

der Leitungsbahnen in den Pflanzen“ (3. Heft der Histologischen Beiträge des Verfassers, 1891) eine Schilderung und Abbildung des Stammbaues der genannten *Albizzia* (sowie auch xylotomische Daten über andere Arten der Gattung) enthalten sind, worauf ich leider erst post festum gekommen bin. STRASBURGER giebt hier (p. 166ff.) eine eingehende Beschreibung des anatomischen Baues des Holzes, sowie — was in meiner Arbeit mangelhaft ist — eine eingehende Darstellung der topographischen Anatomie des Bastes von *Albizzia moluccana*. Ich freue mich, dass keine meiner Angaben von den Beobachtungen dieses Forschers wesentlich differirt. Man könnte allenfalls den Punkt anführen, dass ich an den Holzzellen keine Tüpfel bemerkt habe, während solche nach STRASBURGER thatsächlich vorkommen, jedoch „sehr klein, sehr spärlich vertheilt und vielfach gar nicht aufzufinden sind“.

Während STRASBURGER ein getreues Bild des histologischen Charakters des *Albizzia*-Stammes mit Berücksichtigung physiologischer Momente entwirft, über die Grössenverhältnisse der einzelnen Holzelemente jedoch — mit Ausnahme der Gefässe — keine präzisen Angaben macht („ziemlich weitlumig“, „schwach verdickt“ etc.), habe ich eine Reihe von mikrometrischen Massbestimmungen durchgeführt, von denen wahrscheinlich die eine oder die andere ein positives, diagnostisches Artmerkmal bildet, so dass meine kleine Arbeit gleichsam eine Ergänzung zu STRASBURGER's vergleichend anatomischen Untersuchungen der *Albizzia*-Hölzer bildet.

### 39. W. Rothert: Ueber das Schicksal der Cilien bei den Zoosporen der Phycomyceten.

Mit Tafel XX.

Eingegangen am 10. November 1894.

Als ich vor sieben Jahren mit der Untersuchung einer noch unbeschriebenen Gattung der Peronosporeen beschäftigt war<sup>1)</sup>, gelang es mir unter anderem, das Verhalten der Cilien beim Zurruhekommen der Zoosporen des Näheren zu verfolgen. Später beobachtete ich das-

1) Dieselbe steht der Gattung *Phytophthora* am nächsten, unterscheidet sich aber von ihr in vielen Hinsichten. Leider blieb meine Untersuchung unvollständig, da meine Culturen vorzeitig zu Grunde gingen und der Organismus mir seitdem nicht wieder begegnet ist.

selbe auch bei einer *Saprolegnia*, schob indessen die Publication meiner Beobachtungen auf, bis ich dieselben auf zahlreichere und verschiedenartigere Objecte würde ausdehnen können.

Eine kürzlich erschienene Arbeit von A. FISCHER<sup>1)</sup>, in welcher dieser Autor alle in der zoologischen und botanischen Litteratur vorliegenden Angaben über das endliche Schicksal der Geisseln und Cilien zusammenstellt und eigene Beobachtungen über das Abwerfen und Absterben der Geisseln bei einigen Flagellaten mittheilt, regte mich dazu an, meine alten Beobachtungen über die Cilien der Pilz-Zoosporen zu wiederholen und zu controlliren. Ich untersuchte drei Species: *Pythium complens*<sup>2)</sup>, *Saprolegnia monoica* und eine unbestimmte *Saprolegnia*, welche ich als *Saprolegnia spec.* bezeichnen werde<sup>3)</sup>. Ich habe diesmal meine früheren Beobachtungen wesentlich vervollständigt und halte die gewonnenen Resultate, obgleich sie sich wiederum nur auf eine kleine Gruppe von zoosporenbildenden Organismen beziehen, doch für der Mittheilung werth.

Die von FISCHER (l. c. S. 205 bis 212) gegebene eingehende Litteraturübersicht macht es überflüssig, hier nochmals eine solche vorzuschicken. Nur kurz will ich anführen, was speciell über das Schicksal der Cilien der pflanzlichen Zoosporen bekannt ist; es ist das recht wenig. Bezüglich der Zoosporen verschiedener Algen wird von mehreren Autoren angegeben, dass die Cilien in den Körper der Spore eingezogen werden, nur bei *Ulothrix* sollen dieselben beim Zurruhe-

1) ALFRED FISCHER, Ueber die Geisseln einiger Flagellaten. PRINGSHEIM'S Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik, Bd. XXVI, Heft 2, 1894.

2) Ueber *Pythium complens* siehe A. FISCHER'S Bearbeitung der Phycomyceten in RABENHORST'S Kryptogamen-Flora, Bd. I, Abth. IV, S. 398 bis 399. Die von mir in Kasan erhaltene Species differirt von der Diagnose des *Pythium complens* insofern, als bei ihr nicht Seitenzweige, sondern häufig und anscheinend, sogar in der Regel, die direct aus dem Substrat hervortretenden Hauptfäden des Mycels zu Sporangien werden; doch dürfte dies wohl schwerlich eine specifische Differenz constituiren.

Ich kann bei dieser Gelegenheit bestätigen, dass bei dieser zur Section *Aphragmium* gehörigen Species in der That die Sporangien nicht durch eine Querwand abgegrenzt sind — ein Punkt, bezüglich dessen FISCHER weitere Untersuchungen für erwünscht hält. Ich habe mich wiederholt mit voller Bestimmtheit davon überzeugt, dass keine Querwand vorhanden ist, und dass bei der Sporenbildung der als Sporangium fungirende Faden in seiner ganzen Länge vollkommen entleert wird, bis zu der Stelle, wo er aus dem Substrat (Fliegenbein) hervortritt. Auch bei sehr langen Fäden, wo nur der vordere Theil bei der Sporenbildung entleert wird, überzeugte ich mich mit voller Sicherheit von dem Fehlen einer Querwand zwischen diesem und dem hinteren, plasmaführenden Theil; erst nachträglich dürfte sich letzterer von dem entleerten Theil durch eine Querwand abgrenzen.

