© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

8. Wilhelm Wollenweber: Untersuchungen über die Algengattung Haematococcus.

Mit Tafel XII—XVI und 12 Abbildungen im Text.

Eingegangen am 18. Dezember 1907.

Einleitung.

Wenige Algengattungen haben eine so intensive und andauernde Bearbeitung erfahren wie die Gattung *Haematococcus*. V. FLOTOW, COHN, BRAUN, PERTY, ROSTAFINSKY, HAZEN, BLOCHMANN, um nur die wichtigsten Bearbeiter zu nennen, haben mannigfache Aufklärungen über den Entwicklungsgang dieser Organismen gegeben. Dennoch erschien eine Neubearbeitung in mancher Hinsicht wünschenswert. Einmal ist eine ganze Reihe allgemeiner anatomischer Einzelheiten strittig, wie das Vorhandensein contractiler Vacuolen, die Beschaffenheit der Stigmata, der Bau der Chromatophoren. Damit im Zusammenhang steht die Unsicherheit der systematischen Stellung zu den verwandten Formen *Chlamydomonas*, *Chlorogonium*, *Stephanosphaera*, welche teils an entfernten Stellen des Systems ihren Platz gefunden haben und durch neuere Untersuchungen erst zu einander in nähere Beziehung gebracht sind.

Aber auch der Entwicklungsgang, das Auftreten oder Fehlen geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Fortpflanzung, schienen insoweit eine Neubearbeitung zu erforden, als bei *Haematococcus pluvialis* Kopulationsstadien, die BLOCHMANN für *H. Bütschlii* festgestellt hat, nicht aufzufinden sind. In der Bezeichnung der einzelnen Entwicklungsstadien herrscht ausserdem eine solche Verwirrung, dass es manchmal schwer zu sagen ist, welche Stadien eigentlich gemeint sind.

Es galt also hier einheitliche Gesichtspunkte zu finden, die vielleicht auch für andere Algengruppen mit ähnlichen mannigfaltigen Entwicklungsformen nicht bedeutungslos sind.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Nicht unwesentlich schien es mir, möglichst alle Entwicklungsformen in beliebiger Reihenfolge in künstlichen Kulturen zu erzielen. So konnten einige Bedingungen des Auftretens dieser oder jener Fortpflanzungsart gefunden werden. Es wurde aber nie ausser Acht gelassen, die künstlich erzielten Formen mit ihrem Entwicklungsgange in der freien Natur zu vergleichen.

Zu Vergleichsstudien waren besonders geeignet die flachen Steinmulden der Felseninseln Norwegens, wo ich während meines zweimaligen Aufenthaltes, August und September 1906/07, stets eine grosse Anzahl *Volvocineen* oft in Reinkultur vorgefunden habe. Die Anpassung dieser Algen an beträchtliche Temperaturschwankungen einerseits, an die schnelle Aufeinanderfolge von Trockenheit und Regen andererseits war für biologische Ermittlungen von grossem Werte. Ein Tümpel trocknete in einem Monat eventuell 3—4mal aus und füllte sich wieder mit Wasser, wodurch der Entwicklungszyklus einer Art in kurzer Zeit mehrmals kontrolliert werden konnte.

Zunächst wurden zwei Arten in dieser Weise untersucht. Von einer dieser beiden Arten fand sich später noch eine Varietät, sodass nunmehr Gattungs- und Artmerkmale eindeutiger herausgearbeitet werden konnten. Dazu schien es nicht ohne Wert, durch Änderung der Ernährungsbedingungen festzustellen, ob irgend ein Organ der Zelle in Zahl, Lage und Ausbildung usw. wechselte, da man u. a. bereits wusste, dass einpyrenoidige *Chlamydomonas*-Arten sich in gewissen künstlichen Kulturen in mehrpyrenoidige verwandeln konnten, auch der Chlorophyllgehalt oft grossem Wechsel unterliegt.

Dass die morphologischen Gesichtspunkte sich bisher noch wenig einheitlich ergeben haben, ist z. T. auf die ungenügenden Abbildungen von mancher Art zurückzuführen. Sie sind, obendrein oft ungenau, so verschiedenartig ausgefallen, dass Arten nach ihnen nur schwer als Synonyme festzustellen waren, wodurch grosse Verwirrung entstanden ist.[1])

---

1) So hat BÜTSCHLI (Taf. 43 Fig. 9a) STEIN's (Taf. 15 Fig. 58) Figur des *Chlamydococcus fluviatilis* STEIN als *Haematococcus lacustris* GIROD (= *H. pluvialis* Flotow) abgebildet. HAZEN findet BÜTSCHLI's Figur kopiert von HANSGIRG als *Sphaerella lacustris*, von LANCESTER in seinem Artikel „Protozoa in the *Encyclopaedia Brittanica*" als *H. palustris*. Nach HAZEN stellt indes STEIN's Figur eine *Chlamydomonas* dar, da sie einen roten Augenfleck, eine contractile Vacuole und einen hervortretenden Zellkern zeige; sie habe grosse Ähnlichkeit mit CIENKOWSKI's *Chlamydomonas rostrata*. Letztere hat WILLE später (S. 160) unter den 23 unsicheren *Chlamydomonas*-Arten aufgeführt und ist nach diesem Autor vielleicht eine abnorme Form von *H. pluvialis Flot.* Es wird sich zeigen, welche Angaben der einzelnen Autoren nach meinen Untersuchungen zu vertreten sind.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Trotz der Schwierigkeit in der Identifizierung scheinen doch bei *Haematococcus pluvialis* fast 20 Synonyme sicher gestellt worden zu sein (WILLE 1903).

Da Abbildungen übersichtlicher sind als Beschreibungen, ist auf sie grosse Sorgfalt verwendet und zur besseren Übersicht vorherrschend der Massstab 1 : 1000 gewählt worden.

Die Farben der Organismen sind zwar meist bedeutungslos für die Systematik, immerhin aber bieten sie für das Auge einen bequemen Anhaltspunkt. Sie sind daher möglichst naturgetreu wiedergegeben worden. Der Farbe der Figuren liegt der Eindruck zugrunde, den im hellen Tageslicht ein mit einer Ölimmersionslinse bei fast offener Blende betrachtetes Objekt darbietet. Um vom Tageslichte unabhängig zu sein, wurden die Farbentöne des mikroskopischen Bildes mit Tusche[1]) auf weissem Karton aufgetragen und dann festgestellt, wieviel von jeder Einzelfarbe zur Mischung des Farbentons nötig war.

Ich hatte z. B. gelb (ge), carmin (ca), sepia (se) zur Verfügung und berechnete die Haematochrom-Farbtöne Taf. XV, Fig. 6 wie folgt:

Fig. 6b = 2 ge + 1 ca
„ 6c = 1 ge + 1 ca
„ 6d = 1 ge + 1 ca + 1 se[2])

Wo eine Benennung der Farbe notwendig wurde, ist die Tabelle von GÜNTHER WAGNER's Pelikanfarben benutzt worden.

Es sei mir an dieser Stelle gestattet, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geh. Regierungsrat Professor Dr. KNY zu Berlin und Herrn Professor Dr. WILLE zu Kristiania, für die mannigfache Anregung und Unterstützung bei meiner Arbeit meinen Dank auszusprechen. Ebenso bin ich Herrn Privatdozenten Dr. W. MAGNUS für das meinen Untersuchungen gewidmete Interesse zu grossem Danke verpflichtet.

Allgemeines.

Um den Entwicklungsgang einer *Haematococcus*-Art kurz wiederzugeben, sei *H. Droebakensis*, deren Entwicklung ich am genauesten verfolgt habe, als Beispiel herausgegriffen. Aus einer kugelrunden,

---

2) GÜNTHER WAGNER's unverwaschbare Ausziehtusche.

3) Es stellte sich später heraus, dass völlig haematochromerfüllte Aplanosporen von *H. pluvialis*, wenn sie auf weissem Karton aufgetrocknet waren (Tafel XV, Fig. 6a), dieselben Farbtöne Fig. 6b, 6c, 6d zeigten, je nach Dicke der Aplanosporenhaufen. Diese Beobachtung war für die Praxis der Darstellung nicht ohne Wert.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

von einer dicken Hülle umgebenen ruhenden Zelle (Fig. 1a) kommen bei der Keimung ein oder mehrere ovale bewegliche Zellen mit zwei beweglichen Flimmerfäden am vorderen Ende hervor. Diese Zellen wachsen heran (Fig. 1b) und entwickeln eine mehr oder weniger dicke Hülle, durch die sich feine Fäden, die vom Zellleibe ausstrahlen, hindurchziehen können. Diese beweglichen Zellen ver-

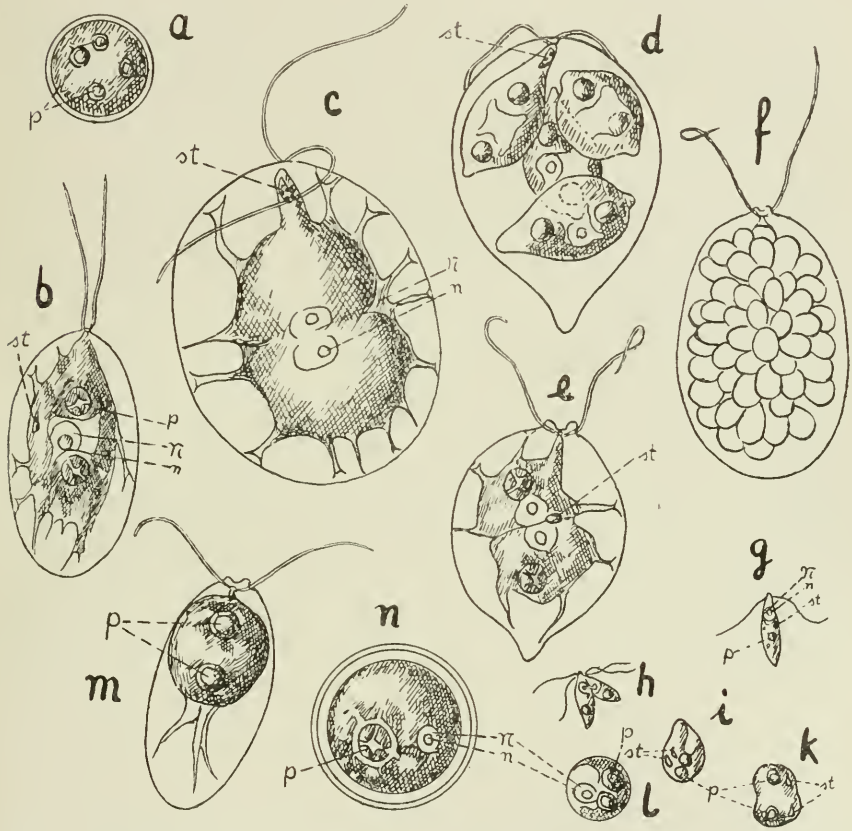


Fig. 1. Entwicklungsformen von *Haematococcus Droebakensis* (*d* und *e* beziehen sich auf *H. Droebakensis* var. *fastigatus*). Vergr. 1000.

mehren sich beliebig oft durch Vier- (Fig. 1d) oder Achtteilung und bringen gleichartige Gebilde hervor. Dieser sog. ungeschlechtlichen Fortpflanzung steht die geschlechtliche gegenüber. Bei letzterer werden anstatt vier oder acht junger Zellen 64, ja bis über 100 in der Mutterzelle, deren Bewegung fortdauert, gebildet (Fig. 1f). Diese winzigen nackten Entwicklungsformen haben annähernd die Gestalt der Mutterzelle (Fig. 1g). Sie verschmelzen zu zweien (Fig. 1h-k) zu einer kugelrunden Zelle (Fig. 1l), die sich bald mit einer Hülle

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

umgibt, wächst (Fig. 1n) und nach einiger Zeit einer neuen beweglichen Generation das Leben geben kann. Die bewegliche normale Zelle kann auch direkt in den Ruhezustand übergehen, indem sich der Plasmakörper abrundet (Fig. 1m) und in der Mutterhülle mit einer neuen Membran umgibt. Die Mutterhülle verschwindet später. Solche Kugelzellen wachsen und verhalten sich im ganzen wie die vorher beschriebenen ruhenden Zellen.

Bei der wissenschaftlichen Benennung der zahlreichen Entwicklungsformen liegt nun eine Schwierigkeit darin, dass eine grosse Anzahl synonymer Bezeichnungen im Laufe der Zeit in der Literatur Eingang gefunden haben, deren willkürliche Benutzung die Übersicht erschwert:

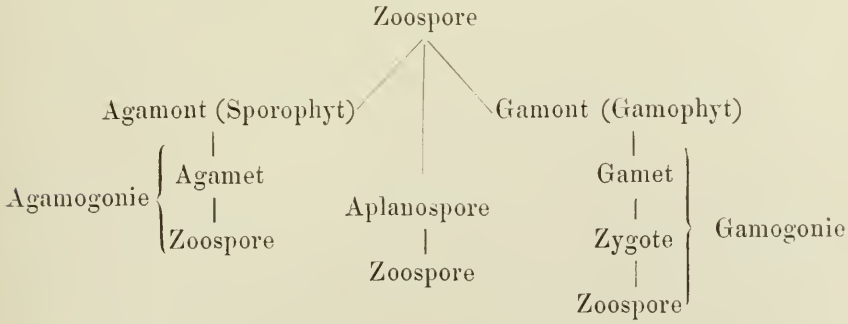
Die kugelrunde ruhende Zelle (Fig. 1a und n) wird manchmal in der Literatur ohne Rücksicht auf ihre Entstehungsart (geschlechtlich oder ungeschlechtlich) benannt: Zygote (Braun, 1852), Cyste (Cienkowski, 1865, Freund, 1907)[1]. Die normale bewegliche Zelle (Fig. 1b): Schwärmzelle (Cohn, 1850), vegetative Primordialzelle, Macrogonidium (Hieronymus, 1887, Cohn, 1850), Zoospore, vegetative Zelle (verbreitetste Bezeichnung), Megazooid (Hazen, 1899), Zoogonidia (West, 1904). Die Individuen der ungeschlechtlichen Generation (Fig. 1c, d, m): Sporophyt (vgl. Oltmanns 1905, S. 269), Agamont (Hartmann, 1903). Die Teilungsprodukte (Fig. 1d) der letzteren: Tochterzoospore (allgemeine Bezeichnung), Zoospore (Oltmanns, 1904 S. 142), Agamet (Hartmann, 1903). Das diese Teilungsprodukte enthaltende Organ: Sporangium, Zoosporangium (allgemeine Bezeichnung, Wille, Dangeard, West), Agametangium (Hartmann, 1903). Die Individuen der geschlechtlichen Generation (Fig. 1e und f): Gamophyt (vgl. Hartmann, 1903), Gametophyt (vgl. Oltmanns, 1905 S. 269), Gamont (Hartmann, 1903); deren Teilungsprodukte (Fig. 1f, g, h): Gameten (allgemeine Bezeichnung), Microgonidien, Microzoosporen (Hieronymus, 1887), Microzoogonidien (Schmidle, 1903), Microzooid (Hazen, 1899). Das diese Teilungsprodukte enthaltende Organ: Gametosporangium (Dangeard, 1899) Gametangium (Wille, 1903, Hartmann, 1903). Die durch Kopulation entstandene kugelrunde Zelle wird allgemein Zygote genannt (Fig. 1l).

Es schien also ratsam, die in dieser Arbeit gewählten Bezeichnungen vorher zusammenzustellen. Eine ruhende Zelle habe ich Zygote (Fig. 1l und n) genannt, wenn sie durch Verschmelzung

1) Dauerzustände von *H. pluvialis* werden von Braun (1851) Zygote, von Freund (1907) Cyste genannt, trotzdem bisher nur ein Dauerzustand, nämlich die durch Kontraktion des Plasmakörpers entstandene runde Zelle (Aplanospore) bei der Regenalge festgestellt worden ist.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

zweier winzigen Geschlechtszellen hervorgegangen ist; Aplanospore (Fig. 1a), wenn sie durch Abrundung des plasmatischen Inhalts (Fig. 1m) aus der normalen beweglichen Zelle entstanden ist. Beginne ich den Entwicklungszyklus mit der Zygote und Aplanospore, so entstehen bei der Keimung aus beiden Ruheformen die normalen beweglichen Zellen, die Zoosporen (Fig. 1b). Diese können sich nun ungeschlechtlich, agamogen vermehren (ungeschlechtliche Vermehrung, Agamogonie). Zoosporen dieser Vermehrungsart nenne ich speziell Agamonten, im Gegensatz zu Gamonten, den Vertretern der geschlechtlichen Generation (Gamogonie). Bei der Agamogonie entwickeln sich im Agametangium des Agamonten wieder Zoosporen, bei der Gamogonie im Gametangium des Gamonten (Fig. 1e) die Gameten (Fig. 1f). Als Produkt der Kopulation (Fig. 1h) zweier Gameten (Fig. 1g) entsteht die Zygote (Fig. 1l). Die beiden Vermehrungsarten fasse ich unter dem Worte Cytogonie, cytogene Propagation d. h. Fortpflanzung durch Propagationscyten zusammen. Ich bin in vieler Hinsicht der von HARTMANN (1903) vorgeschlagenen Bezeichnungsweise gefolgt. Dieser hat, glaube ich, in äusserst glücklicher Weise Entwicklungsformen und Fortpflanzungsweisen treffend benannt. Seine meist kontradiktorischen Benennungen haben den Vorteil, in der niederen Zoologie und Botanik in gleicher Weise verständlich zu sein, auch hat er die in der in- und ausländischen Literatur üblichen möglichst berücksichtigt. Es mag darauf hingewiesen sein, dass bei höheren Kryptogamen seit langem die Benennungen: Sporophyt für die geschlechtslose, Gamophyt für die geschlechtliche Generation existieren. Diese könnten vielleicht mit gleichem Recht auch für die Thallophyten eingeführt werden. Schematisch zusammengestellt haben wir folgende Entwicklungsformen:



© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

I. Die Arten der Gattung Haematococcus.

A. *Haematococcus Droebakensis* WOLLENWEBER (1907). Taf. XII und XIII.

Diese Art fand sich im September 1906 und 1907 auf der Felseninsel Smaa Skaer bei Dröbak (Kristiania Fjord) in den Süsswassermulden des Granitgesteins.

Sie ist nahe verwandt mit *H. Bütschlii* (BLOCHM. 1886), aber weicht doch im einzelnen weit genug ab, um als eigene Art angesehen werden zu müssen[1]).

Die Zoospore von *H. Droebakensis* hat die für die ganze Gattung *H.* typische meist ziemlich ausgedehnte Membran, die mantelartig den Protoplasmakörper umhüllt. Die Membran be-

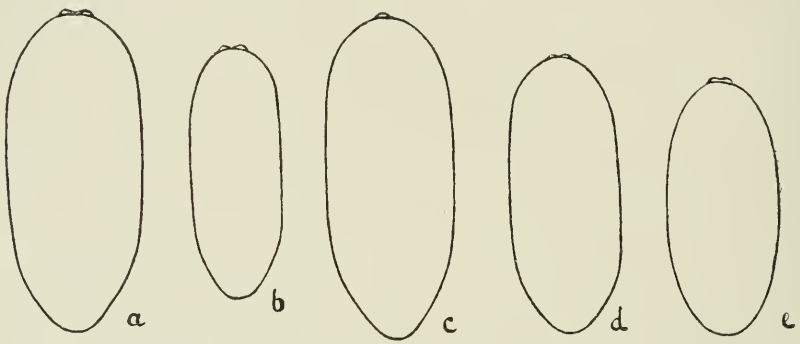


Fig. 2. Verschiedene Zellformen von *H. Droebakensis* (optische Längsschnitte). Vergr. 1000.

stimmt die Grösse der Zoospore; dehnt sie sich in wasserreichen aber nährstoffarmen Medien sehr stark aus, so zieht sie den Protoplasmakörper gewissermassen auseinander. Die Grössenverhältnisse schwanken unter dem Einflusse des Mediums so stark, dass die Durchschnittszoospore in einer etwa $^2/_3$ pCt. Nährsalzlösung 36 μ lang, 23 μ breit, in 0,2 pCt. kuhmisthaltigen (d. h. 0,2 *g* Kuhmist auf 100 *ccm* H_2O) Wasser etwa 50 μ lang wurde.

In letzterem konnten sogar Längen von 70 μ, Breiten von 35 μ, in ersterem (Tabelle I) Längen von 43 μ, Breiten von 37 μ gemessen werden. Im ganzen ändert sich die Länge williger als die Breite.

Die Umrissform der Membran kommt der eines Eies am nächsten und kann einen stumpf- oder gestreckt-ovalen Längsschnitt auf-

1) Da die Unterschiede nur Artbedeutung haben, konnte für den allgemeinen Bau der Zelle an Originalliteratur mit benutzt werden:
BLOCHMANN (1886), HAZEN (1899), SCHMIDLE (1903).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

weisen. Ein Blick auf die Figur 2a—e der letzteren Form zeigt deren schwache Neigung, in eine konische Spitze zu enden. Die Spitze ist aber wieder abgerundet. Obwohl dieser eigentümliche Umriss der Membran in nährschwachen Medien einem regelmässigen Oval Platz machen, sich auch besonders bei den Individuen der Cytogonie häufig verlieren kann, bin ich doch geneigt, ihn als typisch zu deuten. Für eine Asymmetrie z. B. einseitige Abplattung, wie bei *Chlamydomonas Ehrenbergi* GOROSCH. (1891) festgestellt ist, sprechen keine Anzeichen bei der zweipyrenoidigen normalen Zoospore. Den vorderen Pol ziert eine Membranwarze (Taf. XIII Fig. 18), deren Gestalt ein Bild veranschaulichen möge: Man denke sich die beiden Geisseln zusammenhängend als einen Draht, der in der Mitte krumm gebogen ist so, dass seine zwei gleichen Schenkel einen beliebigen

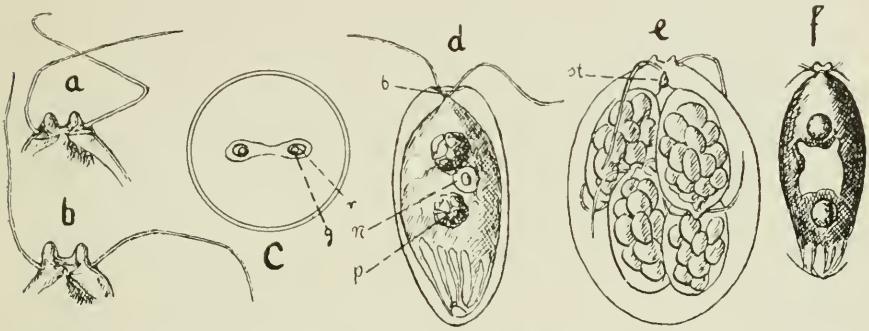


Fig. 3. *H. Droebakensis.* *a—c* Membranwarzen, *a*, *b* Aufriss, *c* Grundriss. Vergr. 2000. *d* Zoospore mit trichterförmiger Einsenkung (*b*) des vorderen Membranpoles nach Behandlung mit Wasser entziehenden Mitteln. *e* Agamont, dessen vier Agameten schon vor dem Ausschwärmen zur Gamogonie geschritten sind. *f* Zoospore im optischen Längsschnitt, mit scharf begrenztem Chromatophor. *d—f* Vergr. 1000.

Winkel miteinander bilden. Über diesen Winkel sei ein Pferdesattel-ähnliches Gebilde gelegt, dessen Längsseiten drahtumschliessend zusammengehalten werden. So wird man Grundriss (Fig. 3c) und Aufriss (Taf. XIII Fig. 18 und Textfig. 3a und b) der Membranwarze sich vorstellen können; Textfigur 3a u. b sind jugendlichen Individuen entlehnt, deren Warze besonders gut ausgebildet sein kann[1]). Die Membran der Zoospore besteht aus zwei Schichten. Eine derbe, etwa $^1/_3$ μ dicke Schicht begrenzt sie nach aussen, ihre Hauptmasse jedoch bildet ein mir unbekannter Stoff, dessen Brechungsexponent von dem des Wassers sehr wenig verschieden ist. Dieser Stoff ist sehr nachgiebig, da beim Verdunsten des Beobachtungstropfens der

1) Die Schattierung lässt die Membransättel übertrieben deutlich hervortreten. In natura erscheinen sie so zart und durchsichtig, dass sie nur bei Beobachtung mit Immersionslinsen und schrägem Lichteinfall etwas deutlicher werden.

Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Protoplasmakörper explosivartig sich ausdehnt und in die Membran eindringt. Erst die äussere dünne Schicht bietet seinem Vordringen Widerstand, weshalb sie bedeutend fester sein muss. Sie zeigt sich nicht selten schon im nicht fixierten Präparate als eine perlschnurartige Kette, also aus kleinen Körnchen bestehend (Taf. XIII Fig. 18k). Die Gestalt der Körnchen liess sich wegen ihrer Kleinheit nicht unterscheiden, weshalb der Nachweis einer eventuell porenartigen Beschaffenheit dieser äusseren Schicht nicht erbracht werden konnte. Ob diese zwischen letzterer und dem Protoplasmakörper gelegene, oft sehr ausgedehnte Schicht von wässeriger oder sehr dünn gallertartiger Substanz erfüllt ist, liess sich nicht feststellen Die Annahme einer Cellulosebeschaffenheit der Membran ist mir nach allen Versuchen durchaus unwahrscheinlich. Eine dünne Gallerte ist auch nicht ohne weiteres anzunehmen. Eine deutliche Blaufärbung dieser Hauptschicht besonders mit Jod + Schwefelsäure habe ich zwar erhalten, aber es stellte sich heraus, dass zuerst nur der Protoplasmakörper sich blau färbte, dass erst ein leiser Druck auf das Deckglas die Blaufärbung auf die Membran übergehen liess: die durch Jod + Schwefelsäure z. T. gelöste Stärke des Protoplasmakörpers war teilweise in die Membran ausgetreten und hatte diese gefärbt. Der Protoplasmakörper wurde dann wieder durchsichtiger und zeigte das Chlorophyll noch in blassgrüner Farbe. Diese erst nachträgliche Färbung und die Herkunft der Färbung sprechen entschieden gegen das Vorhandensein einer Cellulosemembran. Der äusserst schwache blaugrüne Schimmer, der der äusseren Membranschicht in natura zukommt, blieb nach wie vor unverändert.

