Tiere bei der Erreichung ihrer Geschlechtsreife kleiner sind, ist auch schon von mir durch genaue Messungen bewiesen worden. Dass aber die hohe Temperatur das Auftreten der Gamogenesis begünstigt, steht im Gegensatz zu den Resultaten aller früheren Forscher. Die Beweise dafür sollten deshalb möglichst ausführlich und überzeugend sein.

Was die theoretischen Ansichten des V. betrifft, könnte man einwenden, dass die ungünstigen äußeren Faktoren soviel die Keim- wie die Körperzellen beschädigen, so dass man nicht von einer größeren Widerstandsfähigkeit der ersteren sprechen kann. Die Größe der Ovarien, die Zahl der Eier und ihre Entwickelungsfähigkeit sind bei Tieren, welche unter ungünstigen Bedingungen kultiviert worden sind, stark herabgesetzt. Die Sterilität, die Auflösung der Eier im Brutraum, ihre Abnormität, sind sehr häufig unter solchen Bedingungen. Die Nachkommen solcher Eier sind auch schwächer in ihrer Lebenskraft und zeigen öfters Degenerationsmerkmale auf. Man kann also nicht von einer relativen Begünstigung der Entwickelung der Keimzellen im Verhältnis zu den Körperzellen durch extreme Kulturbedingungen sprechen. Sowohl die ersteren wie die letzteren werden in ihrer Funktionstätigkeit gleichmäßig geschädigt. Andererseits kann man nicht durch eine solche Theorie die zahlreichen Unterscheidungsmerkmale, welche zwischen Dauer- und Subitaneiern vorhanden sind, erklären. Die Unterschiede in der Durchdringlichkeit der plasmatischen Membran der Eier sind nicht ausreichend, um alle Besonderheiten der so komplizierten Fortpflanzungsverhältnisse der Daphniden zu erklären. Es wäre deshalb zur Lösung aller dieser Probleme die Annahme noch anderer Erklärungsprinzipien erforderlich.

Monako, den 18. Dezember 1910.

Über die Symbiose von Xanthellen[1]) und Halecium ophiodes.

Von J. Hadži (Zagreb).

(Aus dem „Komp.-anat. Institut der k. Universität zu Zagreb".)

Mit einer Abbildung.

Seit der Zeit der Entdeckung der in tierischen Zellen lebenden einzelligen braun oder grün gefärbten Organismen (die braunen wurden für selbständige Organismen zuerst von Cienkowski im Jahre 1871 erklärt und die grünen von Entz im Jahre 1876) hat sich die Anzahl der bekannt gewordenen Tiere, welche mehr oder

1) Wir wollen der Kürze halber für die „gelben Zellen" (Huxley) und die Pseudochlorophyllkörper (Entz) die gekürzten Brandt'schen Ausdrücke Xanthellen, bezw. Chlorellen verwenden, ohne dadurch sagen zu wollen, es seien Pflanzen oder Tiere.

weniger regelmäßig von Chlorellen oder Xanthellen bewohnt werden, so sehr vermehrt, dass zu deren Aufzählung sehr viel Platz erforderlich wäre. Was die gegenseitigen Verhältnisse zwischen den intrazellulär lebenden, stets chlorophyllführenden Organismen und den sie beherbergenden Tieren anbelangt, so sind unsere genaueren Kenntnisse darüber noch ziemlich mangelhaft. In erster Linie bezieht sich dies auf die physiologische Seite dieser Verhältnisse. Es sind bloß einige meistens unvollständige Versuche in dieser Richtung unternommen worden (z. B. Brandt (4) über Aktinien und Radiolarien, Famintzin (10) über letztere, Barthélemy (1) und Geddes (12) über Planarien, Beijerinck (2) über verschiedene Chlorellen, Graff (14) und Hadži (16) über *Hydra*, Trendelenburg (31) über Aktinien u. s. f.). Wir werden jedenfalls keinen großen Fehler machen, wenn wir das Verhältnis als eine Symbiose ansprechen, wie dies ganz allgemein geschieht (z. B. O. Hertwig in seiner „Allgemeinen Biologie" und verschiedene Autoren in ihren Lehrbüchern der Zoologie).

Den experimentell-physiologischen Untersuchungen dieser weit verbreiteten Art der Symbiose stehen allerdings große Schwierigkeiten im Wege, doch sind noch zuvor viele andere Fragen zu lösen, welchen man mittels der Methoden der Morphologie leichter beikommen kann. Unter anderen sind es besonders die Fragen, ob das Zusammenvorkommen beider Symbionten ein durchaus konstantes ist und auf welche Weise diese Erscheinung, was die Gegenwart betrifft, zustande kommt. Solche Fälle obligater Symbiose sind jedenfalls sehr interessant, weil sie uns den Weg zeigen, wie aus gegenseitiger physiologischer und morphologischer Anpassung beider Symbionten neue Formen entstehen können (Synthese der Organismen, Famintzin) (11).

Wenn wir das in dieser Beziehnng Geleistete überschauen, so sehen wir, dass eigentlich sehr wenig vorliegt. Unter den Protozoen fand man sehr viele Formen, in welchen regelmäßig Xanthellen (*Radiolaria*), oder Chlorellen (*Ciliata*) vorkommen. Trotzdem die Protozoen so viel untersucht werden, ist es doch für so wenige Fälle bekannt, was mit den entozoischen kleinen Organismen während der verschiedenen Fortpflanzungsarten und Zuständen der sie beherbergenden Formen geschieht, ob und wie die Kontinuität der Symbiose aufrecht erhalten wird? So lange sich die symbiontischen Protozoen einfach durch Teilung vermehren, wird der Fortbestand der Symbiose gesichert und ohne weiteres verständlich.