3) Es ist dies eine fast apandrische Form, welche der *Saprolegnia Thureti* am nächsten steht, ohne jedoch anscheinend mit ihr identisch zu sein. — Ueber *Saprolegnia monoica* und *Thureti* siehe FISCHER'S citirte Bearbeitung der Phycomyceten, S. 337 bis 340.

kommen der Zoosporen abgeworfen werden, ohne dass jedoch genauere Angaben über diesen Vorgang gemacht werden. — Bezüglich der Pilze, welche uns hier am meisten interessiren, liegt bis jetzt nur eine einzige Angabe vor, und zwar für eine Chytridiacee, *Chytridium Zygnematis* Rosen<sup>1)</sup>. ROSEN sagt (S. 3 des Separat-Abdrucks): „. . . ein- bis zweimal wechselt der Schwärmer mit kräftigem Ruck und zuckender Geissel noch seinen Ort und bleibt dann bewegungslos liegen. Nun bemerkt man, dass das Ende der Cilie sich ösenförmig umgeschlagen hat. Die Einkrümmung schreitet in wenigen Minuten derart fort, dass die Geissel bald einen an dem Körper des Schwärmers anhaftenden Ring darstellt, indem die Spitze sich an die Basis angelegt hat; seltener ragt das äusserste Ende noch über den Anheftungspunkt der Cilie heraus und schmiegt sich einer anderen Stelle des Reifens an. Dabei scheint sich die Geissel gleichzeitig zu verkürzen, wobei sich ihre Masse an einigen Orten zu kleinen Knötchen zusammenzieht. Schliesslich wird sie so zart und so schwer sichtbar, dass über ihr endliches Schicksal nichts festgestellt werden konnte.“ Diese Beschreibung wird durch die Fig. 2, Taf. XIII, illustriert; ausserdem sehen wir in der Fig. 3 derselben Tafel unter anderem zwei bereits keimende Sporen dargestellt, denen ein zarter Ring — offenbar die zusammengerollte Cilie — anhaftet; obgleich der Autor hierüber im Text und in der Figuren-Erklärung nichts aussagt, lehren diese letzteren Figuren, dass der Cilienrest auch nach der Membranbildung und begonnener Keimung der Spore unverändert erhalten bleiben kann, also jedenfalls nicht in den Körper der Spore aufgenommen wird.

Ich gehe nunmehr zu meinen eigenen Beobachtungen über. Die Zoosporen von *Saprolegnia* sind bekanntlich diplanetisch; nach dem kurzdauernden ersten Schwärmstadium, in welchem sie mit zwei gleichlangen, apical inserirten Cilien versehen sind, kommen sie zur Ruhe und umgeben sich mit einer zarten Membran; nach einiger Zeit tritt der Inhalt durch eine kleine Oeffnung aus der Membran hervor, bildet von Neuem zwei Cilien, welche diesmal ungleich lang und seitlich inserirt sind, und erst nach einer zweiten, länger andauernden Schwärmperiode kommt die Zoospore definitiv zur Ruhe; sie bildet nun neuerdings eine Membran und treibt einen Keimschlauch. Die Zoosporen der Peronosporeen (zu denen ich auch *Pythium* rechne) sind monoplanetisch, sie entsprechen morphologisch dem zweiten Schwärmstadium der *Saprolegnia*-Zoosporen und haben auch die gleiche Gestalt und den gleichen Bau. Es hat sich nun gezeigt, dass auch das Schicksal der Cilien bei den Peronosporeen und beim zweiten Schwärmstadium von

1) F. ROSEN, Ein Beitrag zur Kenntniss der Chytridiaceen. Inaug.-Dissertation, 1886 (Separat-Abdruck aus COHN's Beiträgen zur Biologie der Pflanzen, Bd. IV). — Die zu citirende Angabe ROSEN's wird von FISCHER fälschlich BÜSGEN zugeschrieben.

*Saprolegnia* dasselbe ist, so dass diese hier zusammen abgehandelt werden können, während bei dem ersten Schwärmstadium von *Saprolegnia* die Cilien sich anders verhalten.

### 1. Peronosporeen und zweites Schwärmstadium von *Saprolegnia*.

Hier werden die Cilien nie in den Körper der Spore eingezogen, sondern bleiben in mehr oder weniger veränderter Gestalt ausserhalb der zur Ruhe gelangten Spore. Der veränderte Rest jeder Cilie (Cilienrest) bildet in seiner endgültigen Form stets eine ungefähr ringförmige Oese, in welche entweder die ganze Cilie aufgeht, oder aber nur deren oberer Theil, so dass die Oese gestielt erscheint. Ist der Cilienrest gestielt, so haftet er der Oberfläche der Spore mit der Basis des Stiels an (Fig. 1 u. a.); bildet er einen einfachen Ring, so kann dieser entweder ebenfalls der Spore anhaften (Fig. 11b u. a.), oder aber er kann frei in deren Nähe liegen (Fig. 8f u. a.). Durchmustert man einen Hängetropfen, in dem zahlreiche Zoosporen kürzlich zur Ruhe gekommen sind, so sieht man fast an jeder ruhenden Spore, resp. in deren Nähe, je zwei Cilienreste in der einen oder anderen der angegebenen Formen (Fig. 2, 3, 8f, 9, 11b, 12f, 13f, 15f, 16d); wenn man das Aussehen der Cilienreste einmal kennt, so sieht man sie selbst bei relativ schwacher (ca. 200facher) Vergrösserung sehr deutlich. Man wird freilich nicht erwarten dürfen, bei jeder Spore ohne Ausnahme die zugehörigen zwei Cilienreste zu finden; man sieht deren vielmehr nicht selten nur einen (Fig. 1, 4d, 5c, 6, 7f), oder auch gar keinen. Dies ist aber ganz begreiflich, da anhaftende Cilienreste über oder unter der Spore liegen und durch sie verdeckt sein können, freiliegende aber sich weit von der zugehörigen Spore entfernen können (man sieht auch wirklich zuweilen unverkennbare Cilienreste, entfernt von ruhenden Sporen, frei im Hängetropfen flottiren). Es dürfte auch nicht selten vorkommen, dass ursprünglich anhaftende Cilienreste sich von der Spore nachträglich ablösen und entfernen; so sah ich einmal an eine ruhende Spore mit zwei anhaftenden Ringen (wie Fig. 11b) eine schwärmende Zoospore leicht anstossen und in Folge dessen einen der Ringe, ohne dass derselbe direct berührt worden wäre, sich ablösen; man ersieht hieraus, dass die Verbindung zwischen Spore und Cilienrest eine sehr lockere ist — es dürfte wohl eben nichts weiter als ein rein oberflächliches Anhaften vorliegen.

Bei *Pythium* ist der Cilienrest, wofern er der Spore anhaftet, in der Regel ziemlich lang gestielt (Fig. 1, 2, 3, 6d), bei *Saprolegnia* hingegen und bei der unbeschriebenen Peronosporeen-Gattung pflegt er ungestielt zu sein (Fig. 11b, 12f, 13f, 15f); doch ist das kein durchgreifender Unterschied, denn ich beobachtete mitunter auch bei *Pythium* sitzende (Fig. 7f) und bei *Saprolegnia* gestielte (Fig. 9)

Cilienreste. Die nicht anhaftenden Cilienreste sind stets einfache, ungestielte Ringe, sowohl bei *Pythium* (Fig. 4d, 5c, 8f) als bei *Saprolegnia* (Fig. 9, 10d, 14f, 15f); wo, wie in Fig. 13f und bei dem einen Cilienrest der Fig. 16d, der Ring mit einem kleinen Stielchen versehen ist, stellt die Zeichnung noch nicht die definitive Form des Cilienrestes dar.