Protoplasmakörper.

Die Membran schliesst den gewöhnlich radiär um die Längsachse gelagerten Protoplasmakörper ein. Er ist birnförmig mit mehr oder minder sich verjüngender Spitze. An den Längsseiten liegt ihm die Membran meist dichter an, als am hinteren Pol (Taf. XIII Fig. 11, Taf. XII, Fig. 2, 4, 11), besonders bei jüngeren Individuen, doch ist auch der umgekehrte Fall nicht selten, dass er fast an die äussere Membranschicht heranreicht (Taf. XIII, Fig. 1), seitlich aber sich weiter von ihr entfernt. Von einer typischen Anpassung des Protoplasmakörpers an die äussere Membrangestalt oder umgekehrt ist also keine Rede.

Plasmafortsätze.

Der Protoplasmakörper grenzt sich gegen die dünn konsistente innere Membranschicht durch ein etwa $^1/_3\,\mu$ dickes Häutchen ab.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Von diesem strahlen Plasmafortsätze aus, plasmatische Schläuche, die, sich allmählich verjüngend, in die äussere Membranschicht verlaufen (Taf. XII, Fig. 5). Sie können sich wiederholt verzweigen und bilden vielleicht unter der eben erwähnten Schicht ein äusserst zartes Netz. Ein solches Netz zeigen nämlich Präparate, die mit Congorot oder mit Jod + Schwefelsäure behandelt sind, sehr deutlich. Die Plasmafortsätze strahlten bei Zoosporen der dem Fundort entnommenen Wasserprobe zuerst in 4- bis 6-Zahl am hinteren Pole aus (Taf. XIII Fig. 1), sodass sich damals ein konstantes Artmerkmal vermuten liess.

Die Produkte späterer Kulturen (Taf. XII, 1 a, 2, 5, 6, 7) belehrten mich eines anderen und machten den Rückschluss wahrscheinlich, dass ich vorherrschend Agamonten und Gamontengeneration einer Kultur von mir gehabt hatte; der starke Vermehrungsdrang hatte eine typische Zoospore mit zahlreichen Plasmafortsätzen gar nicht mehr aufkommen lassen. In kräftigen normalen Kulturen wächst der ausgeschwärmte Agamet erst nach zwei bis drei Tagen wieder zur vermehrungsfähigen Zoospore heran, in gewissen Kulturen aber ist er schon früher reif. Später gelang es mir, in einer mit Nährsalzen und Kuhmistwasser angekeimten Kultur eine Epidemie frühreifer Generationen horvorzurufen. Als Kuriosität führe ich den Fall an, dass schon im Agametangium eines Agamonten die Agameten zu Gamonten herangereift und bereits in Gametenteilung begriffen waren (Fig. 3e). Die Gameten (Taf. XII, Fig. 12b u. c) solcher kleinen Gamonten (Taf. XIII, Fig. 20) zeigten die normale Kopulation.

Die Plasmafortsätze lebender und mit OsO_4 getöteter Zoosporen enthalten kleine Körnchen, die je nach dem Lichteinfall heller oder dunkler als die übrige Masse der Fortsätze erscheinen (Taf. XII, Fig. 1 a).

Die sonderbaren Gestaltungen (Fig. 9 und Taf. XII, Fig. 6) der Plasmafortsätze sind vielleicht auf die infolge osmotischer Spannungsdifferenzen anzunehmenden Wirkungen von Druck und Zug zurückzuführen. Wird die Oberflächenspannung sehr klein, werden sie eingezogen. Die Oberflächenspannung beruht auf dem Inhalt der Zelle und der umgebenden Flüssigkeit. Verändert sich die Konzentration des Nährmediums, so wird die Oberflächenspannung auch geändert, wenn sie sonst konstant ist.

Man könnte die Plasmafortsätze mit OLTMANNS als verzweigte Tüpfel ansprechen, falls beim Hineinquellen des Protoplasmakörpers in die Membran solche Kanälchen ausgespart würden. Das starke Wachstum der äusseren Membranschicht, das verhältnismässig geringe Wachstum des Protoplasmakörpers, das Verschwinden der frag-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

lichen Gebilde in konzentrierten Nährmedien sprechen aber gegen eine solche Analogie.

Der Protoplasmakörper verjüngt sich nach dem vorderen Pole zu und tritt mit der Membranwarze in Verbindung.. Vielleicht bekommt er seinen Halt durch das stark färbbare, bekannte Körnchen (Taf. XIII, Fig. 18 kn), von dem die beiden Geisseln auszugehen scheinen.

Geisseln.

Die Geisseln, die durch die dütenförmigen Röhrchen des Membransattels hindurchgehen, sind fast überall gleich dick. Ihre Länge ist annähernd $^2/_3$ des Durchschnittes des grössten und ungefähr dem Durchschnitt des kleinsten Zelldurchmessers gleich (Tab I.). Geissellängen wurden bis 35 μ gemessen.

Chromatophor.

Von besonderer Bedeutung für die Zoospore ist der grüne Chromatophor. Dieser wird in nährarmen Medien so zart, dass BLOCHMANN (1886, S. 4) an diffus verteiltes Chlorophyll denken konnte. SCHMIDLE (1903) schwankte ebenfalls, entschied sich indes für einen netzförmigen Bau des Chromatophors, da letzterer aus vacuoligen Flecken und anastomosierenden Strängen zusammengesetzt sei (vgl. s. Fig. 1 und 3). Vergleicht man meine frühere Figur (1907, Taf. XII, Fig. 11) und die Figuren (Taf. XII, Fig. 4, 7, 9, Taf. XII, Fig. 1) mit vorher genannten Figuren, so sieht man eine weitgehende Ähnlichkeit. Ich muss gestehen, dass ich zu einer anderen Auffassung erst durch Modifikation der Nährlösung und sorgfältige Beobachtungsmethoden (künstliches Licht, Filtrierung desselben, ausschliessliche Anwendung der Ölimmersionslinse) gelangt bin. Ist man mit der Kultur erst ein wenig vertraut, so hat man es in der Hand, einzelne Organe zu kräftigen, so dass deren Struktur deutlicher wird.

Meine vergleichenden Untersuchungen während eines Jahres haben mich zu folgenden Schlüssen über Lagerung, Bau und Struktur des Chromatophors der Zoospore geführt: Die Lagerung der ziemlich dicken Chromatophorenschicht ist eine peripherische; eine Birne, die mehr oder weniger stark ausgehöhlt ist, kennzeichnet seine gewöhnliche Gestalt und räumliche Ausdehnung (Taf. XII, Fig. 1a, 2, 5). Der äusseren Form würden also die vielfach verwendeten Attribute „kelch-, glocken-, scheiben- und becherförmig“ zukommen, besser könnte man von zwei Bechern oder Kelchen reden (Fig. 3f), die im Äquator der Zelle miteinander verschmolzen sind.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Der Chromatophor ist nach innen nicht immer gleich scharf und selten so scharf abgegrenzt wie z. B. bei Fig. 3f, sondern tönt sich häufig nach der Leibeshöhle ab.[1]) SCHMITZ (1882, S. 31) nimmt im Chromatophor der Algen zweierlei Substanzen an, eine farblose Grundsubstanz und die färbende Lösung in derselben. OLTMANNS referiert (1905, S. 115) über die auch ihm mehr zusagende Auffassung von A. MEYER und SCHIMPER, nach der in Hohlräume (Vacuolen) des farblosen Stroma minimale zähflüssige grüne Massen (Grana) eingelagert sind. O. schliesst, die Grana müssten bei den Algen dann so klein und so zahlreich sein, dass sie mit unseren heutigen Hilfsmitteln der mikroskopischen Technik nicht wahrgenommen werden können. Die Entscheidung dieses Punktes kostete mich viel Zeit, da die gewöhnlichen Kulturen nur Individuen von 43 μ (Tab. I) lieferten.

Erst als mir Riesenzoosporen von 70 μ Maximallänge zu Gebote standen, gab die Beobachtung sicherere Aufschlüsse. Eine wasserreiche (500 *ccm*), nährstoffarme [1 *g* Kuhmist bei 60° sterilisiert[2])] Kulturlösung (also 0,2 pCt.) vergrösserte die gewöhnlichen Zoosporen fast um das doppelte, dagegen war die Vermehrung schwächer; sie erfolgte meist durch Zweiteilung. Der Standort der Kultur war ein mässig belichteter. Diese Rieseninividuen stellen wahrscheinlich alte ausgewachsene Zoosporen dar, deren Vermehrungsdrang durch die mühsame Ernährungsweise herabgesetzt worden ist. Sie sind aber typisch gebaut (ringsum Plasmafortsätze, Stigma bis $5^1/_2$ μ l, Chromatophor von grüner Farbe), nur erscheinen die Elemente ihres Chromatophors grösser und mehr gelockert. Ich kann daher an ihnen besser untersuchen, was ich über den typischen Chromatophor wissen will.[3])

Zur Veranschaulichung des Chromatophors stelle man sich ein Mikrozellenwerk vor, jede Mikrozelle als ein Gerüst von grünen Röhren. Diese Röhren enthalten häufig äussert winzige Körner,

---

1) Die schärfste Scheidung zwischen Chromatophor und Leibeshöhle zeigten Individuen (Fig. 10) aus einer im Mai 1907 einschlagenden Reagensglaskultur, deren Nährmedium ausser den Salzen der KNOP'schen Lösung vor allem noch Saccharose und Asparagin enthielt. Eine solche Nährlösung mit organischen Substanzen, liess sich nie ganz frisch verwenden.

2) In Regenwasser aufgelöster Kuhmist, zu einem dünnen Brei verrührt, wurde auf Fliesspapier aufgetrocknet. Dies geschieht vielleicht am besten in einem Filtriertrichter, indem durch langsames Filtrieren des Breiwassers die feineren, festen Bestandteile an dem rauhen Papier teilweise haften bleiben, die gröberen nach unten sinken. Dieses Nährfliesspapier sättigt, stückweise dem Kulturwasser zugefügt, dieses allmählich mit den Nährsubstanzen.

3) Die Kultur hielt sich sechs Wochen auf gleicher Höhe, so dass Befürchtungen, man habe es mit einer anormalen oder degenerierten Kultur zu tun gehab', keinen Boden finden konnten.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

deren Maximalgrösse auf $^1/_3$ μ geschätzt wurde; letztere liegen nicht dicht nebeneinander, sondern lassen einen Raum von etwa $^1/_3$ μ zwischen sich.[1])

Diese Körnchen sehen bei wechselndem Lichteinfall bald heller, bald dunkler grün aus. Nun fragt es sich, ob wir es hier mit Chlorophyll-Grana zu tun haben oder mit Stärkekörnchen oder anderen Einlagerungen des grünen Röhrengerüstes. Denn dass sie grün erscheinen in grünen Röhren ist klar, aber kein Beweis für ihre Eigenfarbe. Die Jodbehandlung liess sie indes unverändert; beim Zerdrücken der lebenden Zoospore zeigten sich ferner grüne Tröpfchen, aber es blieben zu viele jener Körner in den grünen Röhren, um sie für das Auftreten der Tröpfchen verantwortlich zu machen. Die Entscheidung wird dadurch noch schwieriger, dass Chlorophyllkörper bzw. -tropfen in normalen Zoosporen überhaupt immer auftreten, besonders in der äusseren Chromatophorenschicht, teils der letzteren aufliegend oder in den Maschen des grünen Gerüstes. Treten sie sehr zahlreich auf, so tritt das grüne Gerüst nur noch schwach hervor.

Bekanntlich ist das Vorkommen von Chlorophyllkörnchen von MIGULA (1890) für *Gonium*, *Volvox*, *Pandorina Eudorina* und *H. pluvialis* bereits festgestellt worden. MIGULA vermutete damals schon, dass sie verbreiteter sein könnten, als man bei den niederen Algen erwartete. Beim Blick auf den Chromatophor stösst man nicht selten auch auf winzige Stärkekörner von länglicher oder rundlicher Gestalt, doch ist mir ihre Lage nicht ganz klar. Liegen sie in den Mikrozellen, den grünen Röhrchen an oder in den grünen Röhrchen selbst, aus dem sie eventuell wie ein Exkret herausquellen? Die Entscheidung ist subtil, doch werden bei Durchnahme der Aplanosporen von *H. pluvialis* noch einige Erörterungen angeknüpft werden. Der optische Querschnitt und die Oberflächenansicht des grünen Gerüstes ergaben ein grünes Flächennetz aus unregelmässigen Figuren, verschobenen 3, 4, 5-Ecken. Dieses Netz ist enger in Kulturen bei hellem Lichte, weiter in solchen bei gedämpftem Lichte. Die Aufrollung der Frage nach dem Sitz des Chlorophylls ist nicht gleichgültig, da BREDOW (1891) S. 402 und 412 findet, dass das Grundgerüst der Chlorophyllkörper von Phanerogamen Schwammstruktur zeigt und in den Maschen des Schwammes vornehmlich der grüne Farbstoff liegt. Ob auch die Balken des Schwammgerüstes Farbstoff führen oder von dem durchscheinenden Farbstoff gefärbt erscheinen, konnte er auch nicht ermitteln; er kann aber den An-

---

1) Grössen unter 1,4 μ (Wert eines Mikrometer-Teilstrichs bei Benutzung von Ölimmersion $^1/_{16}$, Ocular III und Tubuslänge 145 *mm*) konnten nur schätzungsweise ermittelt werden.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

gaben SCHMITZ's, der das für Algen und einige Phanerogamen behauptet, nicht beistimmen. Er hat nie beobachtet, dass gefärbte Fibrillen einen farblosen Hohlraum durchsetzen. Ich fand indes vorherrschend die Röhren (= Fibrillen) des Gerüstes grün, konnte aber auch häufig grüne Körnchen in den Maschen des Gerüstes, sogar ausserhalb, gelegentlich auch in den Plasmafortsätzen beobachten.

Die besprochenen grünen Röhren und Körner des Chromatophors dringen meist noch ein Stück in die Plasmafortsätze ein, so dass diese grün gefärbt erscheinen.

Der Chromatophor ist von Zellplasma durchtränkt. Dieses ist feinkörnig oder, besser gesagt, von hyaliner Grundsubstanz, die dunkle Körnchen unbekannter Natur einschliesst. Das Zellplasma dringt also auch in die besprochenen Fortsätze ein.

Pyrenoide.

In den Betrachtungen über das grüne Baugerüst der Zoospore hat ein wichtiges und überall unter den Algen sehr verbreitetes Organ, das Pyrenoid, noch keinen Platz gefunden.

Es tritt bei *H. Droebakensis* in Zweizahl auf. Betrachten wir die Zoosporenform als Ellipsoid, so bestimmen dessen Brennpunkte die normale Lage (Taf. XII, Fig. 4p, 9p) der Pyrenoide. Ihre Grösse schwankt, bei 7 μ liegt das Maximum ihres Durchmessers, wenn die Hülle (Fig. 11, 12) mitgerechnet und diese als mehr oder weniger modifizierte dickwandige (bis 1 μ) Hohlkugel angesehen wird (Taf. XIII, Fig. 17a, b, c, d). Rings um jedes Pyrenoid erscheint bei kräftig entwickelten Zoosporen der Chromatophor dunkler grün (Taf. XII, Fig. 1a), da sein Röhrengerüst (Taf. XII, Fig. 5, 7) sich hier verdichtet. Ohne Fixierung, Färbung, Mikrotomschneiden ist der Bau dieses Organs bei kräftig entwickelten Zoosporen gut zu erkennen.

Die gewonnenen Eindrücke verstärken sich bei Färbung mit Eosin + Jodjodkalium (ein paar Minuten nach vorheriger Fixierung mit OsO_4 (1 pCt.). Danach zeigt die Oberflächeneinstellung ein Polyedernetz (Fig. 4a, Taf. XIII, Fig. 17b, c), das hell erscheint gegen einen dunkleren Untergrund, der sich mit Jod bläut, also Stärke einschliesst. Wir haben also die Stärkehülle (a) des Pyrenoides vor uns, umschlossen vom Chromatophorengerüst (chl. s) Der optische Querschnitt (Fig. 4b) zeigt rings einen grünen Kranz, dessen Inhalt sich mit Jod bläut, also die Stärkehülle, innen einen rundlichen oder schwachpolyedrischen, scharf konturierten Kern, der mit Eosin sich rötet, im Kerne endlich ein rundliches Binnenkörperchen (Bk),

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

von dem eine Anzahl feiner Kanälchen (r) radiär ausstrahlt. Die Strahlen scheinen sich fortzusetzen durch die Stärkehülle (c). Die Kanälchen zerlegen den Kern, das eigentliche Pyrenoid, in windmühlenflügelartige Felder, die mir wiederum bei starker Ausbildung des Pyrenoides strahlig schraffiert vorkamen. Das Bild dieses optischen Querschnitts bot sich mir ebenfalls bei Arten der Gattung *Chlamydomonas*[1]). Es ist mir nicht geglückt, die schwebenden Fragen nach Entstehung und Funktion der Pyrenoide der Lösung näher zu bringen. Morphologisch interessiert wohl noch folgendes: Ein gelinder Druck auf das Deckglas genügt, um die Stärkeschale in Hohlkugelstücke zu sersprengen (Taf. XIII, Fig. 16a, d), manchmal

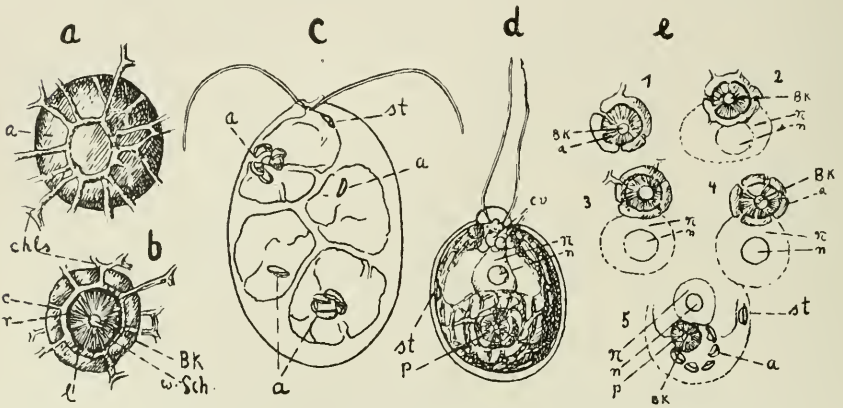


Fig. 4. *a*, *b* Pyrenoide von *H. Droebakensis* (bei Vergr. 1000 gezeichnet, dann dreifach vergrössert). *a* Oberfläche mit Chromatophorgerüst umgeben, *b* optischer Querschnitt. *c* Agamont in Vierteilung, die Teile mit Stücken der Pyrenoidschalen (a). Vergr. 1000. *d*, *e* *Chlamydomonas spec.* Vergr. 1000. *d* Zoospore, *e*, 1—5, Querschnitte von Pyrenoiden.

bleiben die Hüllenteile erhalten und weichen nur aus ihrer konzentrischen Lage (Fig, 17e), oder man sieht bei einem anderen Pyrenoid nur den oberen Pol der Hülle eingedrückt (Fig. 17f), durch deren Splitterrisse das Binnenkörperchen hindurchschimmert. Von sogenannten Stärkestäbchen, welche nach Blochmann (1886) das Pyrenoid von *H. Bütschlii* netzartig umhüllen sollen (l. c. S. 5), gab das Pyrenoid von *H. Droebakensis* nie die leiseste Andeutung. Stab-

1) Über den Entwicklungsgang nebenstehender neuer Chlamydomonasart (Fig. 4d und e) werde ich in einer späteren Mitteilung zu sprechen haben. Aus den Figuren 4d (Zoospore) und 4e 1—5, welche optische Querschnitte mit Pyrenoid und Kern darstellen, geht die Ähnlichkeit der Pyrenoide dieser Art mit denen von *H. Droebakensis* hervor. In Fig. 4und 5 ist durch Druck die Stärkehülle (a) abgeplatzt und das Pyrenoid mit Binnenkörperchen und den Pyrenoidkanälchen frei geworden.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

artig sieht der Querschnitt der durchbrochenen Stärkehülle aus, dagegen gehören die stabartigen Gebilde auf der Oberfläche (Fig. 4 a, chl. s.) dem Chromatophorengerüst an; die inneren radiär ausstrahlenden Pyrenoidkanälchen, Gebilde, die dem optischen Querschnitt ein den BLOCHMANN'schen Figuren ähnliches Aussehen geben (Taf. XIII, Fig. 1 und 11), erschienen mit Eosin rot wie das ganze Pyrenoid, aber nie mit Jod blau. Endlich fand ich in zwei Agameten eines Agametangiums (Fig. 4c) stabartige Gebilde, die sich aber bei genauerer Betrachtung auch als Hohlkugelstücke entpuppten, als Reste der Hüllen der Mutterpyrenoide. Ein Stäbchen (a) war bei der Teilung in einen Nachbarteil geraten. Es war mir daher unmöglich, die BLOCHMANN'schen Stäbchen zu entdecken.

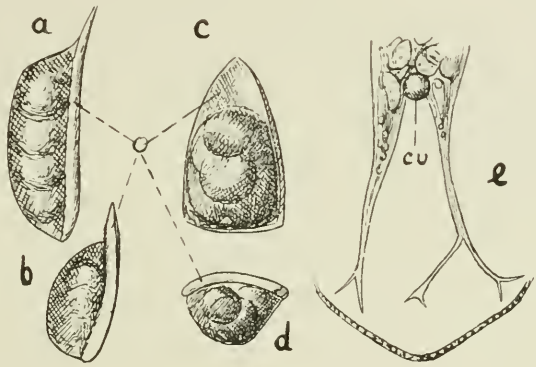


Fig. 5. *H. Droebakensis.* *a—d* Stigmata (bei Vergr. 1000 gezeichnet, dann 10fach vergrössert). *a*, *b* Seitenansicht, *c* von unten gesehen, *d* optischer Querschnitt. *e* eine contractile Vacuole (c v) zwischen zwei Plasmafortsätzen, *o* Oberfläche. Vergr. 2000.

Stigma.

Im Zusammenhange mit dem Chromatophor sind noch das Stigma und die contractilen Vacuolen zu besprechen. Über das Stigma, das unter der Hüllschicht des Protoplasmakörpers liegt, und meist nur wenig vor dem Äquator der Zelle seinen Platz hat, kann ich mich unter Bezugnahme auf meine frühere Mitteilung (1907) kürzer fassen. Seine Länge gab ich etwa 2 μ an, später habe ich bei den besprochenen Riesenzoosporen Längen von $5\,^1/_2$ μ, Breiten von 3 μ nachweisen können. Seine Form konnte ich an ihnen ebenfalls genau ermitteln. Von der Seite gesehen (Fig. 5 a, b) gleicht das Stigma einer Hutform, dessen mehr oder weniger halbkugeliger Kopf intensiv orangerot ist. Mehrere Farbkörnchen sind in die Grundsubstanz eingebettet. Das Stigma zeigt nicht selten von der Seite eine Kerbung der Innenlinie (Taf. XIII, Fig. 21a, c) die entweder-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

eine Art von Fortsetzung nach dem Zellinnern vermuten lässt (besonders wenn die Kerbung strahlig auszulaufen scheint) oder durch starke Ausbildung der Farbkörnchen hervorgerufen ist. Im Einklang damit steht das, was ich (1907, S. 320) von Zapfen gesagt habe. Die Oberfläche des Stigmas stellt eine dünne durchsichtige Scheibe von der Gestalt eines sphärischen Dreiecks dar, durch die die Farbkörnchen gelegentlich hindurchschimmern (Taf. XIII, Fig. 21b, Fig. 5a—d). Fig. 14c stellt den Querschnitt des Stigmas dar. Die Scheibe der Oberfläche (o) überragt manchmal den halbkugeligen Teil ein wenig, wie aus der Seitenansicht (Fig. 5a, b) hervorgeht. Ein ganz ähnliches Stigma habe ich kürzlich bei *Pandorina morum* feststellen können, als ich mich von den interessanten Angaben SCHERFFEL's (1907) überzeugte, nach denen die Stigmata des einen Poles — es ist der vordere, wie ich bemerkt habe — sehr gross und deutlich, die in der Zone zwischen den Polen gelegenen dagegen klein sind, während Stigmata am hinteren Pole überhaupt fehlen. Zum Schluss will ich der Vermutung Ausdruck geben, dass vielleicht der gefärbte halbkugelige Kopf des Augenflecks von *H. Droebakensis* mit dem von STRASBURGER entdeckten Linsenkörper, der allerdings farblos sein soll, in Beziehung zu bringen wäre, da die jungen Stigmata und auch die der Dunkelkulturen den Kopf noch wenig oder gar nicht gefärbt zeigen. Zu einer definitiven Entscheidung darüber reichen meine Beobachtungen nicht aus.

Contractile Vacuolen.

