennter Arten noch weitere Beobachtung erforderlich scheint, beide für jetzt als zwei Subspecies des alten Linné'schen *Volvox Globator* auffassen.

Wenden wir uns schliesslich noch zur Untersuchung der Frage, inwieweit die hier entwickelten Verhältnisse auch für andere Gattungen aus der Familie der Volvocineen Geltung haben, so tritt uns zunächst die zierliche *Eudorina elegans* entgegen, bei welcher ich schon im Jahre 1856 das Vorkommen von Spermatozoenbündeln angezeigt habe¹⁾; aber erst Carter gab 1858 deren vollständige Entwicklungsgeschichte, indem er ihre Entstehung aus den 4 vorderen Zellen (Androgonidien) eines ovalen, 32zelligen monöcischen Coenobiums nachwies, welche demzufolge zu Antheridien sich entwickeln; die 28 übrigen Zellen sind Gynogonidien und werden zu Oogonien²⁾. Die 4, aus je 64 Segmenten bestehenden Bündel lösen sich bei der Geschlechtsreife in die einzelnen Spermatozoiden auf, welche einen ausserordentlich plastischen, *euglena*artig contractilen, bald verlängert-spindelförmigen, bald verkürzt-birnförmigen, hellgrünen Plasmakörper mit farblosem Schnäbelchen, rothem Pigmentfleck und zwei Flimmergeisseln besitzen. Nachdem die von einer Zellmembran eingeschlossenen, kugeligen Oosphären durch die im nämlichen Coenobium frei umherschwärmenden Spermatozoiden befruchtet sind, werden sie, wie ich selbst beobachtet, zu rothen Oosporen mit glattem Epispor.

In auffallender Weise abweichend verhält sich dagegen eine mit *Eudorina elegans* nahe verwandte, und mit dieser oft verwechselte Volvocineengattung, *Pandorina Morum*, deren sexuelle Fortpflanzung erst 1869 durch Pringsheim³⁾ festgestellt worden ist. Die

¹⁾ Jahresbericht der Schlesischen Gesellschaft 1856 p. 83.

²⁾ *Annals of natural history* 3. ser. 2. 1858.

³⁾ Pringsheim, Ueber Paarung von Schwärmsporen, die morphologische Grundform der Zeugung im Pflanzenreiche. Berlin 1869.

16zelligem Coenobien dieser Pflanze sind entweder geschlechtslos, indem sämtliche Zellen sich als Parthenogonidien verhalten und Tochterfamilien gleicher Art aus sich hervorgehen lassen. Oder die Coenobien sind geschlechtlich; letztere entstehen in geschlechtslosen Zellfamilien, indem die 16 Zellen sich in der Regel jede nur in 8 Segmente theilen und dadurch jungen Tochterfamilien den Ursprung geben, welche entweder männliches oder weibliches Geschlecht besitzen. Die geschlechtlichen Familien lösen sich in ihre einzelnen Zellen auf, welche als Schwärmosporen sich selbstständig bewegen; je zwei Schwärmosporen, aus Familien verschiedenen Geschlechts abstammend, nähern sich, berühren sich an der farblosen Stelle (Schnäbelchen, Keimfleck) und verschmelzen nach mehreren Minuten zu einer einzigen grünen Kugel, welche unter Röthung ihres Inhalts sich als Oospore verhält und erst nach längerer Ruhe bei der Keimung neue Pandorinen hervorbringt. Dieser Vorgang, von Pringsheim als Paarung von Schwärmosporen bezeichnet, weicht von der bei *Volvox* und *Eudorina* stattfindenden Befruchtung durch den Mangel einer erkennbaren Differenzirung der sich paarenden Schwärmer ab, da diese weder von den gewöhnlichen Schwärmzellen sich unterscheiden, noch unter einander irgend welche Unterschiede, nicht einmal constante Grössenverschiedenheiten zeigen.

Schon Pringsheim knüpfte die Paarung der Schwärmosporen zunächst an die Copulation der Zygnemeen an; Sachs in der neuesten Auflage seines Lehrbuches der Botanik¹⁾ hat aus diesem Grunde die Familie der Volvocineen in die Klasse der Zygosporeen gestellt, in welcher sie neben den Myxomyceten, Mucoraceen, Zygnemaceen und Diatomaceen als eine „durch Paarung beweglicher grüner Zellen“ charakterisirte Gruppe angereicht werden. Diese Stellung scheint mir nicht natürlich. Es ist ein in der Systematik anerkannter Satz, dass der Platz, welchen eine Pflanzenfamilie im natürlichen System einnimmt, nicht nach den unvollkommeneren, sondern nach den Gattungen mit vollkommenster Entwicklung zu beurtheilen ist²⁾. Nun ist aber in den Gattungen *Volvox* und *Eudorina* der sexuelle Charakter ganz in der nämlichen Weise ausgeprägt, wie bei denjenigen Algen, welche wir in die Klasse der Oosporeen vereinigt haben; es lässt sich kein grösserer Geschlechts-

¹⁾ Sachs, Lehrbuch der Botanik, 4. Aufl. 1874 p. 258.