Abgesehen von der An- oder Abwesenheit des Stieles kann die Form des Cilienrestes etwas variieren. Wie die verschiedenen Figuren der Tafel lehren, kann der Ring kreisförmig, elliptisch oder etwas unregelmässig geformt, dabei bald relativ gross, bald relativ klein sein (vergl. z. B. Fig. 1 mit Fig. 2). Auch bei ein und demselben Cilienrest kann sich die Form mit der Zeit ein wenig ändern (Fig. 3 a, b, c, linker Cilienrest).

Das mikroskopische Bild gestattet keine sichere Entscheidung darüber, ob das, was in den Cilienresten als Ring erscheint, wirklich ein solcher oder aber der optische Durchschnitt einer Hohlkugel ist. Dass in Wirklichkeit ersteres der Fall ist, zeigt indess nicht nur die unten zu schildernde Entstehungsweise dieser Gebilde, sondern es zeigen dies auch Beobachtungen, die man an bereits fertigen Cilienresten öfter zu machen Gelegenheit hat. Wenn ein freiliegender Ring in Folge von Strömungen im Hängetropfen oder unter Mitwirkung von beweglichen Bakterien seine Lage verändert, so stellt er sich mitunter schräg und verkleinert entsprechend seinen scheinbaren Querdurchmesser, und wenn die vollkommene Profilstellung erreicht wird, so erscheint er zeitweilig als einfache Linie (ein solcher Fall ist in Fig. 9 a, b, c dargestellt); dasselbe kann man, wenn auch seltener, auch an gestielten Cilienresten beobachten (Fig. 3 a, b, c, rechter Cilienrest; Fig. 9 a, b, c, der zweite Cilienrest).

Zu der Zeit, wo die Cilienreste ihre definitive Gestalt angenommen haben (d. i. sehr bald nach dem Zurruekommen), ist die Spore sicher bereits mit einer Zellhaut umgeben. Diese ist freilich sehr zart (nicht doppelt contourirt), und das mikroskopische Bild lässt Zweifel an ihrem Vorhandensein zu; die Zweifel schwinden aber, wenn man die Spore, ohne Schärfer- und Dickerwerden des Contours, einen Keimschlauch treiben sieht, was mehr oder weniger bald nach dem Zurruekommen zu geschehen pflegt, manchmal schon nach wenigen Minuten. Gar nicht selten findet man nun Sporen im Beginn der Keimung (Fig. 2) oder auch schon mit weiter entwickeltem Keimschlauch, denen die Cilienreste noch vollkommen deutlich ansitzen; ich habe deutliche Cilienreste selbst an Sporen gesehen, deren Keimung bereits so weit fortgeschritten war, dass die Länge des Keimschlauches den Sporendurchmesser um mehr als das Zehnfache übertraf. In Fig. 3 und 9 sind zwei Fälle dargestellt, in denen ich die Spore alsbald nach dem Zurruekommen in Beobachtung nahm und bis nach

der Keimung im Auge behielt, und wo ich mich somit direct überzeugen konnte, dass die Cilienreste lange Zeit hindurch (abgesehen von ihrer Form und Lage) ganz unverändert und mit gleichbleibender Deutlichkeit persistiren. Ganz zweifellos ist somit, dass die Cilienreste, auch wenn sie an der Oberfläche der Spore haften bleiben, nicht etwa noch nachträglich in deren Körper aufgenommen werden. Ueber ihr endliches Schicksal kann ich keine bestimmten Angaben machen, da ich sie aber mehrmals über eine Stunde lang unverändert bleiben sah, so dürften sie wohl so lange persistiren, bis sie der Verwesung anheimfallen. Einige Mal sah ich sie allerdings an Deutlichkeit einbüßen, doch konnte ich gerade diese Fälle nicht weiter verfolgen. Von einer Verquellung unter Volumenzunahme, wie sie FISCHER für die Geisseln von *Polytoma Uvella* beschreibt und abbildet (l. c. S. 214 bis 215 und Fig. 28, Taf. XII), ist jedenfalls bei den Cilienresten der hier in Frage kommenden Zoosporen keine Rede.

Wenden wir uns nunmehr zu der Frage, wie die auffallende Veränderung der Cilie und deren Umwandlung in den „Cilienrest“ des Näheren vor sich geht. Es handelt sich hier, bei der grossen Zartheit der Cilien, um Beobachtungen, welche nicht leicht auszuführen sind. Häufig bekommt man nach dem Zurruhekommen der Spore die Cilien gar nicht deutlich zu Gesicht und sieht nur das Endstadium der Umwandlung, und nur ausnahmsweise gelingt es, beide Cilien gleichzeitig zu sehen und beider Verhalten zu beobachten (daher in vielen meiner Figuren nur die eine Cilie gezeichnet ist); ebenso gelingt es nur ausnahmsweise, das Verhalten der beobachteten Cilie von Anfang bis zu Ende lückenlos zu verfolgen — meist sieht man deutlich nur einzelne Stadien des Vorganges. Immerhin habe ich unter sehr zahlreichen Beobachtungen eine hinreichende Anzahl vollkommen deutlicher und ganz oder fast lückenloser anstellen können.

Wenn die Zoospore, meist nach kürzere oder längere Zeit andauernden lebhaften Zuckungen, plötzlich zur Ruhe kommt, so bleiben die Cilien für gewöhnlich zunächst einen Moment regungslos — bald gerade ausgestreckt (Fig. 11 a, 14 a u. a.), bald leicht gebogen (Fig. 5 a, 7 a), bald mehr oder weniger stark und unregelmässig hin- und hergekrümmt (Fig. 6 a, 12 a die eine Cilie). Alsbald aber beginnen mit ihr Veränderungen vor sich zu gehen, welche einen recht mannichfaltigen Verlauf nehmen können. Der, wie es scheint, bei Weitem häufigste und gewissermassen normale Verlauf ist der folgende:

Ungefähr in der Mitte ihrer Länge sieht man die Cilie sich seitwärts ausbiegen und eine kleine, ziemlich scharfe Ausbuchtung bilden, während ihr freies Ende sich um ein entsprechendes Stück zurückzieht (Fig. 6, a und b; Fig. 15, a und b, linke Cilie). Sofort beginnt nun der ganze apicale Theil der Cilie in toto sich wie der Zeiger einer Uhr zu drehen, wobei die Ausbuchtung gewissermassen als Charnier

fungirt (verschiedene Stadien dieser Bewegung sieht man in Fig. 12 *b*, 13 *b*, 14 *b* und *c*, 15 *c* linke Cilie), bis er mit dem basalen Theil in Berührung kommt; beide verschmelzen nunmehr miteinander, in Folge dessen die mittlere Ausbuchtung sich in eine geschlossene, endständige Oese verwandelt (Fig. 15 *d* linke Cilie). Die beiden Hälften der Cilie berühren sich entweder sofort in ihrer ganzen Länge und verschmelzen plötzlich, oder aber die Berührung erfolgt zunächst nur an einem Punkte oder in einer begrenzten Strecke, so dass die Spitze der Cilie zunächst noch als Anhängsel frei hervorragt, und die Verschmelzung schreitet von der Berührungsstelle aus allmählich in mehr oder weniger schnellem Tempo fort (Fig. 12, *c* und *d*, untere Cilie; vergl. auch Fig. 6, 8, 13, 14). Wenn die Verschmelzung erfolgt ist und die Cilie sich in eine Oese mit langem Stiel verwandelt hat, oder auch schon gleichzeitig mit dem Verschmelzen, beginnt der Stiel sich allmählich zu verkürzen, was auf einem Einziehen desselben in die Oese zu beruhen scheint (die letztere ist schliesslich nicht oder nur wenig grösser als Anfangs, wohl aber deutlicher, also dicker geworden); eine successive Einrollung ist nach meinen Beobachtungen ausgeschlossen. In Folge dieser Verkürzung des Stiels wird die Oese immer näher an die Sporenoberfläche herangezogen, welcher Process bei *Pythium* meist in einem gewissen mittleren Stadium stehen bleibt (Fig. 1; vergl. auch den etwas complicirteren Fall in Fig. 6, *c* und *d*), während er bei den übrigen Objecten gewöhnlich zum völligen Verschwinden des Stiels und zur Bildung eines der Spore ansitzenden Ringes führt (Fig. 12, untere Cilie, und Fig. 15, linke Cilie in *d*, *e*, *f*).

Die Oesenbildung erfolgt, soweit ich beobachtet habe, stets in der beschriebenen Weise durch Umschlagen der Cilie und Verschmelzen der Spitze mit dem basalen Theil; nur dürfte manchmal die vorgängige Bildung einer Ausbuchtung unterbleiben, wie z. B. in den in Fig. 8 und 12 (linke Cilie) dargestellten Fällen. Diese beiden Fälle liefern zugleich Beispiele dafür, dass das Umschlagen der Cilie nicht in der Mitte, sondern mehr oder weniger nahe der Spitze erfolgt — was im Uebrigen keine weiteren Abweichungen von dem oben beschriebenen Verlauf mit sich bringt. — Anders, wenn das Umschlagen der Cilie nicht oberhalb, sondern etwas unterhalb der Mitte erfolgt. Alsdann legt sich das apicale Ende beim Umschlagen nothwendig an den Körper der Spore, in einiger Entfernung von der Insertion der Cilie, an (Fig. 6 *c*, 13 *c*), und dies hindert die Verschmelzung ihrer beiden Theile zu einem Stiel; es kann alsdann vorkommen, dass die Verschmelzung überhaupt unterbleibt und die Oese definitiv gewissermassen auf zwei Füßen stehen bleibt (Fig. 6 *d*); oder aber die Cilie löst sich an ihrer Basis von der Spore ab, und nun legt sich der kürzere basale Theil dem längeren apicalen an und verschmilzt mit ihm (Fig. 13, *c* und *d*).

Fig. 7 stellt einen Fall dar, wo eine zweimalige Oesenbildung erfolgt: Zunächst durch Umschlagen in der Nähe der Spitze, dann nochmals in der typischen Weise durch Umschlagen in der Mitte, mit nachfolgender Verschmelzung des apicalen und basalen Theils zu einem Stiel; wie sich dabei der Uebergang vom Stadium *d* zum Stadium *e* vollzieht, d. h. was aus der kleinen, ursprünglich apicalen Oese wird, gelang mir nicht zu sehen. Ganz in derselben Weise wie in Fig. 7 verhält sich nach meinen früheren Notizen die längere Cilie bei der unbeschriebenen Peronosporeen-Gattung, während bei der kürzeren Cilie nur Oesenbildung an der Spitze mit nachfolgender Verkürzung und Einziehen des Stieles (wie bei der linken Cilie in Fig. 12) beobachtet wurde.

Zu diesen verschiedenen Modificationen kommt nun häufig noch ein Abwerfen der Cilie (Ablösung derselben an der Basis) hinzu. Manchmal geschieht es gleich beim Zurruekommen der Spore<sup>1)</sup> oder sehr bald darauf, bevor noch die Oesenbildung begonnen hat. So z. B. in dem in Fig. 5 dargestellten Falle. Hier sah ich im Moment des Zurruekommens eine Cilie noch der Spore ansitzend und leicht bogig gekrümmt (*a*); wenige Augenblicke darauf bemerkte ich sie schon abgelöst, wellig hin- und hergekrümmt, mit einer tiefen Ausbuchtung in der Mitte (*b*) und im Begriff zu einer gestielten Oese zusammenzuschlagen, was denn auch alsbald erfolgte; *c* stellt den Cilienrest mit schon eingezogenem Stiel dar. — Aehnlich war der Verlauf in Fig. 8, wo die kürzere Cilie schon im Moment des Zurruekommens der Spore abgeworfen wurde; in der Figur ist zwar für diese Cilie die Oesenbildung selbst nicht dargestellt, wohl aber verschiedene Stadien des Einziehens des Stieles in die Oese, so dass diese Figur eine Ergänzung der Fig. 5 bildet. In Fig. 15 führte eine Zeit lang nach dem Zurruekommen der Spore die bis dahin unveränderte rechte Cilie eine plötzliche Seitwärtsbewegung aus (*b*), wurde alsbald darauf abgeworfen und bildete nun eine Oese, jedoch nicht in der Mitte, sondern an der Basis (*c*), worauf ihr apicaler Theil successive in die Oese eingezogen wurde. Aehnlich verhielt sich die untere Cilie in Fig. 16, wo in dem Stadium *c* die Art und Weise der Bildung der Oese durch Umschlagen der freien Basis noch deutlich erkennbar ist; das Verhalten der anderen Cilie vor dem Stadium *a* wurde hier nicht beobachtet. Wieder etwas anders verhielt sich die in Fig. 10 dargestellte Cilie, welche im Moment des Zurruekommens der Spore sich ablöste und zunächst gerade ausgestreckt liegen blieb (*a*); durch ungefähr gleichzeitiges Umschlagen an der Spitze und an der Basis

5) Es scheint sogar vorzukommen, dass die eine Cilie schon vor dem Zurruekommen der Zoospore abgeworfen wird resp. abreisst: vergl. den Text zu Fig. 5 in der Erklärung der Abbildungen.



bildet sie zwei kleine endständige Oesen (*b*), welche durch Verkürzung des fadenförmigen Mittelstückes einander näher rücken (*c*), schliesslich zur Berührung kommen und mit einander zu einem einfachen Ringe verschmelzen (*d*).