Die empfindlichsten Organe des *H.*-Organismus sind die contractilen Vacuolen. Diese winzigen Bläschen sind nur schwer erkennbar.[1]) Die contractilen Vacuolen liegen rings über die ganze Oberfläche des Chromatophors unregelmässig verteilt und sind bis 60 Stück geschätzt worden (Taf. XII, Fig. 1b, 2). Das einzige Gebiet,

---

1) Zur Herstellung des Präparates für die Feststellung der Pulsfrequenz sind einige Kautelen notwendig: Peinliche Sauberkeit des Objektträgers und des Deckgläschens (Reinigung mit Alkohol, Wasser), vorherige Benetzung mit Kulturwasser und nochmaliges Abtupfen mit reinem Leinen. Die Quantität des auf den Objektträger aufgetragenen Tropfens mit Zoosporen muss dann so genau ausprobiert werden, dass wenigstens ein Teil derselben weder gedrückt wird, noch Bewegungsfreiheit behält. Ein solches Präparat kann einen ganzen Tag der Untersuchung dienen und es lassen sich sogar alle Teilungsstadien (s. Gamogonie von *H. Droebakensis var. fastigatus*) nacheinander von einem Individuum studieren und zeichnen. Für gewöhnliche Lebendbeobachtung kann man auch ein Agarstück (1 pCt. Agar in Wasser gelöst), verwenden, das, unter dem Deckglase breitgedrückt, hier und da die Zoosporen einkerkert, so dass sie im Bereich der Immersionslinse bleiben.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

wo seltener eine pulsierende Vacuole zu finden ist, scheint die sich vorn verjüngende Spitze der Chromatophorenbirne zu sein, wie auch aus den Figuren ersichtlich ist. Gerade dieses hier vacuolenfreiere Gebiet der Plasmawarze ist bei *Chlamydomonas*, *Chloromonas*, *Carteria*, *Gonium*, *Brachiomonas*, *Pandorina* usw., kurz bei den meisten *Volvocineen* immer der Sitz der contractilen Vacuolen. Nur von *Chlorogonium* ist das Vorhandensein mehrerer contractiler Vacuolen an beliebigen Stellen des Protoplasmakörpers bereits bekannt. Über *H. Bütschlii* schreibt BLOCHMANN (1886 S. 4): „ferner liegen im Vorderkörper, wo sich derselbe zu der schnabelförmigen Spitze zu verschmälern beginnt, 2—3 contractile Vacuolen (Fig. lcv)". SCHMIDLE (1903) bestreitet das wohl mit Recht: „Viele Autoren — mit Bezug auf *H. pluvialis* und *H. Bütschlii* — „geben an, dass unterhalb des Schnabels zwei contractile Vacuolen vorhanden sind, ich habe solche trotz wiederholten Suchens nicht sicher finden können". Der Grund, weshalb sie solange verborgen blieben, ist wahrscheinlich der, dass meist fixiertes Material der Beobachtung diente, da der Chromatophor leicht zerfliesst. Selbst das beste Fixierungsmittel für *Haematococcus*, OsO_4, kann die contractilen Vacuolen nicht fixieren.

Während der Plasmaschnabel nur selten contractile Vacuolen führt, sind die Gebiete der Plasmafortsätze, also das zweite und letzte Drittel des Protoplasmakörpers mit ihnen reich besetzt. Sie liegen oft den Fortsätzen genähert (Fig. 5e). Treten sie aus einer Mikrozelle des Chromatophors bei der Diastole heraus, so erscheinen sie dann oft als Perlen, welche über die Haut des Protoplasmakörpers hervorragen. Die contractilen Vacuolen können in Diastole 1,8 μ Durchmesser annehmen, in jeder Kultur wird eventuell eine andere Grösse des Diastolenmaximums erzielt. Aber es ist durchaus nicht gesagt, dass grosse Individuen mehr und grössere, kleine dagegen weniger und winzigere contractile Vacuolen haben müssen. Zahl und Grösse schwanken anscheinend ohne Gesetzmässigkeit. Die einzelnen contractilen Vacuolen einer Zoospore haben zu gleicher Zeit fast die gleiche Pulszahl[1]), wie aus folgender Messung hervorgeht: (Wetter trübe, Zimmertemperatur von 17—20° ansteigend, Zimmer Südseite, Messungszeit 11—2 Uhr mit verschiedenen Pausen, beliebig viele Vacuolen derselben Zoospore gemessen, Pulszahl-Sekunden nach der Reihe aufgezeichnet) $42^1/_2$, 41, $44^1/_2$, 42, 46, 40, 40, 41, 36, 38, 31, 34, 36, 34, 36, 35, 34, 35, 34, 34, 33, 32, 32, 31, 30, 31, 30, 32, 33, 32, 31, 31, 31, 29, 29, 31, 32, 31, 31, 31, 31, 30, 31, 33, 34, 30, 30, 32, 32, 30, 30, 31, 32, $30^1/_2$, $30^1/_2$, $30^1/_2$, $30^1/_2$.

1) Unter Pulszahl ist die Anzahl Sekunden zu verstehen, welche von Systole zu Systole verstreicht.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Es erhellt aus der abnehmenden Zahlenreihe eine langsam zu nehmende Vacuolentätigkeit der Zelle mit ansteigender Temperatur aus den kleinen periodischen Unregelmässigkeiten eine wenig verschiedene Pulszahl der einzelnen contractilen Vacuolen einer Zelle.

Über die physiologische Bedeutung der contractilen Vacuolen wird erst eine Reihe von Spezialuntersuchungen näheren Aufschluss geben können. Wie schwer die Entscheidung bis jetzt noch ist, ersieht man aus den Arbeiten von DEGEN (1905) und KANITZ (1907) S. 15 u. S. 24[1]). KANITZ bewertet die Wirkung des osmotischen Druckes, Oberflächenspannung usw. gering gegen die der Temperatur und stellt sich damit in Gegensatz zu der DEGENschen in der Hauptsache osmotischen Theorie. Es ist nicht unmöglich, mit *Haematococcus* der physiologischen Bedeutung der contractilen Vacuolen in absehbarer Zeit näher zu treten.

Vacuolen.

Im Innern des Chromatophorengehäuses stösst das Auge gewöhnlich auf mehrere kleine und grosse Leibesvacuolen, die um den Zellkern herumliegen. Ihre allgemeine Grösse ist etwa 2—6 μ (Taf. XII, Fig. 3a, 3b, Fig. 6, 7, 9, Taf. XIII, Fig. 16b—e) und ist in der einzelnen Zelle sehr wechselnd. Je näher der Peripherie, desto mehr kleinere Vacuolen tauchen zwischen den grösseren auf. Manchmal dringen die Vacuolen in den Chromatophor ein, so dass er in der Oberflächenansicht netzartig erscheint. Letzteres hat SCHMIDLE (1903) bei *H. Bütschlii* bereits gesehen und sich daher für die Netzform des Chromatophors ausgesprochen. Man kann aber im allgemeinen nur von der Form einer dickwandigen Birne und nur in bezug auf die Oberflächenansicht des Röhrengerüstes von einem feinen Netze sprechen, während der durch die Vacuolenanordnung erreichte häufig wahrnehmbare netzartige Eindruck nur ein scheinbarer ist.

Der Inhalt der Vacuolen ist mir unbekannt. Ob eine Beziehung zu den contractilen Vacuolen vorliegt, kann ich nicht entscheiden. Die Zwischenräume der Leibesvacuolen sind von dem erwähnten Körnerplasma (Trophoplasma, Nährplasma) erfüllt, abgesehen von dem Raume, den der Zellkern einnimmt. Aus der lückenausfüllenden Lagerung des Trophoplasmas ergibt sich im optischen Querschnitt

1) S. 15: „Ohne den zahlreichen Erklärungsversuchen der pulsierenden Vacuolen eine neue hinzufügen zu wollen, geht meines Erachtens . . . hervor, dass die pulsierende Vacuole mit chemischen Vorgängen im Infusorienorganismus auf das engste verknüpft ist.“ S. 24: „Auf die Frage: in wieweit kommt die eben dargelegte Abhängigkeit von der Temperatur bei biologischen Vorgängen zur Geltung?, möchte ich vorläufig keine umfassende Antwort geben.“

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

ein vom Nucleus ausstrahlender Fadenstern. Die Fäden verlaufen unmerklich durch den Chromatophor in die Peripherie der Zelle. Sie scheinen auch einen dünnen Strang vom Zellkern zu der Membranwarze zu senden. Durch einen feinen hellen Kanal in der Mitte des Stranges, der besonders bei grossen Zoosporen deutlich zu sehen ist, wird anscheinend zwischen Geissel und Zellkern eine Verbindung hergestellt. Der Begriff Strang ist also weiter zu fassen; es handelt sich um das modellierende Nährplasma, das den Verbindungsfaden begrenzt.

Die Lage des Kernes ist selten centrisch. Konnten schon bei den Pyrenoiden gelegentlich Abweichungen von ihrer normalen Brennpunktslage vorkommen,[1]) so scheint die excentrische Lage des Zellkerns die Regel zu sein. Selten liegt er in der Längsachse mitten zwischen den beiden Pyrenoiden; meist weicht er vom Centrum der Äquatorialebene etwas ab. Der mehr oder weniger kugelige Zellkern der Zoospore kann 6 μ Durchmesser erreichen. Diese Grösse liess BLOCHMANN schon vermuten, dass sie das Studium der feineren Vorgänge bei der Teilung sehr erleichtern würde.[2]) Im Mittelpunkt des Zellkerns der Zoospore (Taf. XIII, Fig. 22, 23) liegt der bis 2 μ Durchmesser erreichende Kernkörper, der Nucleolus, der nach OLTMANNS aber wahrscheinlich nicht mit dem gleichnamigen Gebilde bei höheren Pflanzen zu verwechseln, also ein Pseudonucleolus sein dürfte (1905, S. 90). Ich will ihn weiterhin Nucleolus nennen, da sich der Name eingebürgert hat und seine Veränderungen bei der Teilung mir dunkel geblieben sind. In jeder Zelle ist ausser während der Teilung nur ein Nucleolus wahrzunehmen.

Nachdem sich so das Bild der einzelnen Organe ergeben hat, sei an Hand von zwei Figurenserien noch ein kurzer Rückblick gegeben. Taf. XIII, Fig. 16, umfasst fünf optische Schnitte[3]) desselben

---

1) Die Abweichungen können in der Längsachse (Taf. XII, Fig. 5) oder ausserhalb derselben in den Zellraum (Taf. XIII, Fig. 16b–d) erfolgen. Es ist noch die Frage dabei, ob diese Pyrenoide durch Teilung allein oder auch durch Neubildung sich vermehren.

2) Infolge zeitraubender Kulturversuche habe ich nur die äussere Morphologie und den Entwicklungsgang aufklären können. An Versuchen, in die inneren Verhältnisse mit Hilfe der Färbetechnik einzudringen, liess ich es zwar nicht ganz fehlen, doch stellte sich die Empfindlichkeit der Zelle, die vielleicht nur durch ein ausgesucht mühsames Fixierungs- und Färbeverfahren überwunden werden kann, als Haupthindernis entgegen. Auch bei der verwandten neuen Gattung *Dunaliella* gelang es (vgl. CLARA HAMBURGER, 1905, und TEODORESCO, 1906) nicht, hierin weiter zu kommen.

3) Diese sind immer als mehr oder weniger dicke Schicht gezeichnet, da sich bei jeder Einstellung die näheren oberen und unteren Schnittgebiete der Zelle dem Auge darbieten.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Objekts, die bei den verschiedenen Einstellungen successive gezeichnet sind. Fig. 16a stellt im Innern der Membran die Oberfläche des Protoplasmakörpers dar mit contractilen Vacuolen, die unterhalb der ihn umziehenden körnerplasmatischen Substanz (T) im Chromatophor peripherisch eingebettet liegen. Darunter hervor schimmert ein Pyrenoid (p), mit hervorsprossendem Tochterpyrenoide (tp). In Fig. 16b erscheinen die ersten Vacuolen (v) als Kreise zwischen T, während sich zu dem Tochterpyrenoide ein zweites gesellt hat. Beide sind umgeben von dichteren Partien des Chromatophors (ch). Fig. 16c zeigt schon einen Teil der Geisseln mit der Membranwarze,[1]) neue Vacuolen tauchen im Chromatophor auf, auch ein zweites Pyrenoid, während das alte im Verschwinden begriffen ist. Ein gemeinsamer Umriss von Mutter- und Tochterpyrenoid deutet noch die unvollendete Teilung an. Zwei Plasmafortsätze strahlen nach unten vom Protoplasmakörper aus. In Fig. 16d ist die Stärkehülle des neuen Pyrenoides deutlicher, daneben Nucleus (N) und Nucleolus (n); die Stelle des ersten Pyrenoids deutet nur noch ein dunkler Fleck an, die Geisseln sind noch sichtbar, die Plasmafortsätze gehen mit feinen Verzweigungen in die äussere Membranschicht über. In Fig. 16e zieht sich das Chromatophornetz wieder enger zusammen, die Vacuolen werden zahlreicher und kleiner, zwei weitere Plasmafortsätze sind zu sehen. Die nächste Figur würde Fig. 16a wieder entsprechen, ist aber auch mit allen Mitteln der Lichtdifferenzierung und Einstellung nicht in gleicher Schärfe zu erhalten.

Nach dieser Erläuterung werden auch die Figuren Taf. XII, Fig. 3 a—c ohne weiteres verständlich sein. Sie stellen optische Schnitte einer jugendlichen Zoospore dar mit wenigen contractilen Vacuolen auf der Oberfläche (Fig. 3a) und mehreren ziemlich grossen Vacuolen (Fig. 3b) im Innern. 2 Pyrenoiden (im Medianschnitt) im Chromatophor und dem Kerne in der Leibeshöhle (Fig. 3c). Die äussere Membranschicht dieser Zoospore hat sich noch nicht weit abgehoben, dagegen ist deren Warze gut entwickelt.

Cytogonie.

Die Vermehrung geschieht agamogen und gamogen. Selten aber findet sich ein scheinbar so buntes Gemisch von Willkür und Regelmässigkeit in dem Zeitpunkt beider Vermehrungsarten. In einer guten Kultur trifft man zu jeder Tageszeit alle möglichen cytogenen Stadien. Es finden sich bald vorwiegend Gamonten, bald

1) Zoospore liegt also nicht horizontal.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Agamonten oder auch zeitweise nur Zoosporen. Wertvolle Fingerzeige hat KLEBS über die Ursachen dieser verschiedenen Entwicklungserscheinungen gegeben; er hat aber auch die Schwierigkeit hervorgehoben, zur Zeit die Dinge ganz zu klären. Der Teilungsmodus gleicht dem von *H. Bütschlii*. Der Vorgang ist folgender: Das Stigma wandert nach dem vorderen Pole der Zelle und bleibt dort haften, während der Protoplasmakörper sich etwas zusammenballt und nur noch durch einen dünnen Faden mit der Geisselbasis verbunden bleibt. Die Plasmafortsätze verringern sich oder werden völlig eingezogen. Dann tritt die erste Teilungsebene auf, die mehr oder weniger zur Längsachse geneigt ist (Taf. XIII, Fig. 2)[1]. Möglich ist es, dass bei *H. Droebakensis* auch erst wie bei *Chlamydomonas* (vgl. DILL 1895) eine Längsteilung angelegt ist, die aber durch Verschiebungen im Protoplasmakörper als modifizierte Längsteilung in die Erscheinung tritt. Damit steht dann eventuell auch die Stigmenwanderung im Zusammenhang.

Die zweite Teilungsebene steht mehr oder weniger senkrecht zur ersten. Für eine modifizierte Längsteilung sprechen übrigens die anormalen Gebilde (Taf. XII, Fig. 10, Taf. XIII, Fig. 13). In Fig. 10 ist jedenfalls die Drehung des Chromatophors verhindert, und dadurch nicht die zur Teilung günstige Bedingung geschaffen. Solche Doppelgebilde können noch einige Entwicklung zeigen, z. B. sehen wir manchmal zwei Stigmata (Fig. 13). Fig. 6a ist als Folgestadium von Taf. XII, Fig. 10, zu denken. Solche Gebilde können auch in der Hülle als Tochterzwillinge auftreten, wie BLOCHMANN's Fig. 10 zeigte, deren Entstehung indes ebenso wie obige hergeleitet werden dürfte. Bevor der Zerfall in Agameten stattfindet, können die zwei Haupthälften sich verdrehen und geben dann ganz verschiedenartige Bilder (Taf. XIII, Fig. 6). Die Pyrenoide verhalten sich verschieden bei der Teilung. Sie teilen sich entweder schon in der Zoospore (Fig. 6d) oder erst in Agamonten. Ebenso häufig unterbleibt die Vermehrung der Pyrenoide ganz, und mancher junge Agamet erscheint ohne Pyrenoid. Dann müsste also Neubildung eintreten. Neubildung ist aber nie direkt beobachtet und bedarf also noch der Sicherstellung. Die alten Pyrenoidhüllen verschwinden bei der Teilung nicht, sondern sind noch im Agameten sicher nachzuweisen.

Während die Neubildung der Pyrenoide noch unsicher ist, muss die des Stigmas für erwiesen gelten. Einer von vier Agameten be-

1) Die Schnittlinie von Teilungs- und optischer Medianebene kann natürlich in die Äquatorialebene fallen und also im Bilde senkrecht zur Längsachse der Zelle erscheinen (vgl. meine Fig. 1907, Taf. XI, Fig. 12). Die zweite steht mehr oder weniger senkrecht zur ersten (Taf. XIII, Fig. 5).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

hält stets das alte Stigma am negativen Pole und bildet ein neues. Mit dem alten trägt er sich zeitlebens herum, so dass es nicht selten bei erneuter Agamogonie noch erhalten ist (Fig. 6b), nachdem schon das neugebildete wieder oben an der Geisselbasis seinen Platz hat. Zählungen der Individuen mit zwei Stigmen ergaben 25 pCt. in den verschiedenen Kulturen. Die Beweglichkeit ist natürlich eine erheblich geringere, und deswegen werden sie in der Natur wohl meist die Beute von Infusorien. In der Natur ist der Prozentsatz solcher Zoosporen mit zwei Stigmen bedeutend geringer. Der in Fig. 6b abgebildete Agamont ist gleich nach der Entnahme der Probe (September 1907) gefunden und zeigt einerseits, dass seine Vermehrungsfähigkeit trotz der zwei Stigmen nicht gelitten hat,

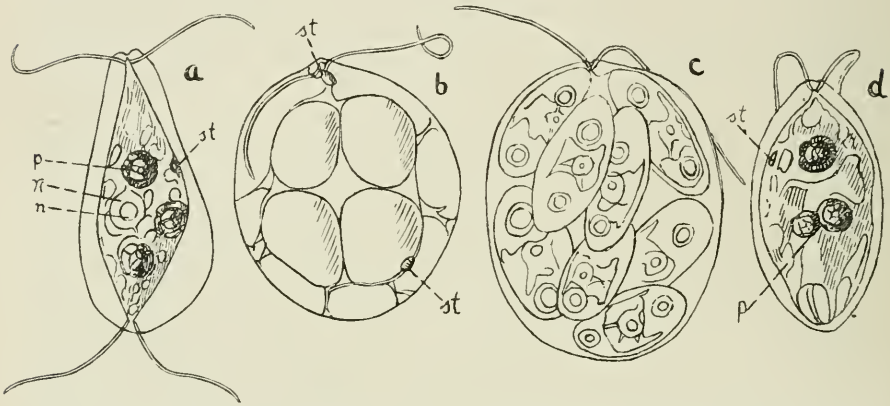


Fig. 6. *H. Droebakensis*. Vergr. 1000. *a* Unvollkommene Teilung, Zwillingsform. *b* Agamont mit zwei alten Augenflecken (st). *c* Agamogene Achtteilung. *d* Zoospore mit Pyrenoidteilung.

andererseits, dass das Verschwinden des alten Stigmas mit grosser Schwierigkeit verbunden sein wird. Die Individuen mit zwei Stigmen neigen wohl mehr zur Gamogonie, sonst müsste, nach Fig. 6b zu urteilen, der Prozentsatz von Zoosporen mit zwei Augenflecken in infusorienfreien Kulturen allmählich grösser werden. Die Agamogonie schliesst in nährarmen Medien schon oft mit der Zweiteilung ab (Taf. XIII, Fig. 4). Bei reichlicher Nahrung dagegen ist die Vierteilung die Regel und diese also als normale Teilung anzusprechen (Taf. XII und XIII, Fig. 8). Auch Achtteilung ist häufig genug in kräftiger Nährlösung, besonders in den ersten Wochen der Vermehrung, wo die Kultur noch schwach bevölkert ist, aber die Bedingungen zu einer schnellen Ausbreitung besonders günstig sind (Taf. XIII, Fig. 9, und Textfig. 6c). Die Zeit vom Beginn der Teilung bis zur völligen Ausbildung der Agameten kann 5—6 Stunden dauern. Setzte die Agamogonie gegen Mittag ein, so waren die

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Agameten zwischen 7 und 9 Uhr in der Hülle schon getrennt. Das Ausschwärmen der Agameten fand entweder abends statt oder erst am frühen Morgen. Auch die Agameten von *H. Bütschlii* schwärmen nach BLOCHMANN (allerdings vorzugsweise) morgens aus.

Ich erwähne noch besonders, dass eine Pyrenoidvermehrung vor der Teilung nicht die Regel ist. Die Häufung von Pyrenoiden findet aber unabhängig von der Teilung sehr häufig statt, besonders in stark konzentrierten Nährlösungen (KNOP) (Taf. XIII, Fig. 4).

Aplanosporen.

Wenn die Nährlösung erschöpft ist oder die Kultur gestört wird, so kann die Zoospore in den Dauerzustand übergehen. Solche Kugelzellen, Aplanosporen, werden gebildet, indem der Protoplasmakörper sich zusammenkugelt (Taf. XIII, Fig. 10). Die Kugel erscheint dann an einem längeren oder kürzeren Faden an der Geisselbasis aufgehängt wie bei *Chlamydomonas*-Arten, oder sitzt direkt an der Geisselbasis (Taf. XIII, Fig. 15). Der letztere Fall ist häufiger beobachtet. Die contractilen Vacuolen bleiben noch lange Zeit in der Kugel in Tätigkeit und werden für das Auge erst unsichtbar, wenn die Hüllschicht des Protoplasmakörpers sich zur Schutzmembran erhärtet und verdickt hat (Taf. XIII, Fig. 15). Möglich, dass sie auch dann noch einige Zeit bestehen bleiben. Die Pyrenoide bleiben in der Aplanospore erhalten und sind auch nach der Reife noch nachzuweisen.

Die Muttermembran verschwindet allmählich, das Wachstum der jungen Aplanospore kann nun entweder seinen Fortgang nehmen, oder es tritt Stillstand ein, indem das Nährmedium austrocknet. Die Grösse der ausgewachsenen Aplanosporen ist 30—50 μ, meistens finden sich solche von 30 μ Durchmesser. Eine rötliche Ockerfarbe (Taf. XII, Fig. 17a, b) ist das Zeichen ihrer Reife Im Kulturglase liegen die Aplanosporen oft in kleinen ockerfarbigen Häufchen am Grunde des Gefässes; sie setzen sich ferner an den Wandungen ab.

Gamogonie.

Die geschlechtliche Vermehrung, Gamogonie, ist auch völlig der von *H. Bütschlii* analog. Das Stigma bleibt an seinem Platze von kleinen Gleitungen abgesehen. Die Pyrenoide bleiben, wie es scheint, von dem Teilungsgange unberührt. Allerdings wäre es denkbar, dass auch hier die Stärkehüllen sich so lange erhalten, dagegen die Substanz des Pyrenoidenkernes irgendwie zerkleinert und im Tropho-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

plasma dann verteilt wird[1]). Färbeversuche lösten diese Fragen nicht. Bezüglich des Teilungsmodus bei der Gamogonie verweise ich auf BLOCHMANN's Figuren 13—20 und füge nur drei ergänzende Figuren an: Taf. XIII, Fig. 14, 19, 20. Erstere zeigt die Gameten in Aufteilung begriffen, meist schon mit kleinem Pyrenoid versehen. Die Anzahl der Gameten überschreitet in guten Kulturen oft die Zahl 100, doch dürften sich nicht notwendig als Potenz von 2 gerade 128 Stück ergeben, da manche Teilungen unterbleiben. Grosse und kleine Gameten in einem Gametangium beweisen die häufig unterbliebene Teilung. Wie unregelmässig die Teilungsanlagen der aus dem Plasma herausmodellierten Gameten sein können, lässt Fig. 19. erkennen, wo grosse und kleine Teilkörper auftreten. Die Mutterzellen sind oft sehr klein und zeigen (Fig. 20), dass die Auslösung des Reizes zur Gamogonie nicht von der Grösse der Zelle abhängig ist; z. B. ist diese Zelle nicht grösser als die eines Agameten (Taf. XIII, Fig. 4) und kann trotzdem über 50 Gameten bilden. Daher auch die verschiedene Grösse der Produkte verschiedener Gametangien (Taf XII, Fig. 12a—e). Als Kuriosum führe ich an, dass ein Gamet sogar das alte Stigma mit sich führte und genau das Miniaturbild von BLOCHMANN's Agametenfigur 11 zeigte (vgl. auch meine Tafel XIV, Fig. 9). Der Bau des Gameten von *H. Droebakensis* gleicht dem des Gameten von *H. Bütschlii*: Ein kleines Pyrenoid, ein Stigma und ein zarter Chromatophor. Contractile Vacuolen liessen sich nicht feststellen; vielleicht sind sie für die kurze Lebensdauer der Gameten nicht notwendig oder zu klein, um wahrnehmbar zu sein. Stärkekörnchen finden sich aber in kleiner Anzahl vor, ebenso nicht selten kleine Chlorophyllkörnchen. Was ich an der Zoospore als typisch deutete, nämlich die Neigung in eine konische Spitze zu enden, gilt auch für den Gameten, wo sogar eine langausgezogene Spitze die Regel zu sein scheint (Taf. XII Fig. 12f). Mit dieser erreicht er die Länge von $9^1/_2$ μ. Seine Breite beträgt meist 2—3 μ, selten 5 μ. Die vorbereitenden Teilungen der Gamogonie setzen in kräftigen Kulturen gegen Mittag ein, aber nicht gleichmässig, sondern es werden bis zum Abend alle Teilungsstadien zu jeder Zeit festgestellt.