²⁾ Aus diesem Grunde wird z. B. *Fraxinus excelsior* unter die *Monopetalae*, *Anemone* unter die *Polypetalae* eingereiht.

unterschied denken, als zwischen den Oogonien von *Volvox* mit ihren ungetheilten, kugeligen, durch bedeutende Grösse sich auszeichnenden Eizellen — und den Antheridien, in denen in Folge oft wiederholter Segmentation die kleinen, lebhaft beweglichen, plastisch contractilen Spermatozoiden sich entwickeln; während die Eizellen am Orte ihrer Bildung verharren und hier zu Oosporen ausreifen, schwärmen die Spermatozoiden aus der Stätte ihrer Entstehung aus und dringen, durch eine, wie bei allen Spermatozoiden völlig räthselhafte Kraft getrieben und dirigirt, zu den Eizellen vor, obwohl diese, selbst im nämlichen Coenobium durch Membranen abgeschlossen, in anderen Fällen sogar in getrennten Coenobien erzeugt sind.

Die Uebereinstimmung aller sexuellen Verhältnisse bei *Volvox* und *Eudorina* mit *Sphaeroplea* auf der einen und mit *Fucus* auf der anderen Seite ist so einleuchtend, dass eine Vertheilung dieser Algen in zwei verschiedene Klassen als unnatürlich erscheinen muss und die Stellung aller dieser Gattungen in der nämlichen Abtheilung der Oosporeen wohl nicht bezweifelt werden kann.

Es ist allerdings noch verfrüht, aus den Vorgängen bei *Volvox* durch Generalisiren allgemeine Schlüsse über den Familiencharakter der Volvocineen überhaupt zu ziehen, so lange die Vorgänge bei *Chlamydococcus*, *Stephanosphaera* und *Gonium* nicht durch neue Untersuchungen vollständig ins Klare gestellt sind. Dennoch meine ich, dass auch die sexuelle Fortpflanzung bei *Pandorina* sich ohne Zwang als Bildung von Oosporen auffassen lässt, hervorgegangen aus der Verschmelzung einer Oosphaere und eines Spermatozoids, welche allerdings bei dieser Gattung unter einander bei weitem geringere Verschiedenheiten zeigen, als dies in den vollkommeneren Gattungen der Fall ist. Pringsheim selbst spricht stets von männlichen und weiblichen Zellfamilien und Schwärmern, von denen die letzteren in der Regel durch ihre bedeutendere Grösse von den ersteren unterschieden sind¹⁾.

Pringsheim legt allerdings ein besonderes Gewicht darauf, dass bei *Pandorina* die Befruchtungskugeln nicht, wie gewöhnlich, unbewegte, sondern bewegliche Primordialzellen sind, und es soll die Bedeutung dieser schönen Entdeckung, welche viele früher dunkle Vorgänge in ein helles Licht setzt, nicht verkannt werden. Ob aber gerade in der Familie der Volvocineen, wo selbst die vegetativen Zellen sich wie Schwärmersporen verhalten, in der Be-

¹⁾ S. Anmerkung ²⁾ p. 110.

weglichkeit der Oosphaeren ein die Fortpflanzung wesentlich modificirendes Moment zu erkennen ist, würde sich erst dann beurtheilen lassen, wenn wir über die ursächlichen Verhältnisse, welche in gewissen nackten Primordialzellen spontane Bewegungen erregen, klarere Kenntniss besässen.

Es ist wohl nicht zu bezweifeln, dass alle geschlechtliche Befruchtung im Reiche der Kryptogamen auf der Paarung von — wenn auch nicht Schwärmzellen — so doch von nackten Primordialzellen beruht, und dass insbesondere im Reiche der Thallophyten von den an Masse, Gestaltung und Inhalt völlig gleichartigen Plasmakörpern copulirter Zygomeen und Desmidiaceen bis zu den durchaus verschieden entwickelten Oosphaeren und Spermatozoiden alle möglichen Zwischenstufen sich nachweisen lassen. Ich möchte hieraus den Schluss ziehen, dass Zygosporien und Oosporien nicht, wie ich selbst früher angenommen habe¹⁾, als zwei getrennte Hauptklassen der Thallophyten, sondern nur als zwei Unterabtheilungen der nämlichen Klasse (*Gamosporae*) gelten dürfen, deren wesentlicher Charakter auf der Erzeugung geschlechtlich befruchteter Sporen beruht, während in dem Grade der sexuellen Differenzirung ein stufenweiser Fortschritt in mannigfachen Uebergängen sich verfolgen lässt²⁾.