Die obnehin grosse Mannichfaltigkeit der Erscheinungen wird nun weiter noch dadurch vermehrt, dass das Abwerfen der Cilie nicht, wie in den bisher besprochenen Fällen, den Gestaltänderungen vorauszu-gehen braucht, sondern auch zu einem beliebigen späteren Zeitpunkt erfolgen kann. So sehen wir in Fig. 14 die Cilie, während sie im Begriff ist, sich in der Mitte zwecks Oesenbildung umzuschlagen, sich von der Spore ablösen (*c*) und sofort an der Basis eine Oese bilden (*d*); nun erst erfolgt die Verschmelzung der fadenförmig gebliebenen Theile der Cilie zu einem beide Oesen verbindenden Mittelstück (*e*), und das weitere Verhalten ist das gleiche, wie es soeben für den Fall der Fig. 10 angegeben wurde. Ein Wenig später, erst nach vollendeter Bildung der Oese, erfolgt die Ablösung der oberen Cilie in Fig. 13 (die schon oben besprochen wurde); ebenso in Fig. 4, wo die Oesenbildung durch Umschlagen an der Spitze erfolgte; das weitere Verhalten des abgelösten Cilienrestes bedarf in beiden Fällen keines Commentars. (Fig. 4 dient gleichzeitig als Beispiel der mitunter, wenn auch nur selten beobachteten Erscheinung, dass sich in der Substanz des Cilienrestes stellenweise kleine, knötchenförmige Verdickungen bilden; im gegebenen Fall sieht man in der Oese zwei solche nach innen vorspringende Knötchen, welche allmählich ihre Lage ändern — ein Zeichen dafür, dass während des Einziehens des Stieles in die Oese in dieser Verschiebungen vor sich gehen). In Fig. 8, *e* und *f*, sehen wir endlich einen Fall, wo die Ablösung des einen (linken) Cilienrestes sehr spät erfolgt, nachdem derselbe bereits die für *Pythium* gewöhnlich endgültige Form einer mässig langgestielten Oese angenommen hat; der Stiel, welcher sonst erhalten zu bleiben pflegt, wird nach seiner Loslösung von der Spore doch ganz in die Oese eingezogen.

Das Gemeinsame aller dieser mannichfaltigen Einzelfälle ist die Bildung einer Oese durch Umschlagen der Cilie an irgend einer Stelle und Längsverschmelzung zweier Theile derselben in grösserer oder geringerer Ausdehnung, ein Vorgang, der sich eventuell noch einmal an einer anderen Stelle der Cilie wiederholen oder auch an zwei Stellen gleichzeitig stattfinden kann; gemeinsam ist ferner die meist vollständige, seltener partiell bleibende Einziehung des restirenden, fadenförmigen Theiles der Cilie in die gebildeten Oesen. Unwesentlich hingegen und ohne Einfluss auf das endliche Schicksal der Cilie ist es hingegen, ob sie bei diesen Veränderungen an der Spore haften bleibt, oder ob sie sich vor, während oder nach denselben von ihr ablöst. — Die Figuren der Tafel liefern Beispiele dafür, dass in den Details die

Veränderungen der beiden Cilien einer Spore beliebig verschieden ausfallen können; auch kann die Veränderung der beiden Cilien sowohl ungefähr gleichzeitig (Fig. 13, 15), als auch in verschiedenem Grade ungleichzeitig (Fig. 8, 12, 16) erfolgen, sie kann ferner mit gleicher oder ungleicher Schnelligkeit vor sich gehen. Irgend eine constante Verschiedenheit im Verhalten der längeren und der kürzeren Cilie konnte ich nicht constatiren. Ueber die Schnelligkeit, mit der die Veränderung der Cilien erfolgt, kann ich leider keine genaueren Angaben machen, da man bei der Beobachtung keine Zeit hat, auf die Uhr zu sehen; nach ungefährender Schätzung dürfte von dem Moment des Zurruhekommens der Spore bis zum Moment, wo die Umgestaltung einer Cilie vollendet ist, kaum weniger als eine und nicht mehr als zwei bis drei Minuten verstreichen.

Die relativ complicirten Bewegungen der Cilien, welche zur Oesenbildung führen, können wohl kaum anders als activ sein, und ich glaube aus ihnen den Schluss ziehen zu müssen, dass die Cilien noch eine Zeit lang nach dem Zurruhekommen der Sporen lebendig bleiben; wären sie todt und gehorchten nur einfach physikalischen Gesetzen, so wäre zu erwarten, dass sie entweder ganz unverändert bleiben, oder aufquellen, oder aber sich zu einem kugeligen Körnchen contrahiren würden. Allerdings möchte ich glauben, dass das Umschlagen die letzte Lebensäusserung der Cilie ist, die Folge eines bereits pathologischen, zunächst nur local eintretenden Lebensvorganges, welcher seinerseits das Absterben einleitet. Die weiteren, auf die Oesenbildung folgenden Veränderungen des Cilienrestes — das allmähliche Einziehen des fadenförmigen Theiles in die Oese, die Verschmelzung der Oesen, wo deren zwei gebildet waren — bedürfen zu ihrer Erklärung nicht mehr der Annahme der Lebendigkeit, sie können die Folge des einfachen physikalischen Bestrebens zur Oberflächenverminderung sein. — Ich glaube somit, dass nicht die Spore zur Ruhe kommt, weil ihre Cilien absterben, sondern dass umgekehrt die Cilien in Folge des Zurruhekommens der Spore alsbald absterben, und zwar vermuthlich deshalb, weil durch die Ausscheidung einer Zellmembran ihr Zusammenhang mit dem Protoplasma der Spore aufgehoben wird.

## 2. Erstes Schwärmstadium von Saprolegnia.

Zu meiner grossen Ueberraschung fand ich, dass sich hier die Cilien anders verhalten als diejenigen des zweiten Schwärmstadiums, sie werden nämlich in den Körper der Spore aufgenommen. Eine grössere Reihe von Beobachtungen an den beiden untersuchten Species benahm mir die anfänglichen Zweifel und führte mich zur Ueberzeugung, dass das Einziehen der Cilien hier ebenso ausnahmslose Regel ist, wie das (kurz ausgedrückt) Abwerfen derselben im zweiten

Schwärmstadium. In all den Fällen, wo es mir überhaupt gelang, das Verhalten der Cilien oder wenigstens der einen Cilie deutlich zu verfolgen (was beim ersten Schwärmstadium noch schwieriger ist als beim zweiten), sah ich sie eingezogen werden, und nie sah ich auch nur einen Theil einer Cilie ausserhalb des Körpers der Spore bleiben; dementsprechend findet man auch niemals Cilienreste, wie sie im ersten Abschnitt beschrieben wurden, an oder neben zur Ruhe gekommenen Sporen des ersten Schwärmstadiums.