Zygote.

Massenhaftes Ausschwärmen und Kopulation erfolgen zu verschiedenen Zeiten, zwischen 12 und 4 Uhr nachts (vgl. Biologisches).

1) Dass noch irgendwelche zurzeit unübersehbare Wanderungen von Substanzen im Zellinnern vorkommen, legt Textfigur 4c nahe. Wie kommt ein Hohlkugelstückchen der alten Pyrenoidhülle bei der Teilung des Zellinhalts in ein Nachbarteil, während doch offenbar die alte Hülle an ihrem Platze zurückgeblieben ist?

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Die Vereinigung ist so, wie sie BLOCHMANN zeichnete (vgl. s. Fig. 21 und 23). Da die verschiedenen langen und spitzen, grossen und kleinen Formen eine Funktion des Nährmediums zu sein scheinen, so bedeutet die Vereinigung ungleicher Gameten wenig, und man kann ruhig von Isogameten reden. Aus der Vereinigung zweier Isogameten (Taf. XII, Fig. 13a—d) resultiert eine Zygote. Zygoten können zunächst noch die Stigmata zeigen (Taf. XII, Fig. 13e). Diese jugendlichen Dauerzellen sind grösser (bis $9^1/_2$ μ) oder kleiner ($2^1/_2$—3 μ), je nach Grösse der Gameten. Sie umgeben sich mit einer Membran (Taf. XII, Fig. 14, 15). Während die Pyrenoide grosser Gameten (Fig. 13c) einen Durchmesser von $3^1/_2$—4 μ haben können, wahrscheinlich die mit den alten Mutterpyrenoiden versehenen Gameten, erreichen die der kleineren erst in den wachsenden Zygoten (Taf. XII, Fig. 16a, b) diese Ausdehnung. Das weitere Wachstum der Zygote gleicht dem der Aplanospore. Bei beiden können sich die Pyrenoide durch Sprossung vermehren, ebenso wie es bei Zoosporen gesehen ist (Fig. 6d). Die erwähnten zwei Dauerformen können sich durch Zwei- und Mehrteilung vermehren und erhalten bei der Reife eine rötliche Ockerfarbe. In etwa zwei Monaten sind die Zygoten ausgewachsen und wieder keimfähig. Austrocknung der Dauerzustände ist nicht notwendig, um wieder Zoosporenbildung zu veranlassen, wird aber gut ertragen, wenn die Zellen vorher eine derbe Membran haben bilden können. Auf Wechsel von Nässe und Trockenheit reagieren Aplanosporen und Zygoten verschieden. Ein frischer Regenguss veranlasst sie oft zur Bildung palmelloider Zustände. Der Vorgang dabei ist folgender: Eine 50 μ grosse Zygote oder Aplanospore teilt sich unter Erweiterung und Verquellung der Membran in eine Anzahl Teilgebilde von 15—20 μ Durchmesser, welche sich wieder einzeln mit einer kugeligen Hülle umgeben, diese verdickend, und nun beliebig lange in der Mutterhülle liegen bleiben. Vgl. den ähnlichen Zustand bei der verwandten *H. pluvialis* (Taf. XV, Fig. 8). Welche Faktoren Palmellenbildung, welche Zoosporenbildung veranlassen, ist unsicher: doch ist es wahrscheinlich, das Wasser allein die erstere stärker als die letztere anregt, und erst der Zutritt gewisser stickstoffhaltiger Verbindungen den Reiz zur Zoosporenbildung in erhöhtem Masse auslöst. Die Vierteilung einer 40 μ grossen Zygote oder Aplanospore lieferte Teilzellen von 15 μ Durchmesser. Die häufigen Kettengebilde lose aneinanderhaftender Dauerzellen sind wohl durch sukzessive Zweiteilung entstanden zu denken. Taf. XII, Fig. 18a und b stellen zwei in Keimung begriffene Dauerzellen dar, deren rötlich ockerfarbener Inhalt sich zu Kugeln zusammengeballt hat. Dadurch kann der Chromatophor wieder mehr Lichtstrahlen aufsaugen, also mit seiner Assimilationstätigkeit wieder stärker anheben. Aus dieser Form gehen durch

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Teilung kleinere hervor (Taf. XII, Fig. 19 und 20), die immer mehr ergrünen. Endlich entstehen wieder Zoosporen. Dass die Teilgebilde (Fig. 20) vorübergehend also nur ein Pyrenoid aufweisen, ist erklärlich. Die Identität dieser oft *Chlorella* ähnlichen Gebilde mit *H. Droebakensis*-Zygoten liess sich aber erst mit Hilfe von Reinkulturen nachweisen[1]). Die einzelnen Ergebnisse lassen sich nun zu folgender kurzen Artdiagnose verdichten:

Haematococcus Droebakensis Wollenweber (Taf. XII und XIII).

Die Zellwand der Zoospore ist gewöhnlich lang oval, am hinteren Pole mit schwacher Neigung in eine stumpfwinklige Kegelspitze zu enden. Eine sattelförmige Warze am vorderen Pole der Zellwand lässt die Geisseln durchtreten. Länge bis 70 μ, Breite bis 35 μ.[2]) Der Zellkörper ist birnenförmig, etwa von der Länge des Zellwandquerdurchmessers mit wiederholt unregelmässig verzweigten oft grünen Plasmafortsätzen nach der sehr ausgedehnten äusseren Zellwandschicht zu. Dem lang zugespitzten vorderen Ende entspringen zwei Geisseln, etwa von der Länge des Protoplasmakörpers, die durch die Geisselröhren gehen, welche einen rechten oder stumpfen Winkel miteinander bilden). Das (rötliche) Stigma, bis $5^1/_2$ μ lang, bis 3 μ breit, findet sich meist vor dem Äquator der Zelle und hat, von oben gesehen, die Form eines sphärischen Dreiecks, von der Seite die eines Hutes. Zahlreiche, bis 60 contractile Vacuolen (sind in die obere Schicht des Chromatophors eingebettet).

Der Chromatophor schmiegt sich birnenförmig der äusseren Hüllschicht des Zellkörpers an, ist dickwandig und besteht aus einem zarten, grünen Röhrengerüst, das sich in die Plasmafortsätze erstrecken kann. Er enthält zwei Pyrenoide, die in den Brennpunkten des Zellwandovals innerhalb des Protoplasmakörpers liegen. Die zentrale Höhle nehmen ein der Zellkern, der meist etwas exzentrisch in der Äquatorialebene der Zelle liegt, und oft Leibesvacuolen, die ihn umgeben. Haematochrom fehlt. (Aplanosporen finden sich), ebenso palmelloide Zustände. Dieselben haben glatte Membran und eine rötliche Ockerfarbe Die Vermehrung der Zoosporen geschieht (durch modifizierte Längsteilung), agamogen vorwiegend durch vier Agameten, gamogen durch bis über 100 Gameten. Die Gameten

1) Reinkulturen d. h. Kulturen, die von anderen Algen und von Infusorien, nicht von Bakterien frei waren.

2) Die Klammern (. . . .) umschliessen diejenigen Charaktere, die, für die ganze Gattung allgemein gültig, nachher in die Gattungsbeschreibung gezogen sind und später für die Artdiagnose wegfallen dürften.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

sind nackt, birnen- oder spindelförmig. Länge bis $9^1/_2$ μ, Breite bis 5 μ. Die Zygoten haben glatte Membran und sind kugelig; Farbe erst grün, später von rötlichem Ocker, Durchmesser bis 50 μ. Verbreitung: auf Felseninseln in den Fjorden der Südküste Norwegens, in den Granitsteinmulden mit Brackwasser, das reich an Amidoverbindungen sein kann. Vorwiegend mixotrophe Lebensweise.

B. *Haematococcus Droebakensis* var. *fastigatus* (Taf. XIV).

Diese Varietät voriger Art fand sich im Juli und August 1907 in Norwegen auf der Felseninsel Smellen, einer der äussersten Skaeren im Skagerak, in der Nähe von Lyngör.

Sie hat den Bau von *H. Droebakensis*, unterscheidet sich nur durch

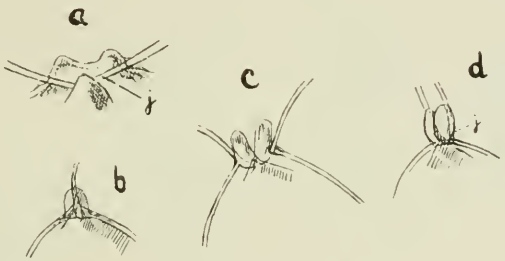


Fig. 7. *H. Droebakensis* var. *fastigatus*. *a—d* Membranwarzen in verschiedener Ansicht, auch Geisselinsertion zeigend. Vergr. 2000.

einen ganz ausgesprochenen konischen Zapfen, in den die Membran am hinteren Pol ausläuft. Dieser ist kurz ($4^1/_2$ μ) und spitz, fast einem Stachel gleichend, in schwach konzentrierten (Fig. 1), lang und allmählich in die Membran verlaufend, in stärker konzentrierten Medien (Fig. 4). In den Fällen, wo er nicht beobachtet werden kann, liegt der Längsdurchmesser der Zelle zur Beobachtungsebene geneigt.

Die Abbildungen der Taf. XIV geben die charakteristischen Entwicklungsformen wieder, die die Ontogenese von *H. Droebakensis* gleichsam kopieren. Da sie jedoch bei genauerer Prüfung einige Ergänzungen zu der vorerwähnten Art enthalten, so seien diese an der Hand des Entwicklungsganges kurz nachgetragen.

Die Membranwarze hat die typische Sattelgestalt (Fig. 13). Junge eintägige Zoosporen, die vor ein paar Stunden ausgeschlüpft zu denken sind, zeigen einen tieferen Sattel (Textfig. 7c) als ältere (Textfig. 7a). Es fällt manchmal bei der Queransicht des Sattels eine Verjüngung (*j*) der Umrisslinie (Textfig. 7d, j) dort auf, wo

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

der Sattel in die Membran übergeht. Die Erscheinung einer feinen neben der äusseren Membrankontur auftretenden Linie lässt auf eine Falte der Membran um deren Warze schliessen (Fig. 15fa). Die durch die Röhren in die Spitze des Protoplasmakörpers einmündenden Geisseln verjüngen sich kurz vor ihrem Eintritt ein wenig (Textfigur 7a). Die Länge der Membran, also der ganzen Zelle, wurde bis 60 μ, die Breite bis 35 μ gemessen. Die absoluten Grössen spielen als Artmerkmal keine Rolle, sondern sind stets eine Funktion der Ernährung. Der Chromatophor grosser Individuen aus wasserreichem nährarmen Medium enthält viel Stärke, und der Sitz der Stärke (Fig. 1a) scheinen die Gerüstzwischenräume des Chromatophors zu sein (vgl. Fig. 1 und 4). Fig. 4 zeigt wieder das normale Aussehen

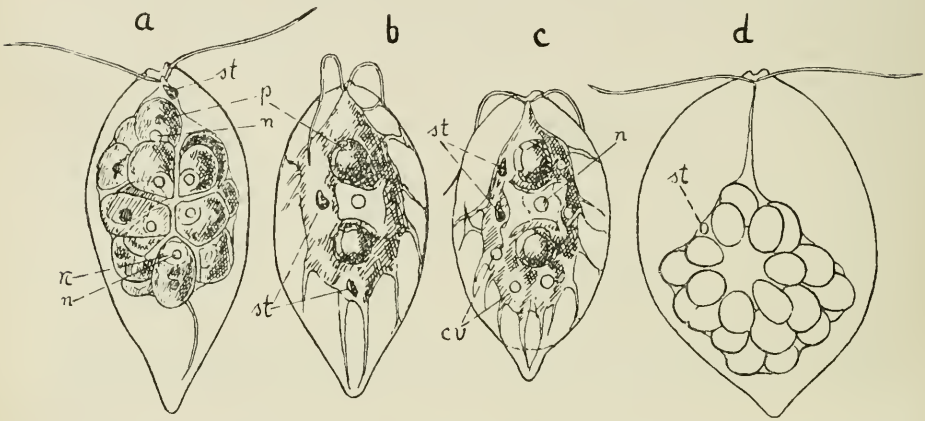


Fig. 8. *H. Droebakensis* var. *fastigatus*. Vergr. 1000. *a* Agamogene Sechzehnteilung. *b*) Zoospore mit zwei Stigmen (st), das untere ist alt. *c* Zoospore mit zwei neuen Stigmen. *d* Gamont mit regelmässig angeordneten Gameten.

der *H*-Zelle, den Chromatophor mit dem bekannten Röhrengerüst (chls) und der Höhle (*h*), die der optische Querschnitt der Zelle als fensterartigen Ausschnitt im Gebiete des Äquators erkennen lässt. Die Pyrenoide, vorher klein mit dünner Stärkehülle (Fig. 1p), haben sich hier gut ausgebildet und geben klare Bilder des Pyrenoidkernes mit oft vortretendem Binnenkörper. Die Plasmafortsätze sind hier nicht so zahlreich wie in dekonzentrierten Nährmedien, wo sie ringsum ausstrahlen (Fig. 1). Bevorzugen sie in letzteren das Gebiet der zwei Pyrenoide, so scheinen sie bei osmotisch stärkerem Nährwasser sich mehr auf den hinteren Pol zu beschränken (Fig. 4). Das Stigma hat bei ein- und zweitägigen Zoosporen die gewöhnliche Lage vor dem Äquator; alle ausgewachsenen Individuen, wo das Stigma höher liegt, sind verdächtig als Agamonten (Fig. 1).

Die Agamogonie weist nichts besonderes auf: Wanderung des

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Stigmas vor der Teilung, erste Teilungswand abweichend von der Längsachse (Fig. 5), senkrecht dazu die zweite Teilungswand (Fig. 7). Eventuell kommen gelegentlich agamogene 16-Teilungen vor (Textfig. 8a). Von den im Ausschwärmen begriffenen vier Agameten zeigt der vordere (Fig. 8) die schon von BLOCHMANN erwähnte Polumkehrung, indem er am hinteren Pole noch das Stigma der Mutterzelle trägt. Die jungen Agameten umgeben sich hier schon innerhalb des Agametangiums mit einer neuen Membran, durch welche sich die ersten Plasmafortsätze Bahn brechen. Die Warze ist in diesem Stadium noch kugelig und gestaltet sich erst typisch bei weiterem Wachstum der Zelle (Fig. 9). Bezeichnend für diese Varietät ist es, dass sämtliche Agameten schon den ausgeprägten Zapfen tragen; andernfalls könnte die Vermutung aufkommen, dass die Zapfenbildung vielleicht nur an Abkömmlingen von Vordersprösslingen gesehen und versehentlich nun auf eine Varietät geschlossen sei. BLOCHMANN's Abbildung 11 zeigt z. B. auch die weitgehendste Ähnlichkeit mit meiner Fig. 8, auch seine Fig. 12 mit meiner Fig. 9, obwohl der Zapfen ersterer abgebrochen gezeichnet ist.

Es schien wünschenswert, den Zapfen unter Benutzung verschiedener Nährmedien auf seine Konstanz zu prüfen.

Es ergab sich in dekonzentrierten Nährmedien das vollendete Oval der Membran (Fig. 6 und Fig. 2g). Der Zapfen schien manchmal völlig zu fehlen, liess sich aber bei geeigneter Drehung der Zelle immer noch als zarter 1,5 μ langer Stachel nachweisen.

Der Fig. 9, die ausser dem alten schon das neue Stigma führt, lassen sich Textfigur 8b und 8c anfügen, deren erste auf die Entstehung und gegenseitige Beziehung der äusseren Membranschicht und der Plasmafortsätze ein Licht wirft. Die Fortsätze und die erwähnte $^1/_3$ μ dicke äussere Membranschicht scheinen eines Stoffes zu sein, denn die Fortsätze gehören genetisch zu der feinen Hülle des Protoplasmakörpers, die sich beim Agameten wieder als Membranschicht abhebt, während der Protoplasmakörper eine neue Hülle bildet, die wieder ihre Fortsätze in die Membran aussendet.

Die Stelle des alten Stigmas deutet also immer die alte Peripherie des Protoplasmakörpers an. Die Annahme, die Fortsätze könnten sich durch Zurückziehen des Plasmas von der Zellwand gebildet haben, ist unwahrscheinlich, denn sonst würde das alte Stigma gelegentlich an einem Fortsatze hängen bleiben. Davon ist aber nichts zu beobachten.

Eine Zoospore mit Zwillingsstigmen ist eine seltenere Erscheinung (Textfig. 8c). SCHERFFEL (1907) wies vor kurzem vier solcher Organe bei *Bulbochaete*-Zoosporen, zwei bei einer nicht näher bestimmten *Chlamydomonas*-Zoospore nach, und es sollen nach ihm

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

von KUCKUCK auch bei Phaeophyceenschwärmern mehrere Stigmen gefunden worden sein. *H. Bütschlii*, *Droebakensis*, *Droebakensis* var. *fastigatus* gehören also auch zu den Zoosporen mit Doppelstigmen und sind noch besonders interessant wegen des Verharrens alter Augenflecke. Es sind also vielleicht zwei Unterscheidungen bei diesen Erscheinungen notwendig, Häufung der Organe durch Zwillingsbildung und Häufung durch Neubildung.

Über die Form des Stigmas ist bei der Stammart das Nötige gesagt. Nur Fig. 12c zeigt noch eine feine Medianlinie auf dem sphärischen Dreieck und längs derselben eine gezähnte Zeichnung[1]) Fig. 12b kommt als Seitenansicht der Hutform nahe, Fig. 12a zeigt das Stigma von unten gesehen. Die Dreiecksform hat es in Fig. 14. Indem noch der contractilen Vacuolen gedacht sei, von denen auf der halben Oberfläche des Chromatophors 13 Stück (Taf. XVI, Fig. 10), aber auch bis etwa 30 (also im ganzen etwa 60) Stück gezählt werden können (Grösse bis 2 μ), gehe ich zur Gamogonie über. Fig. 2 a—e stellt die sukzessiven Teilungsstadien dar, die ein Gamont während der Beobachtung durchlief. Es vergingen von Anfang der Teilung bis zu Beginn der 32-Teilung 6 Stunden (4—10 Uhr abends).

Die Aufeinanderfolge der Teilungsebenen liess sich nicht feststellen, da die Zelle nicht gestört werden sollte, aber so viel ist klar, dass, wie bei der Stammart die Aufteilung in Gameten nicht immer schematisch sich abspielt — ich meine eine gleichmässige 2, 4, 8, 16-Teilung eintritt —, sondern manchmal die Teilung eines Teilstückes unterbleibt, also grössere und kleinere Teilsprosse gebildet werden können. Je nach Lage der Zelle trat vor meinem Auge bald ein Teilstückchen in erneute Teilung (Fig. 2f t^1), bald ein anderes (Fig. 2f t^2), während die mit den Mutterpyrenoiden versehenen Stücke (Fig. 2f t^3) oft nach der 16-Teilung des Gamonten ganz unverändert blieben und gleichsam Riesengameten bildeten. Taf. XII, Fig. 13c zeigt zwei solche in Copulation.

Die Natur übt bei der gamogenen Teilung also grosse Willkür, doch ist man nicht berechtigt, unregelmässige Teilgebilde als anormale Bildungen zu deuten. Dennoch ist eine Regelmässigkeit (Textfig 8d) in der Aufteilung in Gameten hin und wieder beobachtet wurden; einige Teilungsbilder hatten eine grosse Ähnlichkeit mit denen bei *Stephanosphaera*. In dem Gametangium der Textfigur 8d haben sich die Gametenteilsprosse, anscheinend einige 20 Stück, um eine Mitte, die sich wie ein Loch ausnahm (vgl. BLOCHMANN's

---

1) Wahrscheinlich die von unten durch die hyaline Scheibe hindurchschimmernden Farbkörnchen, deren kugelige Gestalt aber infolge der Brechung der Lichtstrahlen beim Durchtritt durch die Scheibe verändert erscheint, im optischen Schnitt als schiefes Parallelogramm.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Fig. 17, 18), gruppiert. Hier kann man eine Unzahl von Geisselchen zeitweise erblicken, die sich nach unten in den himbeerartigen Hohlraum erstrecken (BLOCHMANN S. 12). Der hier in die Augen springenden Regelmässigkeit in Gruppierung und Bau der Gameten stehen in Fig. 2g und h wieder ganz verschiedene Grössen der Teilgebilde gegenüber, so dass die Annahme einer konstanten Regelmässigkeit nicht sicher ist.

Die Phänomene beim Ausschwärmen und bei der Copulation gleichen den bei *H. Droebakensis* wahrgenommenen Man vgl. Taf. XII, Fig. 12—15 mit Taf. XIV, Fig. 3a—e und denke sich dann bezüglich der Weiterentwicklung Taf. XII, Fig. 16—18 angeschlossen. Fig. 10 und 11 zeigen die Bildung der Aplanosporen. Die contractilen Vacuolen (Fig. 10) pulsierten noch eine Zeitlang ruhig weiter und wurden erst unsichtbar, als die Aplanospore sich mit einer derben Membran umgeben hatte. (Fig. 11 k.) Der die Art kennzeichnende Zapfen ist an der Mutterhülle der Aplanospore stets sehr deutlich. Die Keimung von Dauerformen wurde nicht verfolgt, da der Entwicklungsgang dem der vorigen Art völlig gleicht.

Die Diagnose dieser Varietät ist also folgende:

Haematococcus Droebakensis var. *fastigatus* (Taf. XIV).

Die Zellwand der Zoospore trägt am hinteren Pole einen konischen Zapfen, der bei langovalen Zoosporen allmählich in die Zellwand übergeht und sie umgekehrt oval erscheinen lässt, bei rund ovalen Formen ein stachelähnliches Anhängsel (bis $4^1/_2$ μ) bildet. Länge bis 60 μ, Breite bis 35 μ. Der Zellkörper ist birnenförmig bis umgekehrt oval. Verbreitung: auf den äussersten Skaeren der Südküste Norwegens. Wie bei *H. Droebakensis* vorwiegend mixotrophe Lebensweise.

Es erscheint nun für die Festigung des Gattungsbegriffs wünschenswert, die bekannten *Haematococcus*-Formen mit *H. Droebakensis* zu vergleichen.

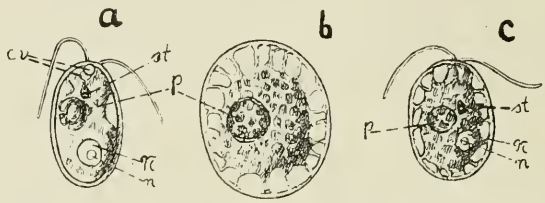
Vor zwei Jahren stellte LEMMERMANN (1905) eine neue *Haematococcus*-Art auf, die in einem heissen Gewässer auf Hawaii 1896/97 mit anderen Algen gesammelt worden war. Der Autor nannte diese Art *H. thermalis*. Er fand leider nur den Palmellazustand dieser Form, den er abbildet und beschreibt.

Da über Entwicklungsgang und Bau der Zoosporen nichts ermittelt werden konnte, so ist diese Form für vergleichende Untersuchungen nicht geeignet. Da ein Pyrenoid im Palmellazustand nicht vorhanden ist, so fehlt dieses Organ jedenfalls auch bei der Zoospore, denn bei allen bekannten *Haematococcus*-Arten verbleiben

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

die Pyrenoide in den Dauerzuständen. Dann wäre vielleicht an eine *Chloromonas*-Art eher zu denken als an *Haematococcus*, da *Chloromonas* kein Pyrenoid besitzt. Aber es ist überhaupt schwer, diese Form nach Beschreibung und Abbildung sicher zu identifizieren, da bei der Konservierung von empfindlichem Algenmaterial häufig Veränderungen in den Zellen Platz greifen.

Das bewies eine mit *Chlamydomonas Kureinikowi* Gorosch. vielleicht identische Art, die ich vor kurzem auffand und kultivierte. Fig. 9b und c sind nach Zoosporen gezeichnet, die mit OsO_4 (1 pCt.) fixiiert worden waren. Ich glaubte auch eine *Haematococcus*-Art vor mir zu haben: Sie besass eine weit abstehende äussere Membranschicht, Plasmafortsätze, Pyrenoid, Stigma, einen Chromatophor, kurz alle Merkmale einer *Haematococcus*-Art. Es fiel indes auf, dass bei Beobachtung eines nicht fixierten Algentropfens keine solche Zelle sich zeigte, sondern nur einzelne *Chlamydomonas*-Zellen.



F. 9. *Chlamydomonas* spec. Vergr. 1000. *a* Zoospore nach lebendem Objekte, *b*, *c* Zoospore nach fixiertem Objekte gezeichnet.

Bei längerem Verweilen unter dem Deckglase verwandelte sich die *Chlamydomonas*-Art vor meinen Augen in die Pseudo-*Haematococcus*-Art, was nicht wenig überraschen musste. Durch Kultur liess sich der empfindliche Chromatophor dieser Alge soweit kräftigen, dass es gelang, sie abzubilden (Fig. 9a). Bei der Diagnostizierung einer *H*-Art nach konserviertem Materiale scheint jedenfalls danach einige Vorsicht geboten. Aber selbst wenn die Zellen nicht so empfindlich sein würden, so genügten die Ermittlungen bei *H. thermalis* nicht, um die Form als *Haematococcus*-Art sicher zu stellen, da hierzu das Studium des Baues der Zoospore unerlässlich ist. Dass bei L.'s Art das Protoplasma von der Mitte nach der Oberfläche des Zelleibes ausstrahlt und unmerklich in den stark netzigen Chromatophor übergeht, ist zwar bemerkenswert, doch finden sich solche Verhältnisse bei *Chlamydomonas*-Arten auch (*Chl. coccifera* Gorosch., 1905, Fig. 2, 3, 8), ebenso kann auch die äussere Membranschicht bei diesen Arten abstehen (*Chl. pertusa* Chodat, *Chl. gloeocystiformis* Dill.). Es ist also einstweilen unmöglich, bei L.'s Art eindeutige typische Merkmale für *Haematococcus* zu finden. Sie musste daher als *Haematococcus*-Art hier unberücksichtigt bleiben.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

C. *Haematococcus pluvialis* Flotow. (Taf. XV und XVI.)

Die Aplanosporen dieser verbreiteten Art der Gattung *Haematococcus* fanden sich Ende Januar 1907 in einem Fischaquarium des tierphysiologischen Laboratoriums zu Berlin. Diese bildeten am Rande des Fischbehälters an der Oberfläche des Wassers die bekannten roten Häute.