Den *Gamosporae* tritt als zweite Hauptklasse der Thallophyten die Gesammtheit aller derjenigen Familien gegenüber, bei denen aus der Vereinigung der beiden Geschlechtszellen nicht eine einzellige Spore, sondern der zusammengesetzte Körper einer Frucht hervorgeht, und die wir daher als *Gamocarpeae* oder mit Sachs als *Carposporae* bezeichnen können. Aber auch in dieser Klasse wird die Befruchtung bald durch Samenkörperchen (Spermatien) vermittelt, welche sich von dem männlichen Organ (Spermogonium) ablösen und durch active oder passive Bewegung dem Scheitel des weiblichen Organs (Carpogonium) zugeführt werden; bald durch Copulation, wenn die männliche Zelle des Pollinodium durch Spitzenwachsthum mit dem Scheitel des weiblichen Carpogonium

¹⁾ Cohn, *Conspectus familiarum cryptogamicarum secundum methodum naturalem dispositarum, Hedwigia* 1872 p. 18; ausführlicher im Jahresbericht der Schlesischen Gesellschaft für 1871. Bot. Sect. p. 25.

²⁾ Auch die von Sachs in eine besondere Klasse (*Protophyta*) eingeschobenen Palmellaceen dürfen mit dem grössten Theil der bisher noch bei den Infusorien belassenen Flagellaten meines Erachtens nicht aus der Nähe der Volvocineen getrennt werden, mit denen sie unverkennbare Verwandtschaftsbeziehungen zeigen.

in Berührung kommt, und in dieses unmittelbar ihr befruchtendes Plasma ergiesst. Beide Befruchtungsweisen sind auch in der Klasse der *Gamocarpeae* durch so viele Uebergänge verbunden, dass eine Begründung natürlicher Ordnungen auf diese Unterschiede nicht zulässig ist, und die Art und Weise der Befruchtung daher nur sekundäre Charaktere zu bieten scheint. Denn wenn auch bei den Florideen, und wie es scheint, auch bei Uredineen, Tremellinen und Hymenomyceten bis jetzt nur Befruchtung durch Spermastien beobachtet ist, so finden sich doch bei den Ascomyceten Familien mit Spermogonien (*Lichenes* etc.) in unmittelbarer Nähe von solchen mit Pollinodien (*Pezizeae, Sordaria, Erysiphaceae, Penicillium*). Scharf ist dagegen die Scheidung bei den höheren Kryptogamen (Moose, Gefässkryptogamen), wo die Befruchtung ausschliesslich durch Samenkörperchen stattfindet, und bei den Phanerogamen, wo die Spermatozoiden gänzlich fehlen, und die Befruchtung durch Pollenschläuche eine gewisse Analogie mit der Copulation der Pollinodien zu bieten scheint.