Wenn die Zoospore sich endgültig zur Ruhe gesetzt hat, bleiben auch hier die Cilien zunächst einen Augenblick unbeweglich, in gerade ausgestrecktem oder geschwungenem Zustande (Fig. 17 *a*, 18 *a*, 19 *b*, 20 *a*). Die alsdann beginnenden Vorgänge bieten wiederum eine gewisse Mannichfaltigkeit dar. Der anscheinend häufigste Fall ist das einfache Einziehen der Cilien ohne weitere Complicationen (Fig. 18); man sieht die Cilien sich verkürzen, ohne dass sie gleichzeitig merklich dicker würden (*b*); diese Verkürzung geschieht anfangs langsam, wie zögernd, dann aber wird sie rapid; einen Moment nach dem Stadium *b* sieht man nur noch einen kleinen Stummel der Spore ansitzen (*c*), welcher seinerseits im Handumdrehen ganz verschwindet (*d*). Diesen Vorgang des Einziehens der unveränderten Cilien habe ich wiederholt ganz deutlich und continuirlich von Anfang bis zu Ende verfolgen können.

Die anderen Modificationen scheinen relativ selten zu sein und wurden nur wenige Mal beobachtet. Fig. 17 stellt einen Fall dar, wo eine Cilie zunächst in nicht näher festgestellter Weise (wahrscheinlich durch Umschlagen in der Mitte) eine kleine Oese bildete und dann mitsammt der letzteren eingezogen wurde. Ein anderes Mal sah ich eine Schwärmspore von *Saprolegnia spec.*, bei der die eine Cilie schon während der Bewegung eine kleine Oese am Ende hatte und passiv nachgeschleppt wurde; nach dem Zurruhekommen wurde die betreffende abnorme Cilie ebenfalls mitsammt der Oese vollkommen eingezogen.

Bei der in Fig. 20 dargestellten Spore krümmten sich beide Cilien bald nach dem Zurruhekommen schnell ein, so dass ihre Spitze sich an die Basis anlegte und beide Cilien sich in grosse geschlossene, der Spore anhaftende Ringe verwandelten (*b*); darauf wurden beide Ringe allmählich in die Spore aufgenommen, sie sanken gewissermassen in sie hinein (*c*, *d*). — Ein weiterer abweichender Modus endlich wird durch die Fig. 19 illustriert. Die leicht bogenförmig gekrümmte Cilie (*b*) bewegte sich plötzlich seitwärts, legte sich mit der Spitze an den Körper der Spore an (*c*) und verschwand; sie muss also der Länge nach mit der Spore verschmolzen sein, obgleich dies nicht direct gesehen werden konnte. — Diese beiden letzteren Fälle (welche je zwei Mal beobachtet wurden) lehren, dass die Spore sich bis zum Moment des Einziehens der Cilien noch nicht mit einer Membran umgeben

haben kann, während der normale Fall diese Möglichkeit offen lässt, indem dort das Einziehen der Cilien durch eine feine Oeffnung in der Membran erfolgen könnte.

Das so wesentlich und constant verschiedene Schicksal der Cilien des ersten und des zweiten Schwärmstadiums der *Saprolegnia*-Zoosporen (welch letzterem sich die Zoosporen der Peronosporeen anreihen) kann wohl nicht umhin aufzufallen. Es liegt nahe, diese Verschiedenheit mit dem ungleichen weiteren Verhalten der Sporen selbst in Zusammenhang zu bringen: Nach dem ersten Schwärmstadium, wo den Sporen bevorsteht nach der Häutung nochmals Cilien zu bilden, werden die Cilien eingezogen, die Substanz derselben wird gewissermassen für eine nochmalige Benutzung aufgespart; nach dem zweiten Schwärmstadium (und bei den Peronosporeen, sowie bei dem von ROSEN beschriebenen *Chytridium*), wo die Spore definitiv zur Ruhe gelangt, werden die Cilien als nunmehr überflüssig abgestossen. Dies führt weiter auf den Gedanken, dass die Cilien vielleicht nicht aus einem beliebigen Theil des Cytoplasmas entstehen können, sondern dass es ein besonderes „cilienbildendes“ Plasma (vergl. STRASBURGER's „Kinoplasma“) giebt, welches in jeder Spore nur in beschränkter, für die zwei Cilien gerade ausreichender Menge vorhanden ist. Ich bin natürlich weit davon entfernt zu behaupten, dass es so sei, dazu reichen die vorliegenden Daten bei Weitem nicht aus; ich möchte nur auf diese Möglichkeit hinweisen, welche das hier festgestellte Verhalten der Cilien bei den Phycomyceten verständlich machen würde und es theilweise sogar als nothwendig erscheinen liesse. Bei den von anderen Forschern untersuchten Algen-Zoosporen ist das Verhalten insofern abweichend, als hier (mit Ausnahme von *Ulothrix*) die Cilien eingezogen werden sollen, obgleich das Zurruhekommen ein definitives ist. Es wäre aber jedenfalls erwünscht, die Cilien der Algen-Zoosporen in dieser Hinsicht nochmals eingehend zu untersuchen, zumal da alle von mir nachgesehenen Angaben in der Litteratur höchst lakonisch sind.

Bezüglich der Untersuchungsmethode sei bemerkt, dass sämtliche Beobachtungen an im Hängetropfen befindlichen Zoosporen gemacht wurden. Es empfiehlt sich von einem sporangienbildenden *Saprolegnia*-Rasen ein Stück abzuschneiden und in einen Hängetropfen in eine feuchte Kammer zu bringen<sup>1)</sup>; hat man dies Morgens gethan, so dauert die Production neuer Sporangien meist wenigstens bis zum Abend an, und man hat fortwährend frisches Material an Zoosporen im ersten Schwärmstadium zur Verfügung; am folgenden Tage aber liefert dasselbe Präparat massenhaft Zoosporen im zweiten Schwärmstadium. Ebenso kann man auch mit *Pythium complens* verfahren.

1) Vergl. ROTHERT in COHN's Beiträge zur Biologie der Pflanzen, Bd. V, Heft 2, S. 294 bis 295.

Nach jeder einzelnen gelungenen Beobachtung wurden einzelne ausgewählte Stadien des gesehenen Vorganges sofort nach frischer Erinnerung gezeichnet, unter Hinweglassung aller für meine Frage unwesentlichen Details. Die Tafel XX bringt eine Auswahl aus diesen Zeichnungen. Die so hergestellten Figuren können natürlich keinen Anspruch auf absolute Genauigkeit machen, zumal in Bezug auf die Grössenverhältnisse; das Wesen der Vorgänge dürften sie aber doch mit ausreichender Genauigkeit wiedergeben.