Getrocknet und dann mit Wasser übergossen lieferten sie bald Zoosporen, die in Kultur genommen wurden und sich bis jetzt, Ende Oktober 1907, ununterbrochen agamogen vermehren liessen. Die morphologisch und physiologisch bedeutenden Arbeiten COHN's mit 114 Abbildungen, BRAUN's, PERTY's, sowie die wertvollen Ergänzungen HAZEN's mit 52 Abbildungen und SCHMIDLE's erleichterten die artdiagnostische Behandlung wesentlich, so dass ich auf erstere Autoren verweisen kann, während ich an Hand weniger Ergänzungen Bau und Entwicklung kurz zusammenfasse.

An Original-Literatur wurde benutzt:

COHN	(1850)
BRAUN	(1851)
PERTY	(1852)
HAZEN	(1899)
SCHMIDLE	(1903)
WOLLENWEBER . . .	(1907)

Die Zoospore hat die weit abstehende Membran ihrer Gattung. Die Grösse ist auch bei dieser Art sehr wechselnd und ganz abhängig von der Ernährung. Längen wurden bis 63 μ, Breiten bis 51 μ gemessen, doch ist die Durchschnittszoospore nur 30 μ lang und 24 μ breit und in dieser Grösse am vermehrungsfähigsten (Tab. II). Bei den Grössenveränderungen halten Länge und Breite gleichen Schritt, während bei *H. Droebakensis* die Länge variabler ist als die Breite.

Die Form der Zellwand ist rund oval. Ihr Umriss kann bei ausgewachsenen Zoosporen regelmässig sein, ohne irgendwelche Änderung an den beiden Polen. Indes fehlt eine charakteristische Gestaltung der Membranwarze nicht. Die jungen Zoosporen (Taf. XVI. Fig. 1, Taf. XV, Fig. 11) tragen einen glockenförmigen Aufsatz (*pl*), der auf die Geisselröhren aufgesetzt erscheint. Diese Form erinnert an die jugendliche Warze der ersten Spezies (vgl. Taf. XIV, Fig. 8[1] *pl*) und unterscheidet sich nur dadurch, dass sie sich später der Zellperipherie anpasst und ganz verschwinden kann, während sie sich bei *H. Droebakensis* in einen Sattel umbildet. Der vordere Pol von *H. pluvialis* hat manche Arteigentümlichkeit. Es steht nämlich hier gewöhnlich die Membranschicht vom Plasmaschnabel weit ab (Taf. XV,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Fig 1) und veranlasst dadurch eine ausserordentliche Verlängerung (bis 11 μ) der dütenförmigen Geisselröhren (Fig. 10b, g); diese geben ihr einen Halt und werden manchmal darin noch unterstützt von einem Plasmafortsatz (*pspd*), der der Spitze des Protoplasmakörpers entspringt. Das allseitige Abstehen der äusseren Membranschicht bei den *H*-Arten würdigte WILLE (1903 S. 99) früher als Unterscheidungsmerkmal zwischen *Haematococcus* und *Chlamydomonas*, überzeugte sich dann aber von seinem Vorkommen in beiden Gattungen. Ich füge hinzu, dass die äussere Membranschicht der Zellwand von *H. pluvialis*-Zoosporen unter gewissen Kulturbedingungen eng anliegen kann (Taf. XV, Fig. 2, Taf. XVI, Fig. 14), so dass ihr Abstehen nicht einmal sicher die Art charakterisiert.

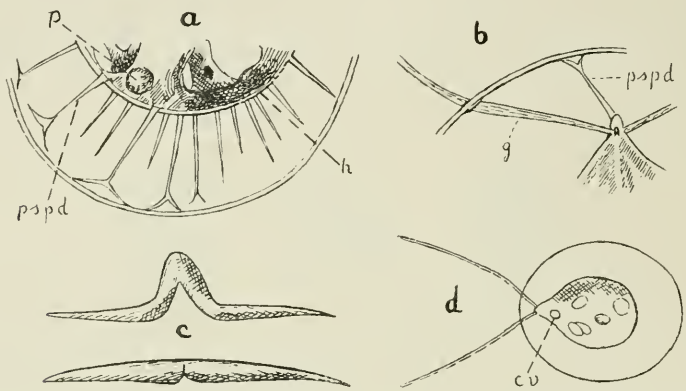


Fig. 10. *a—c. Haematoccus pluvialis.* Vergr. 2000. *a* hinterer Teil eine Zoospose mit zahlreichen Plasmafortsätzen (pspd.). *b* Vorderer Teil einer Zoospore mit Geipelröhren und Plasmaschnabel. *c* Eigenartige Gestaltungen von Stigmen. *d* Zoospore von *Chlamycoccus* (*Haematococcus*) *pluvialis* (nach CIENKOWSKI, 1865) mit 1 contractiler Vaenole (cv.).

Die bis 7 μ dicke Zellwand schliesst den gewöhnlich radiär um die Längsachse gelagerten Protoplasmakörper ein. Er ist birnenförmig (Taf. XV, Fig. 1 und 11) bis oval (Taf. XV, Fig. 2). Er nähert sich oft dem hinteren Pole der Zellwand (Taf. XV, Fig. 1), während er bei *H. Droebakensis* häufiger den Seiten der Zellwandperipherie sich anschmiegt. In seiner zentralen Lage wird der Protoplasmakörper durch ausstrahlende Fortsätze gehalten, die den bekannten Bau zeigen. Sie können, wie SCHMIDLE (1903) feststellte, unendlich fein und dann meist besonders zahlreich sein, oder sie strahlen nur in derberen Strängen aus, die mehr (Fig. 10a) oder weniger zahlreich (Taf. XV, Fig. 1) sein können, und in letzterem Falle oft deutlich körnigen Bau (*k*) verraten. Grün werden sie aber niemals. Der Innenkanal der bis $^1/_2$ μ breiten (bei *H. Droebakensis* bis 1 μ

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

breit) Fortsätze ist also zu schmal, um die grünen Röhrchen des Chromatophors eindringen zu lassen.

Der mehr oder weniger zugespitzte Schnabel des Protoplasmakörpers sendet die beiden Geisseln durch die bekannten Röhren (Fig. 10 b). Die Geissellänge ist im Verhältnis geringeren Schwankungen unterworfen als die Zellwand. Maximallänge 33 μ.

Chromatophor.

Im Protoplasmakörper unterscheiden wir zunächst den Chromatophor, der dem peripheren Teile des Plasmas eingebettet ist. Er ist birnenförmig bis oval und gleicht in Lagerung, Bau und Struktur dem von *H. Droebakensis*, weshalb ich auf das unter A und B Gesagte verweise. Nur seine Einschlüsse bedürfen einer besonderen Erwähnung. Zunächst sind die Pyrenoide in Mehrzahl vertreten. Sie sind einzeln im Chromatophor zerstreut, von rundlicher oder etwas eckiger Form, umgeben von der Stärkehülle (*a*). Ihr Durchmesser schwankt und wurde einschliesslich Hülle bis 5 μ gemessen, erreicht also nur $^6/_7$ des Maximums der ersteren Art. Ihre geringere Grösse (Taf. XVI, Fig. 20) machte einen Vergleich des inneren Baues mit dem bei Pyrenoiden anderer *H*-Arten etwas schwierig. Eine Kultur, deren Zoosporen auf Taf. XV, Fig. 2 und 12 und Taf. XVI, Fig. 14—16 abgebildet sind, zeigte indes einwandfreie Strukturbilder. Da ergab sich genau dasselbe optische Bild wie bei *H. Droebakensis*. (Taf. XV, Fig. 2): Ein Binnenkörperchen (*b k*), davon radiär ausstrahlende Kanälchen und die die Stärkehülle durchsetzenden Kanälchen (*c*), nur dass die Stärke eine im Verhältnis dünnere aber dafür derbere Hülle bildet! Die einzelnen Körnchen, die genau genommen als Hohlkugelstückchen auftreten (nur im Querschnitt Körnchen gleichen) sind nicht so leicht durch Druck aus ihrem Gefüge zu lösen, wie das bei *H. Droebakensis* mit Leichtigkeit gelang.

Stigma.

Im Zusammenhang mit dem Chromatophor sind ausser den Pyrenoiden noch ein Stigma und mehrere contractile Vacuolen zu erwähnen. Bezüglich des Stigmas berufe ich mich auf meine Mitteilungen (1907, S. 318) und wiederhole: Lage direkt vor dem Äquator oder in Höhe desselben (Taf. XII, Fig. 12, Taf. XV, Fig. 11 und 12), Oberflächenansicht ein sphärisches Dreieck, Seitenansicht eine Sichel oder ein spitzwinkliges Dreieck, dessen Basis nach innen umgebogen sein kann; Länge bis 13 μ, Breite bis 1,5 μ. Textfig. 10 c zeigt ein Stigma mit einer Mittelfalte und ein solches in der

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Mitte durchschnitten. Derartige Gestaltungen künden vielleicht den werdenden Agamonten an. Doch spielen sie jedenfalls nur eine unbedeutende Rolle, da Neubildung des Stigmas bei der Teilung von *H. pluvialis* die Regel zu sein scheint[1]). Form und Bau dieses Organs gleichen in der Hauptsache denen der anderen *H*-Arten, nur ist ihr Studium bei *H. pluvialis* schwieriger, da dessen Stigmenfarbe bedeutend blasser ist als die jener.

Contractile Vacuolen.

Über die Existenz contractiler Vacuolen ist man sich nicht einig. Ihr Vorkommen ist ausdrücklich von COHN (1854) verneint worden. CIENKOWSKI (1865) fand ein solches Gebilde bei den Macrogonidien (= Zoosporen) von *Clamydococcus pluvialis* A. Br. (= *H. pluvialis* Flot.)[2]). BENNET und MURRAY (1889) stimmen ihm bei, ebenso stellen BÜTSCHLI's (1883—1887) Abbildungen des *H. lacustris* Girod (= *H. pluvialis* Flot.) unter der Geisselbasis eine contractile Vacuole dar. Die neueren Beobachter aber sprechen sich ausnahmslos gegen das Vorhandensein contractiler Vacuolen aus. HAZEN (1899) führt unter „General conclusions" an: „no contractile vacuole is present". In WILLE's (1903) Artbeschreibung findet sich daher S. 105 der Satz: „contractile Vacuolen fehlen." Dass SCHMIDLE (1903) bei der Beobachtung ein negatives Ergebnis hatte, habe ich bei Beschreibung von *H. Droebakensis* erwähnt. G. S. WEST (1904) hält daher die Abwesenheit dieser Bläschen für eines der wenigen Unterscheidungsmittel zwischen *Haematococcus* und *Chlamydomonas*. — Die Empfindlichkeit der Regenalge in Naturmedien, die meist sehr arm an Nährstoffen sind, macht allerdings die Beobachtung der winzigen Vacuolen schwierig. Ich fand sie daher erst in künstlichen Kulturen bei grünen Zoosporen. Später konnte ich sie an Zoosporen aus Naturmedien nachweisen. In letzteren sind die Zoosporen oft reich an Haematochrom und an Stärkekörnern, beides Erscheinungen, die später in meinen Kulturen schlecht genährte Individuen ankündeten. Die contractilen Vacuolen liegen über die ganze Peripherie des Chromatophors zerstreut, und bevorzugen vielleicht die Stellen, wo Plasmafortsätze ausstrahlen. Die Grösse in Diastole ist bis 2 μ gemessen,

1) Ich muss also den früher aufgestellten Satz (1907 S. 318) „wobei es meist mitgeteilt wird" auf Grund meiner späteren Beobachtung einschränken.

2) CIENKOWSKI (1865): „In den Macrogonidien des *Chl. pluvialis* fand sich eine contractile Vacuole, die zu den kleinsten gehört, die ich kenne, jedoch gross genug, um bei einer 350fachen Vergrösserung klar wahrgenommen zu sein. Sie liegt in der Gegend, wo der Körper des Schwärmers in den Schnabel übergeht". (Fig. 10d nach CIENKOWSKI).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

aber in manchen Zoosporen kaum 1,5 μ. Ihre Zahl ist ganz verschieden und schwer festzustellen, denn selten sieht man so viele Bläschen pulsieren wie bei der Zoospore Taf. XV. Fig. 1, wo etwa 16 auf der halben Oberfläche gezeichnt werden konnten, also einige 30 Stück vorhanden gewesen sein dürften. Die Pulszahl wechselte ganz bedeutend und schwankte zwischen 12″ und 35″.

Leibeshöhle.

In der Mitte der Leibeshöhle liegt der Zellkern, gewöhnlich umgeben von mehreren Zellvacuolen. Der Maximaldurchmesser des Nucleus betrug 8 μ, des Nucleolus 3 μ.

Er ist ohne Anwendung von Fixiermitteln bei Beobachtung mit Ölimmersionslinse oft deutlich wahrzunehmen, besonders der Nucleolus tritt sehr stark hervor.

Mit der Ausbildung der Leibesvacuolen hängt noch der optische Eindruck des Chromatophors zusammen. Dieser erscheint über solchen Vacuolen natürlich heller (vgl. meine Fig. 2 und 4a, 1907) und um so heller, je weiter sie an die Peripherie des Protoplasmakörpers vordringen. Dieser optische Eindruck gab SCHMIDLE Veranlassung, den Chromatophor als netzförmig anzusprechen. Ich habe dies in meiner früheren Mitteilung (1907, S. 321) auch getan unter Hinweis auf Fig. 4a, doch glaube ich, dass dies nicht ganz korrekt ist. Meine späteren Beobachtungen stützen HAZEN's Auffassung (1899): „Frequently the chlorophyll of this hollow shell becomes reduced in places so that it appears to be pierced with holes.“

Es wird zweckmässig sein, um Missdeutungen auszuschliessen, den Ausdruck Netzchromatophor in dem angedeuteten Sinne fallen zu lassen, schon aus dem Grunde, weil beim Fehlen der Vacuolen gleichmässige Grünfärbung sich zeigt, d. h. ein massiver Chromatophor (Taf. XV, Fig. 11), allerdings mit der bei *H. Droebakensis* besprochenen feineren Struktur (Röhrengerüst), im optischen Schnitt und bei Oberflächenansicht ein feines Netz[1]) (vgl. Taf. XV, Fig. 10) vorhanden ist.

Die Abbildungsserie (Taf. XVI, Fig. 19a—d) einer Zoospore von *H. pluvialis* demonstriert die Ähnlichkeit ihres Zellbaues mit dem von *H. Droebakensis* (Taf. XIII, Fig. 16a—e): Fig. 19a mit der trophoplasmatischen Schicht (T), die den Chromatophor durchzieht und umzieht, (Fig. 19b) mit Chromotaphor und contractilen Vacuolen, Stigma (*st*) und Stärkekörnchen (*a*); Fig. 19c mit Pyrenoiden (*p*),

1) Vorausgesetzt, dass der Begriff Netz ein Flächenbegriff ist.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

grünem Röhrengerüst des Chromatophors und Vacuolen (*v*); Fig. 19d ausserdem mit Nucleus (*N*) und Nucleolus (*n*).

Die Stärkekörnchen (*a*) können gross sein (bis 2 μ), besonders in schlecht genährten und dann meist haematochromreichen Zoosporen (vgl. meine Fig. 1, 1907). In letzteren erscheinen sie aber grün, da der Chromatophor sie noch in dünner Schicht bedeckt. Taf. XVI, Fig. 12 weist indes nur ganz winzige Stärkekörnchen auf. In solchen Zoosporen wurden die contractilen Vacuolen nur schwer aufgefunden, oft überhaupt nur eine einzige (Taf. XVI, Fig. 12cv), obgleich es sicher ist, dass sie auch hier zahlreicher vertreten sind.

Cytogonie.

Die Zoosporen von *H. pluvialis* vermehren sich nur agamogen. Gewöhnlich entstehen vier Agameten im Agametangium des Agamonten. Es finden sich gelegentlich mehr, manchmal indes auch nur zwei. Der Teilungsmodus soll ziemlich willkürlich sein. COHN (1850) schrieb S. 102 (708): „Es scheint sowohl Längs- als Querteilung der Primordialzelle eintreten zu können.“ Er beruft sich auf seine Fig. 72B, die den Anfang einer Längsteilung, Fig. 33A, die eine beginnende Querteilung abbildet. HAZEN (1899) tritt für Querteilung ein: „After the first cleavage which is transverse, the division follows no constant rule.“

In WILLE's Gattungsbeschreibung (1903, S. 104) von *Haematococcus* heisst es dann unter Würdigung obiger Literatur: Die Zoosporen vermehren sich durch Querteilung.“ Vielleicht ist PERTY (1852) der einzige Untersucher von *H. pluvialis*, der ausschliesslich für Längsteilung eingetreten ist. Wenn man aber liest, dass PERTY mit Hinweis auf seine nebenan kopierte Figur (Fig. 11a) von einer typischen Längsteilung spricht, bei der sich die Hülle (*H*) mit teile, so ergibt sich daraus, dass er an Zwillingsformen den Teilungsvorgang verfolgt hat. Er hat indes damit nicht ganz Unrecht gehabt, denn gerade die anormalen Bildungen bei der Teilung lassen oft Schlüsse auf die normale zu. Das erschien mir nirgends so in die Augen springend wie bei HAZEN's Abbildung von Zwillingsformen[1]), die ich in Fig. 11b—e kopiert habe. Besonders Fig. 11c erscheint beachtenswert. Sie beweist, dass die Geisseln der Agameten an einer Stelle gebildet werden: halbiere ich die untere Hälfte längs und klappe sie um diese Längsachse, drehe ich ferner die obere

1) Hier erhebt sich die Frage, ob wir es mit Zwillingsagamonten oder Agameten zu tun haben. In ersterem Falle wäre an ein Persistieren der alten Hülle des Agametangiums, im zweiten an Neubildung der Zellwand zu denken (wie in BLOCHMANN's Fig. 10).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Hälfte um die Querachse der ganzen Figur, so fallen die Geisseln aufeinander, ebenso die zwei Haematochromflecke. Bei der oberen Hälfte ist nun entweder die Halbierung unterblieben oder der vierte Teil hat sich bereits losgelöst.

Haben wir die Sicherheit, dass die vier Geisselpaare derselben Stelle entspringen, so ergibt sich daraus, dass der Protoplast wie eine Apfelsine aufgeteilt wird, nur dass hier zwei aufeinander senkrecht stehende Teilungsebenen nur vier Spälten gebildet haben. Wie liegt nun diese „Apfelsine" im Agametangium, damit man die ursprüngliche Richtung der Teilungsebene ableiten kann? Die Folgestadien lassen das wegen der späteren Umlagerung des Chroma-

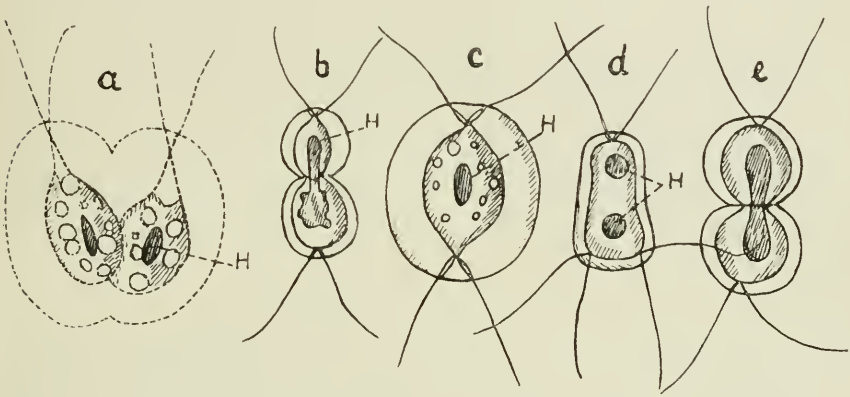


Fig. 11. Zwillingsformen von *Haematococcus pluvialis*. *a Hysginum pluviale* Perty (= *H. pluvialis*) nach Perty 1852. *b—e Sphaerella lacustris* (= *H. pluvialis*) nach Hazen 1899. *H. Haematochrom.*

tophors (Taf. XVI, Fig. 7, 8, 11) nicht mehr erkennen. Da finden sich alle möglichen Figuren, die durch Verrutschen und Verdrehen des Ganzen und seiner Teile hervorgerufen werden. Diese Stadien führen leicht irre, nicht aber die in Taf. XVI, Fig. 2a, 6, 3, 4 abgebildeten. Erstere zeigt die beginnende Längsteilung, Fig. 6 einen vielleicht mit der Zweiteilung abschliessenden Agamonten, die beiden letzten Figuren die Zerlegung in vier Teilstücke. Der Protoplasmakörper hängt wie bei den anderen *H*-Arten an einem längeren oder kürzeren Faden, der ihn mit der Geisselbasis verbindet.

Längsteilung.

H. pluvialis vermehrt sich also durch Längsteilung (vgl. COHN, 1850, Fig. 72). Bei vielen Agamonten waren die Farbkörnchen des Stigmas oft ganz unregelmässig verteilt und auch die Konturen des

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Stigmendreiecks schon sehr unregelmässig, so dass das ganze Organ in der Auflösung begriffen schien. Ein solches altes Stigma ist oft in einem Teilgebilde des Agametangiums noch lange zu sehen, verschwindet aber im Agameten, so dass Häufungen wie bei *H. Droebakensis* und *H. Bütschlii* nicht vorzukommen scheinen. Wenn auch möglicherweise einmal Teilung des Stigmas stattfindet, und nur zwei Agameten von vier ihren Augenfleck neu bilden, so ist wohl die Neubildung an sich als erwiesen zu betrachten und jedenfalls vorherrschend.

Es sei noch mit Bezug auf Taf. XVI, Fig. 2b erwähnt, dass eine Abplattung des Protoplasmakörpers eine seltene Erscheinung ist. Ob sie mit der Agamogonie in Beziehung steht, wie COHN (1850) in der Erklärung seiner ganz ähnlichen Fig. 33 angibt, oder ob Individuen am Rande des Kulturglases beim Verdunsten des Wassers hängen bleiben und dann abgeplattet werden, kann ich nicht entscheiden, doch ist letzteres wahrscheinlicher.

Aus Zoosporen von *H. pluvialis* scheinen nach der Literatur niemals Gameten hervorzugehen. Ich habe dieselben auch in keiner Kultur aufgefunden. Gametenähnliche Gebilde gehen indes aus den Dauerzellen hervor, die daher zunächst besprochen werden sollen.

Dauerzustände.

Es ist bisher bei *H. pluvialis* nur ein Dauerzustand bekannt, die Aplanospore. Sie bildet sich in der üblichen Weise, wie das von COHN mit treffenden Abbildungen veranschaulicht ist (1850, Fig. 92, 111). Aus den Aplanosporen, die in 1 bis 2 Monaten zur Keimung heranreifen unter Bildung von mehr oder weniger Haematochrom um den Zellkern, können dann bekanntlich allerlei Verjüngungsformen entstehen, besonders Mikrozoosporen[1]) und palmelloide Zustände.

Mikrozoosporen werden bis 10 μ lang, bis $8^1/_2$ μ breit[2]) und haben zwei Geisseln, die 17 μ Länge erreichen (Tab. III). Sie entstehen zu 16 oder mehreren aus der Aplanospore (Taf. XV, Fig. 3a und b) und sind grün oder rot gefärbt. Meist enthalten diese nackten eiförmigen (Taf. XV, Fig. 4a) ellipsoidigen (Taf. XV, Fig. 4b) oder birnenförmigen (vgl. meine Fig. 9b, 1907) Mikrozoosporen einen zarten Chromatophor, gelegentlich mit kleinen Chlorophyllkörnchen und Stigma (Taf. XV, Fig. 4b) und den Nucleus mit Nucleolus. Sie

---

1) Ich nenne diese Gebilde Mikrozoosporen, weil ihre Kopulation nie beobachtet werden konnte.

2) WILLE (1903, S. 105) hat die Zahlen für die Wiener Linie versehentlich beibehalten: „Länge 1—3,5 μ“ würde also umgerechnet „Länge 3,3—8,8 μ“ heissen müssen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

entwickeln sich nach eintägigem Schwärmen zu Mikroaplanosporen (Taf. XV, Fig. 4c), die zur normalen Grösse der Aplanosporen heranwachsen. Die letzteren können ungeheure Ausdehnung gewinnen (bis 80 μ) und trotzdem noch ungeteilt sein. In diesem Stadium können der Nucleus 28, der Nucleolus $8^1/_2$ μ erreichen; ersterer lässt gelegentlich im optischen Querschnitt und in der Oberflächenansicht ein feines Netzwerk erkennen (Taf. XVI, Fig. 13). Nucleoli zeigen manchmal mehrere weisse Kügelchen (*fl*), die auf irgendwelche Einlagerungskörper schliessen lassen. Pyrenoide zählte ich in einem Exemplare von 63 μ Durchmesser bis zu 42 Stück, es findet also erst Pyrenoidvermehrung, hinterher erst die Kernteilung statt (Taf. XV, Fig. 7). Der Chromatophor ist bei den grossen Aplanosporen oft sehr gut zu studieren (Taf. XV, Fig. 13a) und zeigt nicht selten das schönste grüne Röhrengerüst, das dem der Zoosporen und Agameten (Taf. XV, Fig. 10) aller *H*-Arten gleicht. Dieses Gerüst kann winzige Stärkekörner führen (Taf. XV, Fig. 13a—b), die eine rundliche oder längliche Gestalt haben (Taf. XV, Fig. 13c). Ob sie den Chromatophorröhren aufliegen, oder innerhalb der Röhren ihren Sitz haben, konnte bei ihrer Kleinheit nicht festgestellt werden.