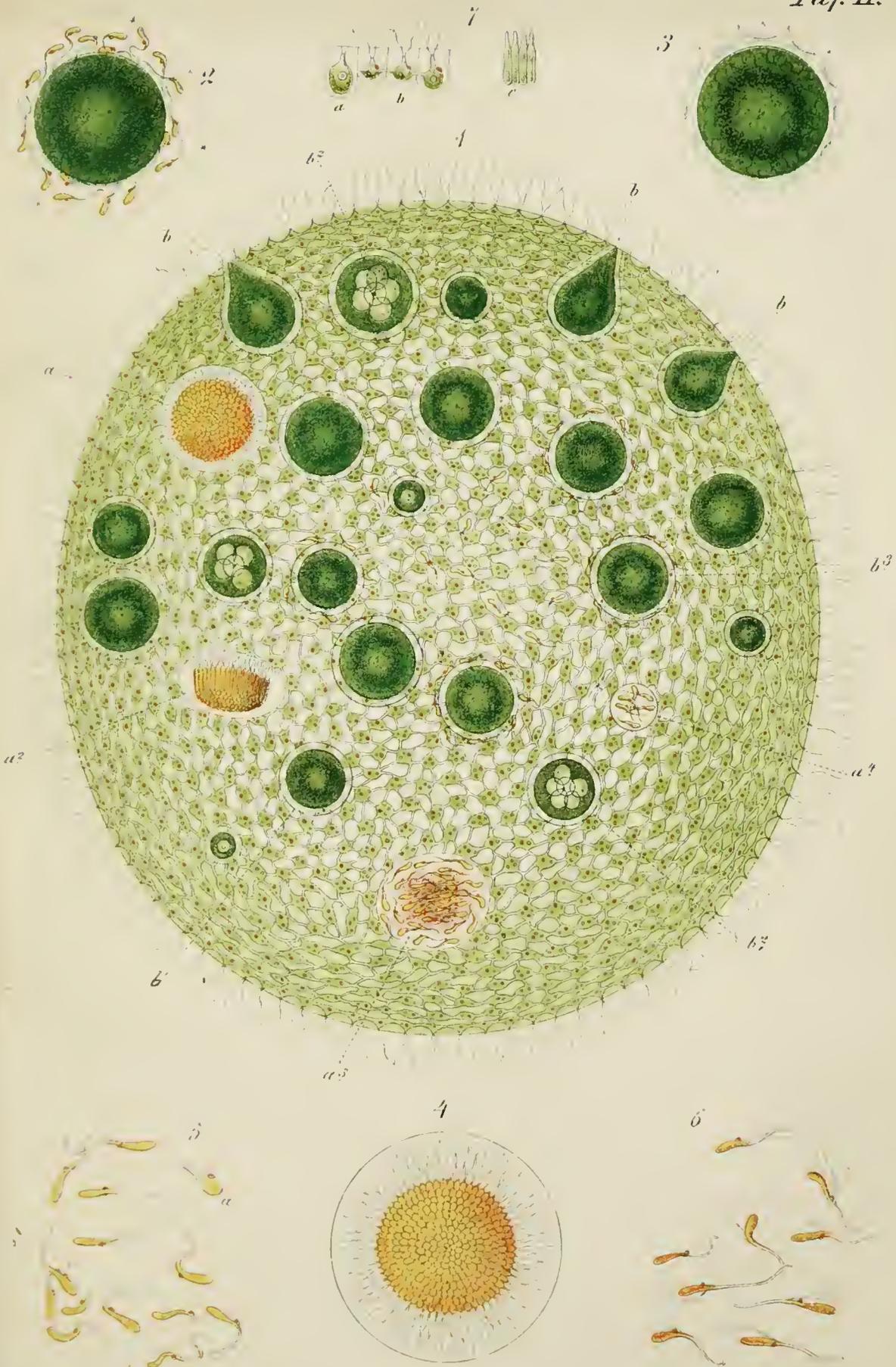
Figuren-Erklärung.

Tafel II.

Vergrößerung von Fig. 1 = 250, von 2, 3 = 400, von 4, 5, 6, 7 = 800.

- Fig. 1. Eine kugelförmige Zellfamilie von *Volvox Globator* L. (*monoicus*) geschlechtliches Coenobium: a, a², a³, a⁴ männliche Zellen (Androgonidien), zu Antheridien mit Spermatozoidenbündeln entwickelt, a von oben, a² von der Seite gesehen, a³ die Bündel in die einzelnen Spermatozoiden aufgelöst; a⁴ ein Antheridium, fast ganz entleert, nur wenige Spermatozoiden sind in der Mutterblase zurückgeblieben; b, b, b... weibliche Zellen (Gynogonidien), zu Oogonien entwickelt; b² mit Vacuolen im Innern; bei b³ haben sich die Spermatozoiden aussen an die Gallerthülle des Oogoniums angesetzt; einzelne Spermatozoiden bewegen sich in der Centralhöhle des Coenobiums.
- Fig. 2. Befruchtung einer Oogonie, die Oosphaere (Befruchtungskugel) von Spermatozoiden umschwärmt, welche die Gallertmembran durchbohrt haben; bei *** haben sich drei Spermatozoiden mit ihrem Körper an die Oosphaere angelegt, ihr Hals macht wurmförmige Bewegungen.
- Fig. 3. Unreife Oospore; das sternförmige Epispor ist schon ausgebildet, das gallertartige Endospor beginnt erst sich zu bilden.
- Fig. 4. Spermatozoidenbündel, noch ungetrennt, im Innern der Antheridie rotirend.
- Fig. 5. Spermatozoiden, isolirt und lebhaft bewegt, mit contractilem und flexilem Hals; a ein im Wasser hydropisch angeschwollenes Spermatozoid.
- Fig. 6. Spermatozoiden durch Jod getödtet, zeigen die Anheftung der Geisseln deutlich.
- Fig. 7. Ein Segment aus der Peripherie einer Volvoxkugel; a eine Fortpflanzungszelle; b drei sterile (vegetative) Zellen; c stäbchenförmige Segmente aus der Peripherie einer sehr jungen Zellfamilie (halbschematisch).

Taf. II.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Beiträge zur Biologie der Pflanzen](#)

Jahr/Year: 1875

Band/Volume: [1_3](#)

Autor(en)/Author(s): Cohn Ferdinand Julius

Artikel/Article: [Die Entwicklungsgeschichte der Gattung Volvox 93-115](#)