Botanisches Laboratorium der Universität Kasan, im October 1894.

### Erklärung der Abbildungen.

(Sämmtliche Figuren bei der gleichen, durch Messung als ca. 450fach bestimmten Vergrösserung.)

#### Fig. 1—8. *Pythium complens*.

- Fig. 1. Ruhende Spore mit nur einem Cilienrest, mit relativ grosser Oese.
- „ 2. Zu keimen beginnende Spore mit zwei Cilienresten, mit relativ kleinen Oesen. Insertion der Cilienreste deutlich sichtbar.
- „ 3. *a* eine ruhende Spore mit zwei Cilienresten, deren Insertion nicht sichtbar ist. *b* dieselbe, einige Minuten später; die Oese des linken Cilienrestes hat eine geneigte Lage angenommen. *c* dieselbe Spore eine Stunde später, in Keimung begriffen; die Cilienreste sind noch unverändert erhalten, die Oese des rechten hat sich vertical gestellt.
- „ 4. *a* eine vor Kurzem zur Ruhe gekommene Spore, deren längere Cilie (die kürzere wurde nicht beobachtet) an der Spitze eine Oese gebildet hat. *b* die Cilie an der Basis von der Spore abgelöst. *c* und *d* allmähliche Einziehung des Basaltheils der Cilie in die Oese. In der Oese befinden sich zwei kleine, nach innen vorspringende, knötchenförmige Verdickungen, welche langsam ihren Ort wechseln.
- „ 5. *a* eine Spore im Moment des Zurruhekommens; sie hat in diesem Augenblick bestimmt nur eine Cilie, die andere muss schon während der Bewegung abgerissen sein. *b* wenige Augenblicke später: Die Cilie abgeworfen und im Begriff in der Mitte eine Oese zu bilden. *c* ca. eine Minute nach *a* der Cilienrest in einen flottirenden Ring zusammengezogen.
- „ 6. Verhalten der einen Cilie (die andere wurde nicht beobachtet). *a* Moment des Zurruhekommens der Spore. *b* Bildung einer Ausbiegung in der Mitte der Cilie. *c* die Cilie hat sich in der Mitte umgeschlagen und eine Oese gebildet; ihr freies Ende hat sich dem Körper der Spore angelegt. *d* endgültiges Stadium, welches auch nach über einer halben Stunde unverändert bleibt.

- Fig. 7. Verhalten der einen Cilie (die andere Cilie war zwar deutlich, ihr Verhalten wurde aber nicht verfolgt). *a* Moment des Zuruhekommens. *b* die Cilie hat an der Spitze eine kleine Oese gebildet. *c* die Cilie beginnt sich in der Mitte umzuschlagen. *d* Verschmelzung des apicalen Theiles der Cilie mit deren basalem Theil und Bildung einer neuen Oese in der Mitte. *e* Verkürzung des Oesenstiels. *f* Cilienrest in einen sitzenden Ring verwandelt.
- „ 8. Es wurde eine noch lebhaft zuckende Zoospore mit zwei deutlich erkennbaren Cilien in Beobachtung genommen. *a* Moment des Zuruhekommens: die kürzere Cilie ist abgeworfen und liegt ausgestreckt neben der Spore. Im weiteren Verlauf bildet sich an dem einen Ende der kürzeren Cilie in nicht näher verfolgter Weise eine Oese, in welche allmählich der Rest der Cilie eingezogen wird. Die längere Cilie schlägt sich in einer gewissen Entfernung von der Spitze um und bildet eine gestielte Oese, die sich zuletzt ebenfalls von der Spore ablöst. Zwischen den Stadien *a* und *f* verfließen (nach Taxation) ca. zwei Minuten.

Fig. 9 — 10. *Saprolegnia monoica*, zweites Schwärmstadium.

- Fig. 9. *a* eine vor Kurzem zur Ruhe gelangte Spore. Der eine Cilienrest bildet einen frei flottirenden Ring, der andere eine festsitzende, gestielte Oese. *b* dasselbe, etwa 1 Minute später. Beide Cilienreste haben ihre Lage geändert, der frei flottirende Ring hat sich vertical gestellt. *c* dasselbe, 15 Minuten später. Die Spore hat zu keimen begonnen, beide Cilienreste sind noch unverändert erhalten.
- „ 10. *a* eine Cilie, die im Moment des Zuruhekommens einer Spore abgeworfen wurde und neben derselben ausgestreckt liegen blieb. *b* an beiden Enden der Cilie haben sich Oesen gebildet. *c* Einziehen des Mittelstückes der Cilie in die Oesen. *d* Verschmelzung der beiden Oesen in einen Ring.

Fig. 11 - 16. *Saprolegnia spec.*, zweites Schwärmstadium.

- Fig. 11. *a* Spore im Moment des Zuruhekommens. *b* dasselbe ca. 1 Minute später: Beide Cilien in kleine, der Spore anhaftende Ringe verwandelt.
- „ 12. *a* Spore im Moment des Zuruhekommens. *b*—*e* beide Cilien schlagen sich um und bilden Oesen, zuerst die kürzere nahe ihrer Mitte, darauf die längere unweit ihrer Spitze. *f* Endstadium. Die Insertionsstelle der Cilien ist nicht sichtbar.
- „ 13. *a* Spore im Moment des Zuruhekommens. *b* die längere Cilie schlägt sich etwas unterhalb der Mitte um. *c* Oese durch Umschlagen der Cilie gebildet; der Obertheil der letzteren theilweise mit dem basalen Theil verschmolzen, die Spitze dem Körper der Spore angelegt. *d* Basis der Cilie von der Spore abgelöst und mit der Spitze verschmolzen; es resultirt eine einfach gestielte Oese. *e* allmähliches Einziehen des Stiels in die Oese. *f* der Stiel ist eingezogen bis auf ein kleines Spitzchen (welches alsbald ebenfalls verschwindet). — Die kürzere Cilie wurde nur in den Stadien *a*, *d*, *f* beobachtet; sie bildete, vermuthlich durch Umschlagen nahe der Spitze, eine Oese, und verwandelte sich schliesslich in einen der Spore anhaftenden Ring. Die Insertionsstelle der Cilien war nicht sichtbar.

Fig. 14. Verhalten der längeren Cilie einer Spore, deren Contour nur theilweise gezeichnet ist. *a* Moment des Zuruhekommens. *b* die Cilie beginnt sich etwas über ihrer Mitte umzuschlagen. *c* Fortschreiten des Umschlagens und gleichzeitig Ablösung der Cilie an der Basis. *d* Oese in der Mitte der Cilie vollendet und gleichzeitig eine zweite Oese an deren basalem Ende gebildet. *e* der umgeschlagene apicale Theil der Cilie mit deren basalem Theil verschmolzen. *f* das Mittelstück des Cilienrestes in die Oesen eingezogen und diese miteinander zu einem Ring verschmolzen.