Die Oberfläche einer Aplanospore ist oft wie schraffiert in verschiedenen Richtungen (Taf. XII, Fig. 9). Die Schraffierung scheint nichts anderes zu sein als der zusammengefaltete Chromatophor. Manchmal teilt sich eine Aplanospore in etwa 60 Teile (Taf. XV, Fig. 8) und verharrt in diesem Stadium, von der mehrschichtigen unregelmässig erweiterten Hülle umgeben. Da die Teilaplanosporen sich innerhalb der Mutterhülle mit einer mehr oder weniger dicken Hülle umgeben können und längere oder kürzere Zeit in Ruhe verharren, so haben wir hier einen palmelloiden Zustand. Aus jeder Aplanospore gehen später wieder eine oder mehrere Zoosporen hervor, so wie es durch COHN festgestellt wurde. Ich sah häufig (Taf. XVI, Fig. 17) den Plasmakörper an einer Seite hervortreten. Die alten Hüllen blieben dann zurück; gewöhnlich aber teilte sich die keimende Aplanospore vorher in vier oder mehrere Teile, welche sich zu Zoosporen ausbildeten und der Membran entschlüpften.

Was die Gamogonie von *H. pluvialis* anbelangt, so ist es sonderbar, dass sie stets vermutet, aber niemals festgestellt worden ist.

Während sich bei allen übrigen Arten leicht Gameten einstellten, finden sich bei *H. pluvialis* nur gelegentlich jene kleinen aus Aplanosporen entschlüpfenden nackten Zellen, die aber anscheinend keine Gameten, sondern Mikrozoosporen sind. Denn dass sie nackt sind, ist kein Beweis für ihre Gametennatur, da auch die Agameten oft nackt entschlüpfen können.

Unter Benutzung dieser Ergänzungen ist die bisherige Artdiagnose (vgl. WILLE 1903, S. 105) nun etwas anders zu fassen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Haematococcus pluvialis Flotow.

Die Zellwand der Zoospore ist stumpf oval und steht gewöhnlich überall weit vom Zellkörper ab. Die glockenförmige Warze am vorderen Pole der Zelle, sehr ausgeprägt bei jungen Zoosporen, verläuft bei älteren meist in die Peripherie der Zellwand. Zwei lange, sehr schmale, nach innen sich ein wenig verjüngende Röhren für die Geisseln bilden einen rechten bis stumpfen Winkel miteinander. Länge der Zoosporen bis 63 μ, Breite bis 51 μ. Der Zellkörper ist birnenförmig bis oval mit[1]) (rings in die Zellwand ausstrahlenden einfachen oder an der Spitze zweiteiligen) farblosen Plasmafortsätzen. (Dem etwas zugespitzten Vorderende entspringen zwei) Geisseln, bis 33 μ lang (etwa von der Länge des Zellkörpers, die durch die Geisselröhren hindurchgehen). Das meist sehr blasse (rötliche) Stigma hat eine Länge bis 13 μ, eine Breite bis $1^1/_2$ μ und liegt in Höhe des Äquators der Zelle oder ein wenig höher. Es hat, von oben gesehen, die Form eines sphärischen, von der Seite die eines spitzwinkligen Dreiecks.

Zahlreiche contractile Vacuolen (sind in die obere Schicht des Chromatophors eingebettet). Der Chromatophor (liegt in der peripheren Schicht des Zellplasmas), ist dickwandig und besteht aus einem zarten grünen Röhrengerüst, das sich nicht in die Plasmafortsätze erstreckt. Er enthält mehrere, meist 4 bis 6 Pyrenoide. Die vom Chromatophor gebildete zentrale Höhle nehmen ein: der Zellkern, der meist im Mittelpunkte der Zelle liegt, und oft Leibesvacuolen, die ihn umgeben. Haematochrom ist meist vorhanden in beweglichen und unbeweglichen Formen und bevorzugt das Gebiet des Zellkerns. Aplanosporen und palmelloide Zustände finden sich. Dieselben haben glatte Membran. Die Vermehrung der Zoosporen geschieht durch Längsteilung und zwar nur agamogen, meist durch Bildung von vier Agameten. Aus Aplanosporen können sich 16 und mehr Mikrozoosporen entwickeln, Länge 10 μ, Breite $8^1/_2$ μ, Geisseln bis 17 μ lang. Mikrozoosporen sind rot oder grün, nackt, eiförmig, ellipsoidig oder birnenförmig. Gamogonie nicht beobachtet, Verbreitung: wahrscheinlich kosmopolitisch. *H. pluvialis* kann in dem Nährmedium der übrigen *H*-Arten gedeihen, ist aber in der Natur sehr gering konzentrierten Nährmedien angepasst und dann gewöhnlich haematochromreich. Vorwiegend autotrophe Lebensweise.

---

1) Bedeutung der Klammern s. Anmerkung bei der Artdiagnose von *H. Droebakensis*.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

D. *Haematococcus Bütschlii* Blochmann im Vergleich mit *H. Droebakensis* und *H. pluvialis*.

Bevor die Gattungsmerkmale aus den drei Artdiagnosen abgeleitet werden können, ist ein Vergleich mit *H. Bütschlii* notwendig. Zunächst haben alle *H.*-Arten denselben Bau des Chromatophors, eine dickwandige Hohlbirne, die von einem grünen Röhrengerüst durchzogen wird. Ebenso besitzen alle ein Stigma und gewöhnlich die weit abstehende äussere Membranschicht, in welche zahlreiche Plasmafortsätze aus dem Zellkörper hineinstrahlen. Alle Arten besitzen mehrere contractile Vacuolen. Die Zweizahl der Pyrenoide haben zwei *H.*-Arten miteinander gemein, nämlich *H. Bütschlii* und *Droebakensis*. Beide weichen aber voneinander ab in: Form und Lage des Stigmas, Form der Membranwarze und vor allem Zahl und Lage der contractilen Vacuolen: Das Stigma hat bei *H. Bütschlii*, von oben gesehen, Halbmondform, bei den beiden anderen sphärische Dreiecksform. Bei ersterer liegt es normal in der Höhe des vorderen Pyrenoides, bei letzterem kurz vor dem Äquator. Die Membranwarze hat bei *H. Droebakensis* und deren Varietät Sattelform, bei *H. Bütschlii* sind nur zwei Röhren vorhanden, die der Membran aufliegen. Die contractilen Vacuolen treten bei *H. Bütschlii* in Zwei- bis Dreizahl, bei *H. Droebakensis* in Vielzahl auf. Bei ersterer liegen sie im ersten Drittel der Zelle, bei letzterer über die ganze Oberfläche verbreitet. Es ist nun die Frage, ob nicht einige dieser Abweichungen nur das Produkt subjektiver Deutung optischer Eindrücke sind, und daher eine Identität der Arten *H. Bütschlii* und *Droebakensis* vorliegt. Dies hielt SCHMIDLE nach einer meiner Zeichnungen für wahrscheinlich. Diese Vermutung findet ihre Stütze durch die Veränderlichkeit der Individuen in Form und Bau unter dem Einflusse verschiedener Nährmedien[1]); doch halte ich mich nicht eher für berechtigt, eine Identität zu vertreten, bis die Verhältnisse bei *H. Bütschlii* einer erneuten Prüfung unterzogen sind.[2]) Ich habe mir leider den letzteren Organismus von der Originalfundstätte nicht verschaffen können. Bezüglich der Zahl der contractilen Vacuolen werde ich einstweilen bei der Gattungsbeschreibung nur von Mehrzahl sprechen, da *H. Bütschlii* nur 2 bis 3 Stück besitzen soll.

---

1) Ich erwähne die Vierzahl der Plasmafortsätze, die bei den *H. Droebakensis*-Zoosporen der dem Naturmedium entnommenen Probe vorherrschte, und damals den Gedanken an eine Identität der beiden Spezien ausschliessen musste. Ringsum ausstrahlende Plasmafortsätze erschienen erst, als nach einem Vierteljahre junge Zoosporen durch Keimung gezüchtet worden waren.

2) Bemerkenswert ist, dass die Bildung von Aplanosporen für *H. Bütschlii* speziell verneint ist (BLOCHM. 1886, S. 18).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Ich halte das Vorkommen derselben in Mehrzahl und ihre Lage an beliebigen Stellen des peripheren Chromatophors für gattungstypisch.

II. Biologisches.

Einige Bemerkungen, die sich auf die Biologie der Haematococcen beziehen, sind schon in die früheren Abschnitte eingeflochten. Es sollen hier nur in kurzen Zügen einige Beobachtungen, die gelegentlich gemacht sind, zusammengestellt werden.

Ein buntes Durcheinander von Tatsachen hat sich ergeben mit Bezug auf Zusammenhang zwischen Agamogonie und Gamogonie, auf Phototaxis, Reaktion auf verschiedene Nährmedien usw. Welcher von den vielen einwirkenden Faktoren, die die einzelnen Erscheinungen auslösen, in jedem Falle die Hauptrolle spielt, Licht, Temperatur, Nahrungsstoffe, Jahreszeit, Luftdruck, absorbierte Gase usw., das festzustellen, muss eine Aufgabe der Zukunft sein.

Wichtig ist, dass es gelungen ist, einen geschlossenen Entwicklungszyklus bei *Haematococcus* in künstlichen Nährmedien zu verfolgen. Zeitraubende Sterilisierung der Nährmedien ist auch bei Anwendung organischer Substanzen, Asparagin, Zucker, Stärke usw. nicht durchaus notwendig. Der Haematococcus will diese Stoffe gar nicht in frischem Zustande, er lässt dieselben doch erst durch Bakterien umwandeln. Keine Nährlösung mit ausschliesslich organischen Substanzen erzeugte mir, frisch angewandt, eine lebensfrische Algenvegetation. Anorganische Lösungen waren dagegen sogleich zu verwenden und gestatteten bei *H. Droebakensis* eine ganz leidliche agamogene Vermehrung der Zoosporen, bei *H. pluvialis* eine sehr gute.

Die Gamogonie[1]) blieb entweder aus oder trat doch sehr zurück, so dass selten eine einwandsfreie Kopulation zu sehen war. Es hilft eine Agarunterlage (1 pCt.), die ich nach RICHTER's (1903) für Diatomeen verwendete Methode mit Nährsalzen beschickte. Im Reagenzglase mit viel Agar, wenig (2—3 *ccm*) Nährmedium (KNOP 0,2—0,35 pCt.) konnte die Vermehrung zunächst einige Zeit agamogen, dann aber auch gamogen beobachtet werden.

Rote Zoosporen von *H. pluvialis* wurden unter diesen Kulturbedingungen grün (KNOP 0,2 pCt. auf Agar 1 pCt.). Lässt man den Agar fort, so verharrt ein Teil des Haematochroms hartnäckig in den Zellen. In beiden Fällen war die Dauer der beweglichen Zustände verschieden. Agarunterlage verkürzt den Zoosporenzustand, alleinige Anwendung von KNOP 0,2 pCt. verlängert ihn bis über

1) Gamogonie bezieht sich nur auf *H. Droebakensis*.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

$^1/_2$ Jahr (vielleicht wäre noch keine Änderung eingetreten, wenn nicht inzwischen *Chlorella* und *Scenedesmus* sich eingestellt und die Nahrung mit verbraucht hätten). Die in erschöpftem Kulturwasser gehemmte Vermehrungsfähigkeit kann natürlich durch Übertragung der Zoosporen in frische Nährlösung wieder angefacht werden. Es gelang auf diese Weise von Anfang Februar bis Dezember 1907 stets Zoosporen zur Verfügung zu haben, was für die Kontrolle der Untersuchungsergebnisse ein nicht zu unterschätzender Vorteil war.

H. pluvialis ist mit der autotrophen Lebensweise zufrieden, vermehrt sich dabei ziemlich gut agamogen. Etwas organische Nahrung (z. B. Kuhmist) verträgt er indes gut und entwickelt kräftige Zoosporen, aber gamogene Vermehrung erfolgt trotzdem nicht. Ob letztere bei *H. pluvialis* überhaupt vorhanden ist, wage ich zu bezweifeln. Als einzige Andeutung von gamogener Vermehrung betrachtete man bislang die Bildung von Mikrozoosporen aus Aplanosporen bei der Keimung. Man bezeichnete diese kleinen Schwärmer sogar direkt als Gameten. Berechtigt ist das nicht, solange keine Kopulation gesehen worden ist.

Über die Ursachen der Entstehung von Mikrozoosporen hat HAZEN (1899) folgendes festgestellt: Es trocknet das Wasser im Kulturglase bei trockener Zimmerluft schneller aus als bei feuchter Luft. So trocknen die Aplanosporen also am Rande des Kulturgefässes schneller ein, als unter natürlichen Bedingungen im Freien: werden solche vor der Zeit gereifte Aplanosporen nun wieder mit Wasser übergossen, so entwickeln sich fast immer zahllose Mikrozoosporen. Ich kann das bestätigen (vgl. Bemerkungen zu Tab. III). Zur Erklärung dieser Erscheinung kann ich nichts beitragen.

Was bei *H. pluvialis* auch nicht mit organischen Stoffen gelingt, ist bei *H. Droebakensis* ein leichtes. Will man Gamogonie hervorrufen, so genügt ev. Agaruntérlage; besser kommt man schon zum Ziele, wenn man z. B. Saccharose zusetzt, und zwar auf 3 *ccm* einer 0,5 pCt. Knoplösung etwa 1 *ccm* 1 pCt. Saccharoselösung. Es bildet sich bald ein Pilzrasen, den man abhebt. Nach 14 Tagen kann man diese Lösung mit Algen beschicken, die ganz gut gedeihen, auch Gamogonie zeigen. Befriedigend ist auch dies nicht. Auch einzelne Zusätze anderer Art, Stärke, Asparagin boten keinen besonderen Ausfall. Von zusammengesetzten Nährlösungen späterer Versuche habe ich nur eine mit einigen Erfolge verwerten können:

8 Teile	. . . .	$Ca(NO_3)_2$
3 „	. . . .	$MgSO_4$
2 „	. . . .	KH_2PO_4
2 „	. . . .	KNO_3
1 Teil	. . . .	K_2SO_4

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

1 Teil	. . . .	K_3PO_4
1 „	. . . .	$CaSO_4$
1 „	. . . .	NaCl
5 Teile	. . . .	Saccharose
5 „	. . . .	Asparagin

Diese Mischung (0,71 pCt.) wird mehrmals auf 60° erwärmt, auf 1 pCt. Agar aufgegossen, der sich in einem Reagenzglase oder Erlenmeyerkolben befand und mit einem Tropfen aus der Mutterkultur geimpft. Die Zoosporen vergehen in der frischen Nährlösung; die mit ihnen hineingeratenen Bakterien aber gedeihen und wandeln allmählich, im Sommer schneller als im Winter, das Gemisch in den für die Haematococcen erwünschten Zustand um.

Währendem infiziert man von Zeit zu Zeit wieder mit Mutterkultur und erhält dann früher oder später explosivartig eine Algenvegetation. Zum Beweise, dass dieser Nährboden den Algen zuträglich war, führe ich die Vermehrungsschnelligkeit an:

25. April	. . . .	1/5 *cmm* Zoosporen, d. h. 1 Zoospore auf 5 *cmm*
4. Mai	. . . .	48/5 *cmm*
10. „	. . . .	349/5 „

Die Messungen mussten abgebrochen werden, weil nach 14 Tagen in der Regel die ersten Dauerzustände sich finden, und auch die Gamogonie stark einsetzen kann, wodurch die Zoosporenzahl reduziert wird.

Die Vermehrung war in diesem Falle in 15 Tagen über viermal durch Vierteilung erfolgt: 1; 4; 16; 64; 256.

Also kamen in 15/4 Tagen alle Zoosporen einmal zu Vermehrung, jeden Tag also etwa 4/15 der ganzen Zoosporenzahl, d. h. etwa 27 pCt., was entschieden kein geringer Prozentsatz ist.

Ich versuchte dann aus der Lebensweise dieser Volvocaceen in der Natur einige Schlüsse auf die Ernährungsverhältnisse zu ziehen. In Lyngör fand sich ein buntes Gemisch aller Gattungen von Volvocaceen, die in den Steinmulden sehr schnell auftauchten, aber ebenso schnell verschwinden konnten, wenn die oft geringe Wassermenge verdunstete. Auf den Felseninseln, wo Vieh weidete, waren besonders häufig *Chlamydomonas* und *Haematococcus*-Vegetationen in den Steinmulden Alle Arten von tierischen Exkrementen scheinen überhaupt die diesen Algen notwendigen Nährstoffe zu enthalten. Ich habe z. B. mit Kuhmist operiert und mit dem besten Erfolge. Zwei Monate alte Zygoten von *H. Droebakensis*, die in einer Samendüte aufbewahrt waren, wurden in 14 Tagen mit Wasser, dem etwas Kuhmist zugesetzt war, in einem Reagenzglase zur Zoosporenbildung

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

gebracht. Es dauerte nur wenige Tage nach dem Erscheinen der ersten Zoosporen, so war die Flüssigkeit grün gefärbt. Zuerst wurde fast nur agamogene Vermehrung konstatiert; dann trat aber ein Generationswechsel ein, z. B. begannen dann nachmittags schon die ersten Teilungen der Gamogonie, 8 Uhr abends waren die vorgerückten Stadien vorherrschend, bis 4 Uhr morgens (August) zahlreiche Kopulationen. Danebenher ging die Agamogonie, die abends mit den ersten Teilungen begann und dann bei Tagesanbruch mit einem massenhaften Ausschwärmen endigte. So regelmässig blieb es nur etwa 8 Tage, dann nahm der Vermehrungskoeffizient überhaupt etwas ab, Agamogonie trat wieder in den Vordergrund, und so blieb es fast noch 4—6 Wochen, bis die Erschöpfung des Nährmediums eintrat und den Rest der Zoosporen zur Aplanosporenbildung zwang. Der Zeitpunkt, wann die eine, wann die andere Vermehrungsart beginnt oder abschliesst, ist, wie BLOCHMANN bereits festgestellt, ganz verschieden; es ist gewiss eine ganze Reihe von Faktoren, die bei der Auslösung der verschiedenen Reize mitwirken: Licht, Wärme, Nahrung werden hauptsächlich mitsprechen. Es wird aber noch manches Experiment erforderlich sein, ehe man die Grenzen der Einzelwirkung des einen oder anderen Faktors festgestellt hat.

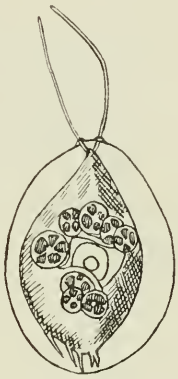


Fig. 12.

Zu erwähnen ist, dass sich die Pyrenoide in KNOP'scher Nährlösung häufig vermehren können; das kann fast zu einer Krankheit werden; wie nebenstehende Fig. 12 zeigt. Neun Pyrenoide fanden sich hier bei einer *H. Droebakensis*-Zoospore, die normal nur zwei Stück besitzt. Diese Pyrenoide liegen hier spiralig um den Zellkern gruppiert. Der Stärkemantel der Pyrenoide erscheint hier gut ausgebildet.

Der Gattungsbegriff (vgl. WILLE, 1903) würde auf Grund vorliegender Untersuchungen etwas enger gezogen werden müssen:

III. Gattungsbegriff *Haematococcus* Agardh.

Die Zoosporen sind einzeln lebend, von ovaler Form. Eine Zellwand umgibt sie als ovaler Mantel, dessen festere etwa $^1/_3\,\mu$ dicke glatte Aussenschicht sich weit abheben kann, zwischen sich und dem Protoplasmakörper ein Medium von sehr dünner Konsistenz einschliessend. Vorn ist sie mit zwei Röhren versehen zum Durchtritt für die beiden Geisseln. Der Protoplasmakörper kann zahlreiche, verzweigte, dünne Plasmafortsätze in die Zellwand ausstrahlen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Chromatophor mehr oder weniger dickwandig, aus einem feinen grünen Röhrengerüst bestehend. Ein rötliches Stigma stets vorhanden. Pyrenoide zwei oder mehrere. Contractile Vacuolen mehrere. Sie liegen nicht wie bei den Arten der Gattung *Chlamydomonas* direkt unter der Membranwarze, sondern an beliebigen Stellen in der äusseren Schicht des Chromatophors und pulsieren unabhängig von einander. Die Zoosporen vermehren sich in der Bewegung, durch Längsteilung, oder modifizierte Längsteilung. Aplanosporen sind vorhanden und haben glatte Membran. Palmelloide Zustände können vorkommen. Vermehrung agamogen und gamogen. Bei *H. pluvialis* bisher nur Agamogonie festgestellt. Gameten ohne Geschlechtsunterschied. Zygote mit glatter Membran.

Wollen wir die Gattungsmerkmale, mit dem wichtigsten beginnend, kurz aufzählen, so ergibt sich die Reihe:

1. contractile Vacuolen: Lage und Zahl sind veränderlich.
2. Protoplasmakörper: mit Fortsätzen.
3. Membran: dicker aber spezifisch geringwertiger Mantel mit dünner Aussenschicht, Geisselröhren.
4. Chromatophor: zartes grünes Röhrengerüst in wandständiger Schicht im Protoplasmakörper.

IV. *Haematococcus* Agardh und *Stephanosphaera* Cohn.

Auf die Ähnlichkeit der morphologischen und physiologischen Verhältnisse dieser beiden Gattungen machte schon Cohn (1852), der Entdecker von *Stephanosphaera*, aufmerksam. Die späteren Forscher sind ihm darin gefolgt: Hieronymus (1887, S. 73), Blochmann (1886, S. 5), Schmidle (1903). Meine Beobachtungen bestätigen die Ähnlichkeit beider Gattungen. Der Chromatophor von *Stephanosphaera* (Taf. XV, Fig. 9a und b) hat das feine Röhrengerüst (*chls*), das in die Plasmafortsätze hineinwachsen kann die beiden Pyrenoide zeigen den bei *Haematococcus* beschriebenen Bau; zahlreiche contractile Vacuolen liegen, im Chromatophor eingebettet, über die ganze Peripherie zerstreut, die Gebiete der Plasmafortsätze bevorzugend[1]). Das Stigma ist meist ein wenig rundlicher, wie bei *Haematococcus*-Arten, doch ist die sphärische Dreiecksform auch hier als typisch zu bezeichnen. Taf. XV, Fig. 5a stellt eine reife Dauerzelle dar, die sehr an *H. pluvialis*-Aplanosporen

1) In der Literatur finden sich keine Angaben über das Vorhandensein contractiler Vacuolen, welche also wohl bisher wegen ihrer Kleinheit übersehen worden sind. Cohn (1854) erwähnt S. 203, er habe bei *Stephanosphaera* keine Spur von contractilen Organen auffinden können.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at; www.zobodat.at

erinnert. Der Farbstoff scheint die ganze Kugel zu durchdringen.

Bei stärkerer Vergrösserung tritt oft ein rotes Farbkörnchennetz auf der Oberfläche hervor (Taf. XV, Fig. 5b), das die Körnchen in zitternder Bewegung zeigt. Dieses Netz ist körperlich als Gerüst aufzufassen. Es durchzieht die Kugel und scheint häufig um den Kern herum in ein homogener tingiertes Gebiet überzugehen. Die Bildung des Farbstoffes ist jedenfalls an das Trophoplasma gebunden, und es sind wahrscheinlich die dunklen Körnchen dieser Plasmasubstanz, die sich gelegentlich färben können. Der Teilungsmodus der Agamonten gibt das gleiche Bild wie bei *H. Droebakensis*, wobei noch besonders interessiert, dass das Stigma seine übliche Wanderung nach dem vorderen geisseltragenden Pole macht, ehe die erste zur Längsachse mehr oder weniger geneigte Wand auftritt. Darauf legte OLTMANNS (1904, S. 150) noch besonderes Gewicht, ehe die Gattungen *Stephanosphaera* und *Haematococcus* in noch nähere Beziehung gebracht werden dürften. Sollte sich meine Vermutung bestätigen, dass der Lage und Mehrzahl der contractilen Vacuolen für die Verwandtschaft dieser Gattungen entscheidendes Gewicht beizumessen ist, so steht der Näherung der zwei Gattungen nichts im Wege.

Es könnte dann mit SCHMIDLE die Unterfamilie „*Sphaerellaceae*[1]) der *Chlamydomonadeae* geschaffen und das folgende systematische Bild vertreten werden:

Familie *Chlamydomonadeae*.
Unterfamilie: *Sphaerellaceae*.

1. Gattung *Haematococcus*.
   Arten: *H. pluvialis*,
   H. Bütschlii,
   H. Droebakensis,
   H. Droebakensis var. *fastigatus*.
2. Gattung *Stephanosphaera*.
   Art: *St. pluvialis*.

V. *Haematococcus* und *Chlamydomonas*.

Diese beiden Gattungen konnten bislang nur schwer getrennt werden (WILLE, 1903, S. 99—101). Als einziges brauchbares Unterscheidungsmerkmal bezeichnete WILLE die Plasmafortsätze. Alle anderen bisher herausgearbeiteten Gattungscharaktere seien un-

1) Dem Namen *Sphaerella* musste zwar das Prioritätsrecht für die Gattung abgesprochen werden, aber er könnte wenigstens, geknüpft an die Unterfamilie, im lockeren Zusammenhange mit *Haematococcus* bleiben.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

brauchbar, da sie in beiden Gattungen in gleicher Weise auftreten könnten. Die Fähigkeit, Plasmafortsätze zu bilden, als solche ist jedenfalls von grossem Werte für die Untersuchung der zwei Gattungen. Ein sicheres Unterscheidungsmittel liefern aber die contractilen Vacuolen. Letztere sind stets vorhanden, während Pseudopodien oft fehlen können. Bei *Chlamydomonas* ist die Zweizahl der contractilen Vacuolen vorherrschend, nur bei *Chlamydomonas Pertyi* Gorosch. sind mehrere (zuweilen bis 15 Stück, vgl. GOROSCH, 1891, S. 13) im vorderen Drittel gesehen worden. Ich habe ebenfalls kürzlich eine neue *Chl.*-Art mit vier solchen Organen angetroffen. Alle aber liegen der Geisselbasis mehr oder weniger genähert, während bei *Haematococcus* keine derartige Polarisierung der pulsierenden Organe nachzuweisen ist. Die beliebige Lage mehrerer contractiler Vacuolen bei *Haematococcus* gegenüber der bestimmteren Lage von zwei, selten mehreren contractilen Vacuolen bei *Chlamydomonas* ist also, solange keine Ausnahmen bekannt werden, wohl das sicherste Merkmal zur Unterscheidung der Gattungen *Haematococcus* und *Chlamydomonas*. Bevor sich indes weitere Gattungscharaktere für *Chl.* ergeben können, müssen erneute Untersuchungen die Lücken in den Artbeschreibungen (vgl. WILLE 1903) ausfüllen. Dass dann die über 30 Arten zählende Gattung von neuen Gesichtspunkten aus zu gruppieren sein wird, so wie es, vielleicht zu früh, SCHMIDLE (1903) schon begonnen hat, ist vorauszusehen; besonders wenn sie ein Sammelplatz wird für alle Arten, die man in anderen Gattungen der Chlamydomonadeen nicht unterbringen kann[1]). Die Gruppierung wird äusserst erschwert, weil die *Chlamydomonas*-Arten in allen Richtungen variieren, überhaupt noch in lebhafter Entwicklung zu sein scheinen.

VI. *Chlamydomonas nivalis* (Bau.) Wille.

WILLE (1903) hatte den Beweis geführt, dass die rote Schneealge (*Sphaerella nivalis* (Bau.) Sommerfelt) keine *Sphaerella*- bzw. *Haematococcus*-Art sei, da sie 1. keine Plasmafortsätze bilde, 2. eine Membran von festerer Konsistenz habe, als es bei *H.*-Arten der Fall

1) GOROSCHANKIN (1905) schreibt z. B. im Interesse seiner *Chl. coccifera*: „Meine Untersuchungen über die Familie der Chlamydomonadeen haben mich zu der Überzeugung von der Unhaltbarkeit der heute giltigen Umgrenzungen der Gattungen dieser Familie gebracht, zugleich aber auch mich darin bestärkt, dass für eine besser begründete Systematik der Familie es noch so mancher Untersuchung bedarf. Deshalb will ich auch jetzt dem von mir gefundenen Vertreter der *Chlamydomonadinae* keinen neuen Gattungsnamen geben, sondern ihn vorläufig unter die Gattung *Chlamydomonas* stellen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

sei, 3. zwei contractile Vacuolen besitze, deren Lage mit der bei typischen *Chl.*-Arten üblichen (im Gebiete der Geisselbasis) mehr übereinstimme.

G. S. WEST, 1904, bestreitet die Notwendigkeit dieser Umtaufung: „*Sphaerella nivalis* Sommerfelt, which can scarcely be specifically distinguished from *Sph. lacustris*“ (= *H. pluvialis*) „is the, Red Snow plant“. Es wird indes kaum möglich sein, die rote Schneealge in der Gattung *Haematococcus* zu belassen, da sie nur zwei contractile Vacuolen und diese an der Geisselbasis trägt, während sich bei allen *Haematococcus*-Arten mehrere an beliebigen Stellen des peripheren Chromatophors vorfinden. Sie ist daher als *Chlamydomonas*-Art anzusehen, solange sich Mehrzahl und Lage der contractilen Vacuolen als zuverlässiges Trennungsmerkmal behauptet[1]).

Schlussbemerkung.

Die Existenz mehrerer contractiler Vacuolen bei *Volvoccaceen* ist wohl bis jetzt nur für *Chlorogonium* bekannt. KRASSILSTSCHIK (1882) fand bei *Chlorogonium euchlorum* 12—16 Stück, ebenso spricht KLEBS (1883) von mehreren contractilen Vacuolen, die an bestimmten Stellen des peripherischen Cytoplasmas sich gefunden hätten. Ich glaube indes, die Lage der contractilen Vacuolen auch bei dieser Gattung mit dem Chromatophor in Verbindung bringen zu müssen.

SCHMIDLE legt vielleicht den contractilen Vacuolen zu wenig gattungstrennende Bedeutung bei, indem er *Chlorogonium euchlorum* mit 12—16 über den Chromatophor zerstreuten contractilen Vacuolen und verschiedene *Chlamydomonas*-Arten mit nur zwei am vorderen

1) Mit der Sicherstellung der roten Schneealge als *Chlamydomonas*-Art hängt die strittige Frage zusammen, ob der Gattungsname *Haematococcus* oder *Sphaerella* zu wählen ist. Die Gattung *Sphaerella* ist von SOMMERFELT 1824 aufgestellt, ihr Typus war die rote Schneealge (*Sph. nivalis*); dazu kam dann u. a. die Regenalge. Da die Schneealge generisch mit *Chlamydomonas* zu vereinigen ist, so kann man wohl die Frage aufwerfen, ob nicht für *Chlamydomonas* Ehrb. (1833) der ältere Name *Sphaerella* (1824) einzusetzen sei. Dann fällt aber die Möglichkeit fort, den Namen *Sphaerella* für *Haematococcus* einzusetzen. Demnach kann bei Getrennthaltung beides *Genera* unmöglich *Sphaerella* für die Regenalge und deren Verwandte in Frage kommen. Leider ist auch AGARDH's *Haematococcus* (1828) nicht scharf (im modernen Sinne) definiert; indes hat VON FLOTOW (1844) den Namen in klarer Weise beschränkt, so dass sich eine Auffassung *Haematococcus Agardh* emendavit Flotow wohl halten lässt. Da alle diese älteren Algennamen unklare Begriffe sind, sollte man gerade in der Systematik der *Cryptogamen* die Priorität nicht zu weit treiben, sondern nur soweit als einigermassen klare Auffassungen und Diagnosen vorliegen. Da für mich eben *Haematococcus* im Sinne VON FLOTOW's die erste brauchbare Fassung ist, so habe ich in Übereinstimmung mit WILLE (1903) diesen Gattungsnamen benutzt.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Pole gelegenen contractilen Vacuolen zu einer Gattung *Chlorogonium* vereinigt. Meine gelegentlichen Beobachtungen der *Chlorogonium*-Arten haben mich eher in der Annahme bestärkt, dass die Gattung *Chlorogonium* eine weit grössere Verwandtschaft mit *Haematococcus* als mit *Chlamydomonas* hat; auch die Cytogonie in beiden Gattungen hat viele Berührungspunkte.

Wie steht es nun mit den systematischen Charakteren bei den *Volvocaceen* überhaupt, wie mit der Entwicklungsreihe?[1]). Die Anzahl der Geisseln scheint bei den niederen Formen grösser (*Polyblepharides*) zu sein als bei den höheren, wo sie bis auf 2 reduziert wird (vielleicht auf 1 bei *Mastigosphaera Gobii* Schew., 1893). Also muss *Carteria* als niedriger als *Chlamydomonas* angesehen werden, weil eine Vermehrung der Geisseln (nachdem sie reduziert sind) nicht annehmbar ist.

Die Anzahl contractiler Vacuolen ist bei den meisten Formen 2 (bei *Stephanoon Askenasii* Schew., 1893, und *Mastigosphaera Gobii* Schew., 1893 nach Autor nur 1), bei *Chlamydomonas Pertyi* Gorosch. (1893) mehr als 2, bei *Chlorogonium* 12—16, bei *Haematococcus* meist noch höher.

Lage der contractilen Vacuolen: Meist am vorderen Pole der Zelle, bei *Chlamydomonas Pertyi* im vorderen Drittel der Zelle, bei *Chlorogonium* und *Haematococcus* an beliebigen Stellen über den peripheren Chromatophor zerstreut.

Ob Vielzahl und beliebige Lage der contractilen Vacuolen die höhere, geringe Anzahl und bestimmte Lage die niedere Form charakterisiert, ist schwer zu beurteilen, solange die physiologische Bedeutung dieser Organe nicht erkannt ist. Denn es gibt Formen mit und ohne Pyrenoide, mit vielen und wenigen solchen Organen. Auch hier ist es schwer zu sagen, welche Formen die höheren sind. Vielleicht hat die Zahl der contractilen Vacuolen und der Pyrenoide nur geringe, die Lage dieser Organe grössere Bedeutung bei der Beurteilung dieser Fragen.

Es scheint indes verfrüht bei dem jetzigen Stande der *Volvocaceen*-Forschung auf diese Dinge schon jetzt näher einzugehen.

Auch die Untersuchung über die Gattung *Haematococcus* weist noch mehrere Lücken auf: Über Stoffwechselprodukte, Inhalt der Zellvacuolen, Bildung und Vermehrung, Entstehung, Verbleib und Funktion der Pyrenoide und der contractilen Vacuolen[2]), Ursachen

1) Eingehend hat sich u. a. BLACKMAN (1900 und 1902) mit diesen Fragen befasst; er schliesst sich in vielem WILLE an.

2) Von grosser Wichtigkeit ist es auch zu erfahren, wo und wie die Sauerstoffausscheidung bei *Haematococcen* stattfindet, vielleicht spielen contractile Vacuolen dabei eine Rolle.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Tabelle I.

Zoosporen von *Haematococcus Droebakensis.*

Nr.	Länge	Breite	Geissel	Stigma Länge	Pyrenoide Zahl	Pyrenoide Lage	Plasmafortsätze Länge Max.	Plasmafortsätze Zahl	Plasmafortsätze Lage
1. . . .	37,0	32,3	22,0	2,5	2	normal	7,0	11	ringsum
2. . . .	28,9	19,0	25,0	1,4	2	„	8,5	6	nur hinten
3. . . .	43,0	37,4	26,0	3,4	2	„	7,0	7	ringsum
4. . . .	35,7	23,8	25,5	2,2	2	„	5,0	3	nur hinten
5. . . .	36,0	21,3	24,0	2,2	2	„	8,0	7	hinten, 1 seitlich
6. . . .	31,5	17,0	23,8	1,7	2	„	10,0	4	nur hinten
7. . . .	37,4	20,4	24,0	2,0	2	„	11,9	4	„ „
8. . . .	38,0	20,0	22,1	—	2	„	8,5	4	„ „
9. . . .	40,0	26,2	22,1	—	2	„	10,2	10	ringsum
10. . . .	39,1	27,2	25,5	2,5	2	„	10,0	11	„
11. . . .	35,7	22,5	22,0	—	2	„	7,0	6	nur hinten
12. . . .	39,0	25,5	22,1	2,0	2		8,5	8	ringsum
13. . . .	35,7	24,0	26,0	2,5	1 + 3		6,8	6	nur hinten
14. . . .	35,5	18,7	20,4	—	1 + 2	normal	10,0	6	„ „
15. . . .	39,0	22,1	24,0	2,2	2 + 2		10,2	8	ringsum
16. . . .	37,4	25,5	25,5	2,2	1 + 2		5,1	8	„
17. . . .	40,8	29,8	27,0	3,4	2		6,8	8	„
18. . . .	39,1	27,2	23,8	3,0	1 + 2		5,1	6	„
19. . . .	30,6	17,0	23,5	2,0	3		8,5	6	nur hinten
20. . . .	26,4	13,6	17,0	1,7	2	normal	6,0	6	„ „
Durchschnitt	36,0	23,5	23,6	2,3					

Reagenzglaskultur angesetzt 27. März, Dauer des Zoosporenzustandes fast zwei Monate, grösste Anzahl der Zoosporen 530 Stück auf 1 *cmm.* Quantum des Nährmedium 2 *ccm.* Nährmedium (KNOP) 0,3—0,4 pCt., Unterlage Agar 1 pCt.

der verschiedenen Arten der Fortpflanzung, ist so gut wie gar nichts ermittelt worden. Für einige dieser Untersuchungen wird das ernährungsphysiologische Studium eine wertvolle Hilfe sein.

Zusammenfassung der wichtigsten Resultate.

1. *Haematococcen* können bei geeigneter Ernährung ihren ganzen Entwicklungszyklus in einem Reagenzglase mit 2—3 *ccm* künstlichen Nährmediums normal durchlaufen. Folgende Entwicklungsformen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Tabelle II.

Zoosporen von *Haematococcus plucialis.*

Nr.	Länge	Breite	Geissel	Nucleus	Nucleolus	Stigma Länge	Pyrenoide Zahl
1. . . .	23,8	18,5	24,6	—	—	⊙	1
2. . . .	32,3	28,9	32,3	—	—	—	4
3. . . .	30,6	25,5	23,8	8,5	3,0	—	4
4. . . .	30,6	27,2	+	9,3	2,5	6,8	4
5. . . .	34,0	28,9	29,7	10,2	2,5	—	6
6. . . .	28,9	23,8	30,6	5,1	1,7	—	3
7. . . .	24,6	17,8	23,3	{2 Kerne 3,8}	○	—	3
8. . . .	25,5	20,0	27,2	5,1	2,0	—	3
9. . . .	33,8	20,4	+	5,1	—	3,4	3
10. . . .	35,7	23,8	○	—	—	—	4
11. . . .	32,3	26,3	+	6,8	3,4	—	3
12. . . .	29,7	28,9	+	—	2,5	—	4
13. . . .	28,9	25,5	+	8,5	2,3	+	4
14. . . .	27,2	19,5	+	—	—	—	3
15. . . .	32,3	27,2	+	6,8	2,5	—	4
16. . . .	18,7	14,4	+	3,4	0,9	—	3
17. . . .	39,1	34,0	⊙	8,5	2,0	—	4
18. . . .	32,3	23,9	+	8,5	2,5	—	6
19. . . .	—	25,5	○	10,2	3,0	○	4

Nährmedium vgl. Tab. III. + Organ liegt zu ungünstig zum Messen. ○ Organ fehlt wahrscheinlich. — Organ nicht beobachtet.

wurden erzielt: Zoosporen, Agameten, Gameten, Zygoten als Produkt der Kopulation, Aplanosporen, palmelloide Zustände.

2. Die Membran der *Haematococcen* besteht nicht aus Cellulose. Der Anschein einer Cellulosereaktion wird dadurch erweckt, dass die durch Jod + Schwefelsäure teilweise gelöste, gebläute Stärke des Zellkörpers in die dünn konsistente Membransubstanz eindringt, diese färbt und blau erscheinen lässt.

3. Der Chromatophor der *Haematococcen* besteht aus einem zarten, grünen Röhrengerüst. Die Zwischenräume im Röhrengerüst werden von Trophoplasma durchtränkt, Vacuolen können aus dem Innern der Zelle vordringen und den Chromatophor stellenweise einengen, so dass der optische Oberflächeneindruck ein Chromatophornetz vortäuscht. Er umgibt aber stets bei normalen ausgewachsenen Zoosporen in einer dickeren oder dünneren Schicht die ganze Peripherie des Zellkörpers.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Tabelle III.

Mikrozoosporen von *Haematococcus pluvialis.*

Nr.	Länge	Breite	Geissel	Stigma Länge	Pyrenoide Durchmesser
1	8,4	6,3	16,1	1,9	2,8
2	9,1	7,7	15,4	—	2,1
3	10,1	6,6	14 0	2,8	1,05
4	8,4	8,4	16,8	2,8	2,8
5	9,1	7,0	16,8	2,5	—
6	9,8	7,0	2 Geisseln	2,5	2,8
7	8,1	7,0	2 Geisseln	3,0	—
8	9,8	7 0	14,0	2,8	3,0
9	8,4	7,7	2 Geisseln	2,8	—
10	9,8	8,4	2 Geisseln	—	2,8

Reagenzglaskultur angesetzt 15. Februar, Dauer des Zoosporenzustandes $1^1/_2$ Monate.

Quantum des Nährmediums 2—7 *ccm.* Ursprüngliches Nährmedium (KNOP) 0,2 pCt., Unterlage Agar 1 pCt.

15. Februar: Kultur angesetzt.
14. März: 2 *ccm* H_2O zugesetzt (abends).
15. März: Zahlreiche Mikrozoosporen (mittags).
24. März: 3 *ccm* H_2O zugesetzt (abends).
25. März: Zahlreiche Mikrozoosporen (mittags).

4. Die *Haematococcen* besitzen mehrere (bis 60 Stück) contractile Vacuolen, die an beliebigen Stellen in der obersten Schicht des Chromatophors eingebettet liegen und unabhängig voneinander pulsieren.

5. Eine bedingte Funktion des Nährmediums sind: Grösse, Dicke, Gestalt der Zoosporenmembran, Ausbildung des Chromatophors, Zahl und Ausbildung der Pyrenoide. (Die Häufung der Pyrenoide bei 2 pyrenoidigen *H.*-Arten lässt ihren genetischen Zusammenhang mit der mehrpyrenoidigen Art *H. pluvialis* deutlicher werden), Zahl und Ausbildung der Plasmafortsätze.

6. Die *Haematococcen* sind mixo- und autotropher Lebensweise angepasst. Bei autotropher Lebensweise tritt die Agamogonie in den Vordergrund. Bei *H. pluvialis* nur Agamogonie gesehen.

7. Die contractilen Vacuolen liefern bis jetzt das sicherste Unterscheidungsmittel zwischen den Gattungen *Haematococcus* und *Chlamydomonas.*

8. Die Gattungen *Stephanosphaera* und *Haematococcus* bilden mit SCHMIDLE (1903) zweckmässig unter dem Namen „*Sphaerellaceae*" eine Unterfamilie der *Chlamydomonadeae* auf Grund der gleichartigen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

morphologischen (Chromatophorstruktur und Lagerung contractiler Vacuolen) und physiologischen (Cytogonie im allgemeinen, Wanderung des Stigmas vor agamogener Vermehrung im besonderen) Verhätnisse.

9. Die rote Schneealge findet bei der jetzigen Fassung des Gattungsbegriffes keinen Platz in der Gattung *Haematococcus* und ist mit WILLE (1863) als eine *Chlamydomonas*-Art (*Chl. nivalis* (Bau.) Wille) anzusehen.

Benutzte Literatur.

1844. FLOTOW, J. v., Über *Haematococcus pluvialis* (Nov. Act. Acad. Leopold. Carol. XX. Wratisl. 1844).

1850. COHN, F., Nachträge zur Naturgeschichte des *Protococcus pluvialis* Kützing. (Nov. Act. Acad. Leopold. Carol. XXII. S. 2. Wratisl. 1850.)

1851. BRAUN, A., Betrachtung über die Erschein. der Verjüngung in der Natur. Leipzig 1851.

1852. —, *Clamydococcus pluvialis* bei Berlin. (Bot. Zeit. X. S. 245—247. 1852.

1852. PERTY, M., Zur Kenntnis kleinster Lebensformen. Bern 1852.

1854. COHN, F., Entwicklungsgesch. der mikrosk. Algen und Pilze. (Nov. Act. Acad. Leopold. Carol. XXIV. Wratisl. 1854.)

1865. CIENKOWSKI, L., Über einige chlorophyllhaltige *Glococapsen*. (Bot. Zeit. XXIII. Leipzig 1865.)

1875. ROSTAFINSKI, J., Quelques mots sur l'*Haematococcus lacustris* et sur les bases d'une classification naturelle des Algues chlorosporées. (Mém. de la Soc. Nat. des Sc. de Cherbourg, T. XIX, 1875.)

1878. STEIN, Fr. v., Der Organismus der Infusionstiere III, 1. Leipzig 1878.

1882. SCHMITZ, FR, Die Chromatophoren der Algen. Bonn 1882.

1883—1887. BÜTCHLI, O., *Protozoa II, Mastigophoren*. 1883—1887.

1886. BLOCHMANN, F., Über eine neue *Haematococcus*-Art. (Verhdl. d. naturhist. med. Ver. III. Heidelberg 1886.)

1886. KLEBS, G., Über die Organisation einiger Flagellatengruppen und ihre Bezieh. zu Algen und Infusorien. (Unters. aus dem botan. Inst. Tübingen, II. 1886.)

1888. HANSGIRG, A., Prodromus der Algenflora von Böhmen. (Archiv für Naturw. Landesuntersuchung in Böhmen, 6, 105, 106. 1888.)

1890—1891. GOROSCHANKIN, Beiträge zur Kenntnis der Morphologie und Systematik der *Chlamydomonaden* I, II. (Bull. de la Soc. Imp. des Nat. de Moscou. 1890—1891.)

1890. MIGULA, W., Beiträge zur Kenntnis des *Gonium pectorale*. (Bot. Centralbl. XLIII. 1890.)

1893. SCHEWIAKOFF, W., Über die geographische Verbreitung der Süsswasserprotozoen. (Mém. de l'Acad. imp. des sc. de St. Pétersbourg, 7 sér. XLI. No. 8, p. 1—201. 1893.)

1895. DILL, E, O., Die Gattung *Chlamydomonas* und ihre nächsten Verwandten. (Jahrb. f. wiss. Bot. XXVIII. Berlin 1895.)

1897. WILLE, N., *Chlorophyceae*. (ENGLER und PRANTL, Die natürl. Pflanzenfamilien. I. T. 2. Abt. Leipzig 1897.)

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

1899. DANGEARD, P., A., Mémoires sur les Chlamydomonadinées. (Le Botaniste 6 Sér. 1899.

1899. HAZEN, FR., ELL., The Life History of *Sphaerella lacustris (Haematococcus pluvialis)*. (Mem. of Torr. Bot. Club, VI, Nr. 3, New York 1899.)

1900–1901. BLACKMAN, F., The Primitive *Algae* and the *Flagellata*. (Annals of Botany, XIV, 1900, und March 1901.)

1902. — and TANSLEY, N, G., A Revision of the Classification of the green *Algae*. (The New Phytologist I. 1902.)

1902. CHODAT, R, Algues vertes de la Suisse. Berne 1902.

1903. HARTMANN, M., Die Fortpflanzungsweisen der Organismen, erläutert an *Protozoen, Volvocineen* und *Dicyemiden*. (Biol. Centralbl. 1903).

1903. RICHTER, O., Reinkulturen von *Diatomeen*. (Ber. d. d. bot. Ges. XXI. 1903. S. 493.

1903. SCHMIDLE, W, Bemerkungen zu einigen Süsswasseralgen. (Ber. d. d. bot. Ges XXI. 1903.)

1903. WILLE, N., Algologische Notizen. (Nyt Magazin f. Naturvid. XLI. H. 1. Kristiania 1903.)

1904. OLTMANNS, F., Morphologie und Biologie der Algen I. 1904.

1904. WEST, G. L., A Treatise on the British freshwater Algae. 1904.

1905. DEGEN, A., Unters. über die contractile Vacuole und die Wabenstruktur d. Protoplasmas. (Bot. Zeit. 1905, S 163.)

1905. GOROSCHANKIN, Beiträge zur Kenntnis der Morphol. u. System. d. *Chlamydomonaden*. (Flora 1905, S. 420—423.)

1905. HAMBURGER, C., Zur Kenntnis der *Dunaliella* und einer *Amoebe* aus Salinenwasser von Cagliari. (Arch. f. Protistkd. VI. 1905)

1905. LEMMERMANM, E., Die Algenflora der Sandwich-Inseln (ENGLER's botan. Jahrb. XXXIV. 1905. S. 628.)

1905. OLTMANNS, F. Morphologie und Biologie der Algen, II, 1905.

1905. TEODORESCO, E. C., Organisation et développement du Dunaliella, nouveau genre de Volvocacée-Polyblepharidée. (Beihefte z. bot. Centralbl, XVIII, I, 1905)

1906. —, Observations morphologiques et biologiques sur le genre Dunaliella. (Revue générale de bot. XVIII. 1906.)

1907. FREUND, HANS, Neue Versuche über die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Algen. (Flora. IIC 1. 1907)

1907. KANITZ, A., Der Einfluss der Temperatur auf die pulsierenden Vacuolen der Infusorien. (Biol Centralbl. XXVII. 1907.)

1907. SCHERFFEL, A, Algologische Notizen. (Ber. d. d. bot. Ges. XXV. 1907. S. 228 - 232.)

1907. WOLLENWEBER, W., Das Stigma von *Haematococcus*. (Ber. d. d. bot. Ges. XXV. 1907. S. 316—321.)

Tafel-Erklärung.

Vergr. 1000, mit Ausnahme von Taf. I, Fig. 12f, Taf. II, Fig. 17, 18, 21, 22, 23; Taf. III, Fig. 12, 13: Taf. IV, Fig. 5*b*, 9*a*, *b*, 13*b*, *c*, *e*, Taf. V, Fig. 13, wo Vergr. 2000 gewählt ist, Taf. IV, Fig. 6, die nur Farben darstellt, Taf. IV, Fig. 12, Taf. V, Fig. 14 bis 16, die nach mikrophotographischen Aufnahmen dargestellt sind (Vergr. 800).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Zeichenapparat nach Abbe; homogene Immersion $^1/_{16}$, Ocular 3 (Leitz) für alle Zeichnungen mit dem Zeichenapparat benutzt. Dauerzellen und Zoosporen mit contractilen Vacuolen nach frischen, die anderen meist nach mit OsO_4-Dämpfen getöteten Objekten.