„ 15. *a* Spore im Moment des Zuruhekommens; die Insertionsstelle der Cilien nicht sichtbar. *b* in der Mitte der längeren Cilie hat sich eine kleine seitliche Ausbiegung gebildet; die kürzere Cilie hat sich durch eine plötzliche Bewegung nach hinten zurückgeschlagen. — Im weiteren Verlaufe schlägt sich die längere Cilie in der Mitte um und bildet eine Oese, welche sich durch Einziehen ihres Stiels in einen der Spore anhaftenden Ring verwandelt. Die kürzere Cilie löst sich von der Spore ab, bildet an ihrem Basalende eine Oese, und diese wird durch Einziehen des übrigen Theiles der Cilie zu einem frei flottirenden Ring.

„ 16. Abwerfen zuerst der einen, dann der anderen Cilie sofort nach dem Zuruhekommen der Spore. Beide Cilien bilden zunächst Oesen, die eine in nicht näher beobachteter Weise, die andere durch Umschlagen am basalen Ende, und beide verwandeln sich zuletzt, durch Einziehen des fadenförmigen Theiles in die Oesen, in freiliegende Ringe.

Fig. 17. *Saprolegnia monoica*, erstes Schwärmstadium.

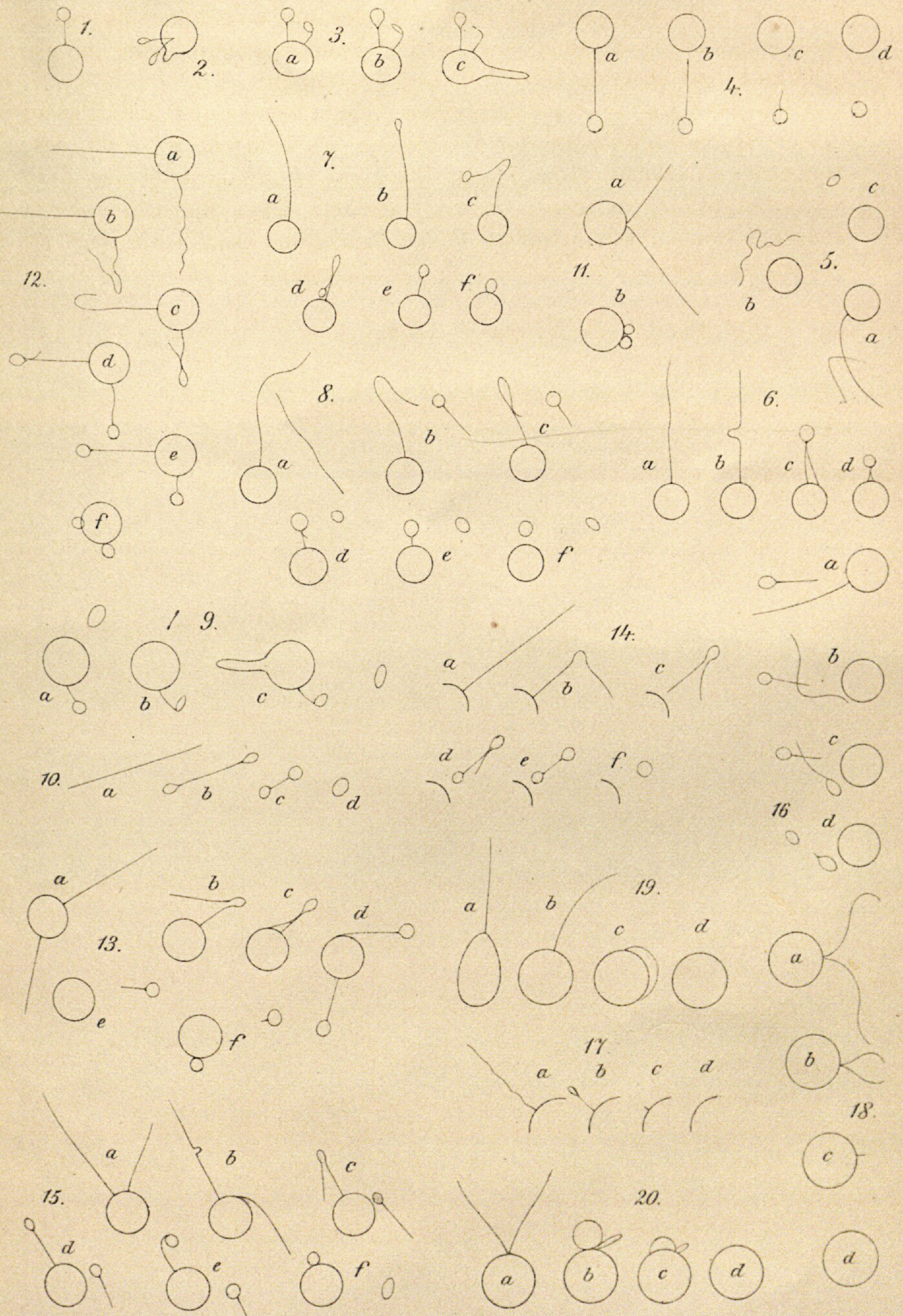
Fig. 17. *a* Theil des Contours einer eben zur Ruhe gekommenen Spore mit der einen Cilie (die andere gelang es nicht zu sehen). *b* die Cilie hat, wahrscheinlich durch Umschlagen in der Mitte, eine kleine gestielte Oese gebildet. *c* der Cilienrest ist bis auf ein kleines Spitzchen in die Spore eingezogen; in *d* ist auch letzteres verschwunden.

Fig. 18—20. *Saprolegnia spec.*, erstes Schwärmstadium.

Fig. 18. *a* eine eben zur Ruhe gekommene Spore. *b, c, d* allmähliches Einziehen beider Cilien in den Körper der Spore.

„ 19. *a* Spore in Bewegung, mit einer Cilie (die andere Cilie gelang es nicht zu sehen). *b* Moment des Zuruhekommens der Spore. *c* die Cilie hat sich mittelst einer plötzlichen Bewegung seitwärts geschlagen und mit der Spitze an den Körper der Spore angelegt. *d* die Cilie ist verschwunden, anscheinend der Länge nach mit dem Körper der Zoospore verschmolzen.

„ 20. *a* Spore im Moment des Zuruhekommens. *b* beide Cilien haben sich umgeschlagen und in je einen grossen Ring verwandelt; der eine Ring liegt horizontal, der andere fast vertical. *c* und *d* allmähliche Aufnahme der Ringe in den Körper der Spore.





# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1894

Band/Volume: [12](#)

Autor(en)/Author(s): Rothert Wladislaw

Artikel/Article: [Ueber das Schicksal der Cilien bei den Zoosporen der Phycomyceten. 268-282](#)