Abkürzungen.

a. Stärke.
B.K. Binnenkörperchen.
cv. contractile Vacuolen.
ch. Chromatophor.
chl. Chlorophyll.
chls. Chlorophyllgerüst.
F. Farbkörnchen.
f. Verbindungsfaden zwischen Geissel und Zellkern.
fa. Falte.
fl. hell erscheinende runde Flecken im Nucleolus.
h. Leibeshöhle.
kn. Körnchen an der Geisselausgangsstelle.
N. Nucleus.
n. Nucleolus.
p. Pyrenoid.
pl. Plasmawarze.
pspd. Plasmafortsätze (Pseudopodien).
T. Trophoplasma.
t. Teilgebilde.
w. Teilungswand.

Tafel XII. Haematococcus Droebakensis Wollenweber.

Fig. 1. Zoospore (Z.). *a* Medianschnitt, *b* Oberflächenansicht mit grünem Röhrengerüst des Chromatophors (Chrom.), Stigma und contractilen Vacuolen (c. V.).
„ 2. Z. mit vielen c. V. in der Chrom.-Oberfläche.
„ 3. Junge Z. *a* Oberfläche des Chrom. mit c. V. und Zellvacuolen, *b* drei Vacuolen im Zellinnern, *c* Medianschnitt mit Nucleus und Nucleolus.
„ 4. Junge Z. Die Vacuolen, aus dem Innern hervorgedrungen, lassen den Chrom. netzartig erscheinen.
„ 5. Z. mit zahlreichen Pspd., im Übergange zum Agamonten (Stigma schon in Höhe des vorderen Pyrenoides (Pyr.).
„ 6. Z. mit stark entwickelten zahlreichen verzweigten Pspd.
„ 7. Z. mit zahlreichen Vacuolen, das obere Pyr. mit Tochterpyr.
„ 8. Agamont mit vier Agameten.
„ 9. Z. mit sattelförmiger Membranwarze.
„ 10. Zwillings-Z. vielpyrenoidig.
„ 11. Junge Z. (Eosin-Jodjodkalium-Präparat).
„ 12. Gameten. *a*, *b*, *c*, *f*, lange Form mit lang ausgezogener Spitze am hinteren Pole, *d*, *e* kurze ovale Form.
„ 13. *a*—*d* Kopulationsstadien, *e* junge Zygote.
„ 14 und 15. Ältere Zygoten mit Membran.
„ 16. *a*, *b* Ältere Zygoten.
„ 17. *a*, *b* Reife Dauerzellen (Zygoten, Aplanosporen), *a* mit mehreren Pyr.
„ 18. *a*, *b* Keimende Dauerzelle mit Pyr., Farbkugeln, noch ungeteiltem Zellkern.
„ 19. Völlig ergrünte keimende Dauerzelle mit zwei Pyr. und einem N.
„ 20. Aus Dauerzelle der Fig. 19 durch Teilung hervorgegangen.

Tafel XIII. Haematococcus Droebakensis Wollenweber.

Fig. 1. Z. mit Pspd., vorwiegend am hinteren Pole.
„ 2. Gamont mit langgestrecktem N. und durchschnürtem n.
„ 3. Agamont in Zweiteilung.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Fig. 4. Agameten im Agametangium, zum Ausschlüpfen bereit.
„ 5. Agamont von der Seite gesehen, mit vier im Werden begriffenen Agameten.
„ 6. Wie Fig. 5; untere Hälfte hat sich gegen die obere um 90° gedreht.
„ 7. Wie Fig. 5; etwas breitgedrückt.
„ 8. Vier fast getrennte Agameten im Agametangium.
„ 9. Agamont mit beginnender Achtteilung.
„ 10. Z. im Übergange zur Aplanospore.
„ 11. Z. ohne Pspd.
„ 12. Z. mit zwei grossen *Pyr.*, von deren Oberfläche sich das Röhrengerüst des Chrom. deutlich abhebt.
„ 13. Zwillings-Z., vielpyrenoidig, mit zwei Stigmen.
„ 14. Gamont mit vielen Gameten im Ausschwärmen begriffen.
„ 15. Kleine Aplanospore mit neuer Membran, noch in der Mutterhülle liegend.
„ 16. *a—e* Optische Schnitte einer Z. nacheinander bei den verschiedenen Einstellungen gezeichnet.
„ 17. Pyrenoide. *a*, *d*, *f*, mit durch Druck zersplitterter Stärkehülle; *b*, *c* von dem grünen Röhrengerüst des Chrom. umhüllt.
„ 18. Membranwarze.
„ 19. Gamont mit unregelmässig zerschnittenem Protoplasmakörper.
„ 20. Kleiner Gamont mit vielen Gameten.
„ 21. Stigmata. *a*, *c* Seiten-, *b* Oberflächenansicht, *b* mit Farbkörnchen.
„ 22 und 23. Zellkern, von Vacuolen umgeben, zwischen denen trophoplasmatische Stränge hindurchgehen.

Tafel XIV. Haematococcus Droebakensis var. fastigatus.

Fig. 1. Z. mit zahlreichen Stärkekörnchen, Stigma schon etwas hochgerückt, also werdender Agamont.
„ 2. *a—e* Gamont in den einzelnen Stadien der Gametenbildung (von einem Exemplar successive dargestellt).
„ 2. *g*, *h* Anschliessende (an 2 *a—e*) Teilungsstadien.
„ 3. *a* Kopulation zweier Gameten.
„ 3. *b*, *c*, *d* Zygoten-Bildung; Zyg. noch mit zwei Stigmen.
„ 3. *e* Ältere Zygote mit zwei Pyr.
„ 4. Z. von typischer Form, mit zwei grossen Pyr.
„ 5. Agamont in Zweiteilung.
„ 6. Gamont in Vierteilung.
„ 7. Agamont in Vierteilung.
„ 8. Vier im Ausschwärmen begriffene Agameten im Agametangium.
„ 9. Einzelner Agamet; das alte Stigma noch am hinteren Pole.
„ 10. Z. in Asplanosporenbildung, c. V. noch sichtbar.
„ 11. Folgestadium von Fig. 10. Aplanosporenkugel schon scharf konturiert.
„ 12. Stigmata in verschiedenen Lagen.
„ 13. Membranwarze.
„ 14. Verbindung zwischen Geisselbasis und Zellkern.

Tafel XV. Haematococcus pluvialis Flotow,

ausgenommen Fig. 5 und 9 (*Stephanosphaera pluvialis*), Fig. 10 (*Haematococcus Droebakensis*).

Fig. 1. Z. mit zahlreichen c. V. und V. und reduziertem Haematochrom.
„ 2. Z. mit dünnem Membranmantel. Pyr. mit deutlichem Binnenkörperchen und ringsum Kanälchen (Medianschnitt).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

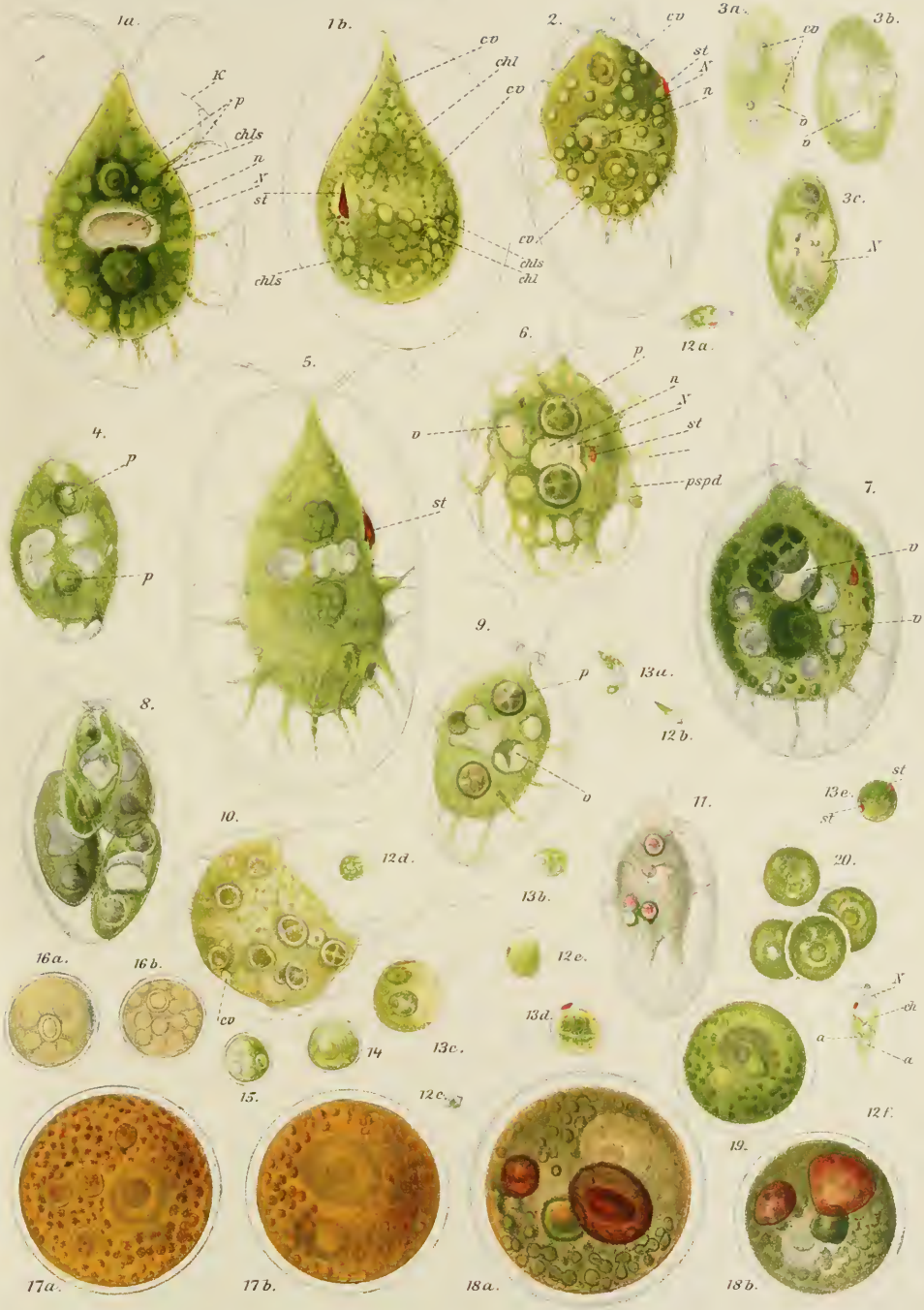
Fig. 3. Microzoosporen aus Aplanosporen sich entwickelnd, *a* grüne, *b* haematochromreiche Formen.
„ 4. *a*, *b* Einzelne Microzoosporen, *c* Microaplanospore, aus Microzoospore hervorgegangen.
„ 5. *a*, *b* *Stephanosphaera pluvialis*. *a* Dauerzelle (Zygote, Aplanospore), *b* Teil der Oberfläche mit Farbkörnchennetz.
„ 9. *a*, *b* *Stephanosphaera pluvialis*. *a* Z. aus einer Kolonie. Viele c. V.; Stigma und zwei Pyr, auf deren Oberfläche sich das Röhrengerüst des Chrom. abhebt. *b* Teil einer Z. mit c. V., die aus dem Chrom. bei der Diastole herausdringen.
„ 6. *a—d* *Haematococcus pluvialis*. *a* Aplanosporenhäufchen auf weissem Karton aufgetrocknet. Einzelzellen sehr haematochromreich. *b*, *c*, *d* Farbtöne dieses Aplanosporenhäufchens (vgl. Einleitung).
„ 7. Aplanospore in Keimung; Zellkern in Zweiteilung, zahlreiche Pyr.
„ 8. Palmelloider Zustand (im Werden), Teilaplanosporen, im Beginn sich von einander zu trennen.
„ 10. *Haematococcus Droebakensis*. Agamont mit vier Agameten, deren Chrom. schon gut ausgebildet ist.
„ 11. *Haematococcus pluvialis*. Junge Z. mit glockenförmiger Membranwarze.
„ 12. Wie Fig. 11, aber mit dünnem Membranmantel.
„ 13. *a* Keimende Aplanospore mit zahlreichen Pyr. und deutlichem Röhrengerüst des Chrom., *b* ein Teil der Oberfläche mit Stärkekörnchen, *c* einzelne Stärkekörnchen.

Tafel XVI. Haematococcus pluvialis Flotow,

ausgenommen Fig. 10 (*Haematococcus Droebakensis* var. *fastigatus*).

Fig. 1. Agamet, eben dem Agamonten entschlüpft.
„ 2. *a* Agamont in Längsteilung, Zellkern noch ungeteilt. *b* Z. etwas abgeplattet (Längsachse senkrecht zur Bildfläche).
„ 3 und 4. Agamont in Vierteilung.
„ 5, 7, 8, 11. Verschobene Lagen des geteilten Zellkörpers.
„ 6. Agamont in Zweiteilung.
„ 9. Oberfläche einer keimenden Aplanospore mit zusammengefaltetem Chrom.
„ 10. *Haematococcus Droebakensis* var. *fastigatus*. Z. mit c. V.
„ 12. *Haematococcus pluvialis*. Stärkereiche Z., nur ein c. V. wahrnehmbar.
„ 13. Nucleus und Nucleolus. Ein feines Aderwerk durchzieht den Nucleus.
„ 14, 15, 16. Aus einer Kultur, deren Z. vorwiegend dünne Membranmäntel zeigten
„ 14. Zoosporen.
„ 15. Agameten.
„ 16. Nur zwei Agameten im Agametangium.
„ 17. Keimung einer Aplanospore.
„ 18. Agamont mit vier getrennten Agameten. Der Chrom. beginnt mit der Entwicklung des Röhrengerüstes.
„ 19. *a—d* Serie optischer Schnitte einer Z.
a Oberfläche des Protoplasmakörpers.
b und *c* Zwischen *a* und *d* liegend.
„ 20. Einzelne Pyr, einer davon in Zweiteilung.

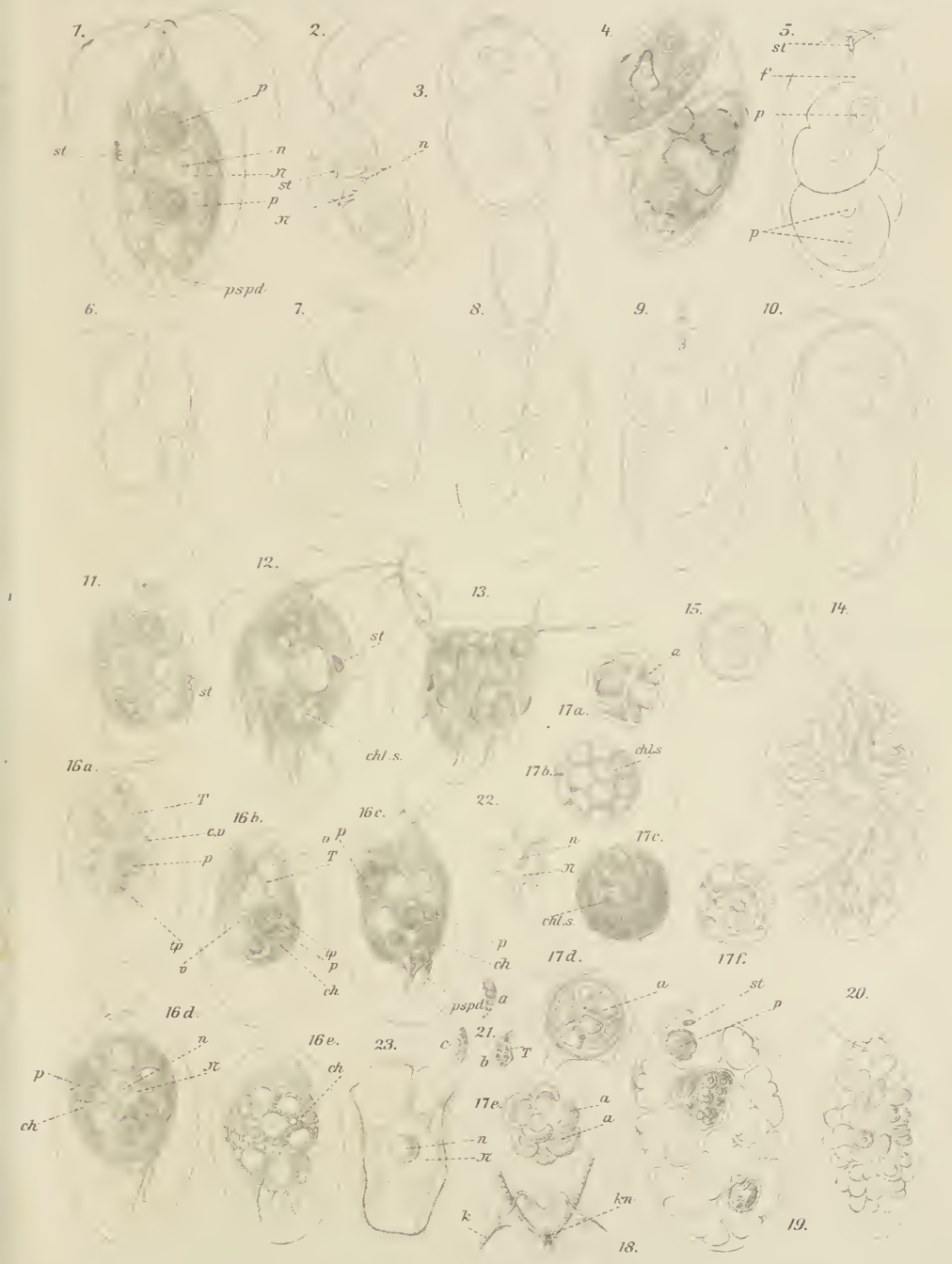
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



W. Wollenweber gez.

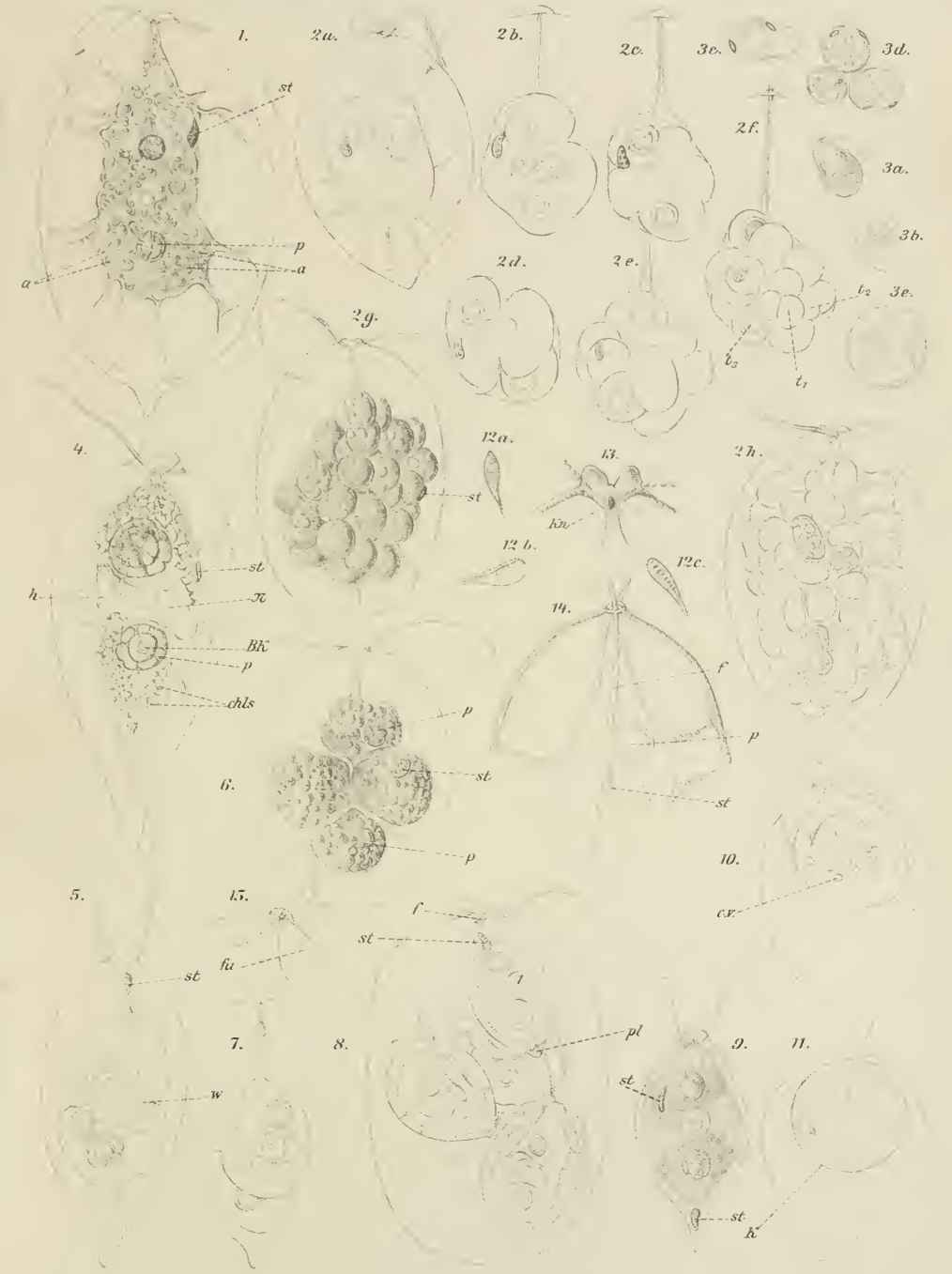
E. Laue lith.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



W. Wollenweber gez. E. Laue lith.

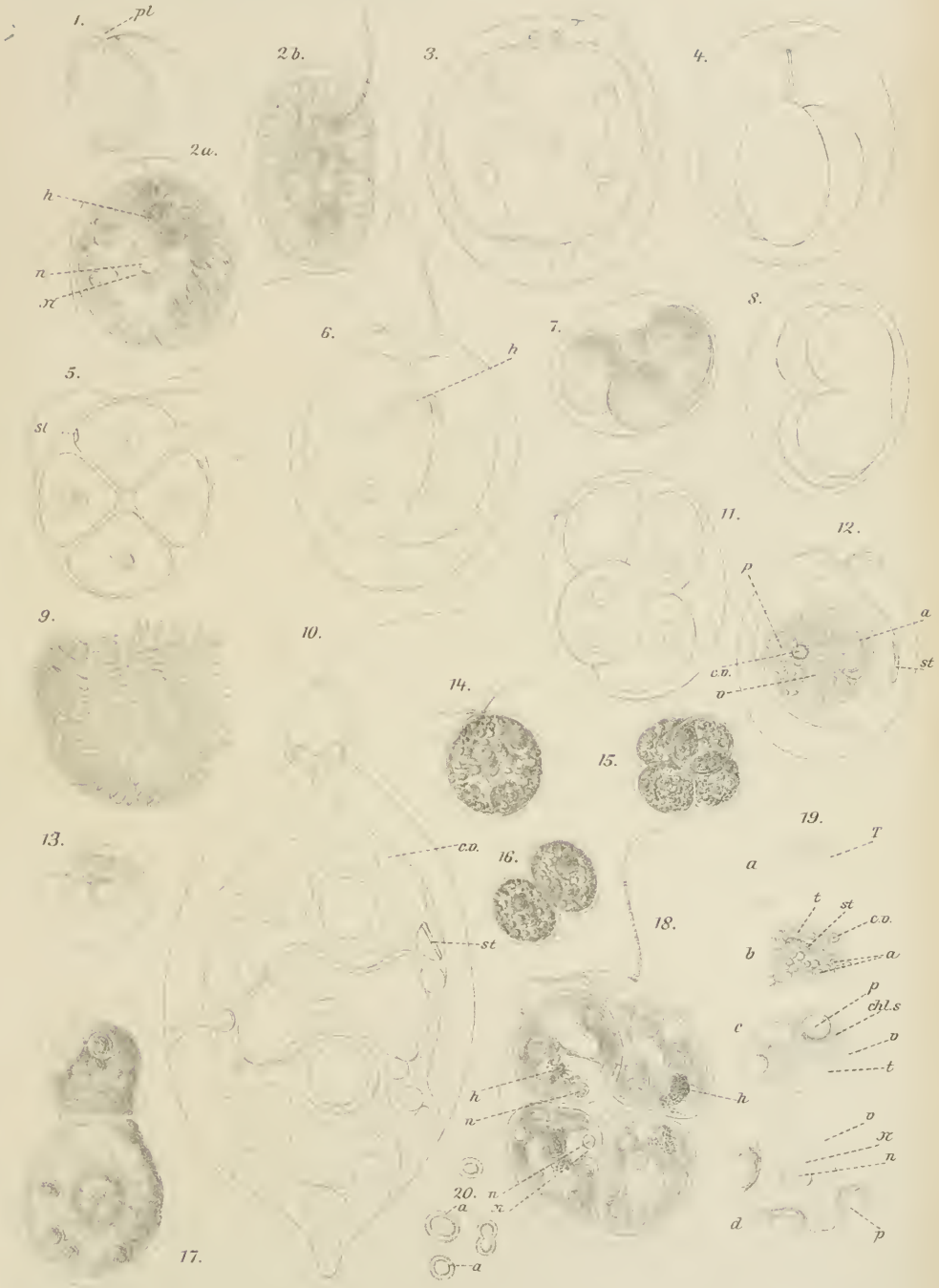
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

W. Wollenweber gez. E. Laue lith.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



W. Wollenweber gez. E. Lauterbach.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft

Jahr/Year: 1908

Band/Volume: 26

Autor(en)/Author(s): Wollenweber Hans Wilhelm

Artikel/Article: Untersuchungen über die Algengattung Haematococcus. 238-298