Vor dem Beginne der geschlechtlichen Fortpflanzung, sowie vor der Enzystierung scheint es nach den vorliegenden sehr spärlichen Angaben, dass die intrazellulären Symbionten ausgestoßen werden, oder die Form der Schwärmer annehmend das Wirtstier verlassen, oder endlich zerfallen. Bei den Radiolarien treten die

Xanthellen nicht in ihre Schwärmer (Hamann) (17). Nach Brandt (4) sind die jungen Exemplare von *Collozoum* frei von Xanthellen. Nach Moroff (25) findet man in jüngeren Thalassicollen in der Pigmentschichte Restkörper „der ausschwärmenden symbiontischen Algenzellen". Andererseits findet man schon in manchen jungen Exemplaren vereinzelte Xanthellen. Das ist alles am leichtesten so zu erklären, dass die jungen Tiere immer von neuem durch die Schwärmer der Xanthellen „infiziert" werden. Auf diese indirekte Weise wird dann die Kontinuität der Symbiose hergestellt.

Nach Entz (9) stößt *Acanthocystis aculeata* vor der Enzystierung ihre Chlorellen aus, sie kommen aber zwischen dem Plasmaleibe und der Hülle zu liegen und leben, sich vermehrend, dort weiter, sollen sogar bei der Zerreissung der Cyste mitwirken. Es werden von Entz zum Teil nach anderen Autoren Schwärmerbildungen von Chlorellen erwähnt, durch deren Vermittlung die Neuinfektion vermittelt werden soll.

Schaudinn (28) hat bei *Trichosphaerium sieboldi* beobachtet, dass die Xanthellen (nach ihm bloß Ruhestadien der Flagellatenform *Cryptomonas brandti* Schaud.) bei Beginn der Fortpflanzung ausgestoßen werden, bei hungernden Tieren bilden die Xanthellen Schwärmer und schwimmen davon.

Es ist doch zu erwarten, dass nach eingehenden Untersuchungen Fälle namhaft gemacht werden, wo auch bei Protozoen, wie wir das für die Metazoen hören werden, die Symbiose unterbrochen worden ist. Dabei dürften die Xanthellen bezw. Chlorellen in einen anderen Zustand übergehen, in welchem sie nicht leicht erkannt werden können (so etwa wie die farblosen Chloroplasten).

Im Gegensatze zu den Protozoen, unter welchen wir tatsächlich keine Form kennen, welche erwiesenerweise durchaus obligat und kontinuierlich mit den Xanthellen oder Chlorellen zusammenleben, finden wir unter den Metazoen einige, wenn auch wenige, für welche dies erwiesen wurde; für andere wieder ist es mehr oder weniger wahrscheinlich gemacht worden. Man hat auf diesen Punkt bisher zu wenig geachtet. Und gerade aus der Art und Weise, wie die Xanthellen bezw. Chlorellen von einer Generation des Symbionten auf die andere übertragen wird, kann man gut schließen auf die Stufe, bis zu welcher die gegenseitige Anpassung beider Symbionten angelangt ist.

Als erstes Beispiel ist uns durch Hamann (19) *Hydra viridis* besser bekannt geworden. Aus den entodermalen Zellen des Ovarialareales wandern die Chlorellen durch die Stützlamelle hindurch in das wachsende Ei, sie „infizieren" es. Dass wir es hier wirklich mit einer speziellen Anpassung zu tun haben, sieht man daraus, dass die auf künstliche Weise verhinderte Einwanderung der Chlo-

rellen (Hadži) (16) auf die Entwickelungsfähigkeit des *Hydra*-Eies vom großen Nachteile ist und wenn es auch zur vollständigen Entwickelung des Embryos kommt, das Tier sehr hinfällig ist. Auch wenn ausgewachsene Hydren „algenlos" gemacht werden (nach Whitney (32) durch Einwirkung von Glyzerin), so sind sie sehr kurzlebig. Meiner Ansicht nach liegt die Ursache davon erstens im Wegfall der Sauerstoffbildner und zweitens im Ansammeln von schädlichen Exkretprodukten, welche sonst von den Chlorellen als Stickstoffquelle benützt werden. Durch die Anpassung an die Chlorellen hätte die grüne *Hydra* die Fähigkeit, die Exkretionsprodukte in ausstoßbare und unschädliche Form zu überführen, eingebüßt. Von ähnlichem werden wir bei *Convoluta* hören. Die Chlorellen ihrerseits würden die besondere Anpassung dadurch kundgeben, dass sie aktiv in die Eizelle gelangen (worüber noch später die Rede sein wird) und in der Eizelle bezw. im Embryo während der ganzen Winterperiode innerhalb der Eihülle also ohne Licht (eventuell im Schlamme) in völlig ruhendem Plasma überdauern können.

Auf ähnliche direkte Weise wie bei *Hydra* werden nach J. Mangan (24) die Eier von *Millepora* durch die Xanthellen „infiziert". Es ist bemerkenswert, dass bei männlichen Medusen von *Millepora* die Xanthellen nicht im Manubrium zu finden sind, wie bei den weiblichen, wo sich die Eier entwickeln.

Sehr wahrscheinlich, wenn auch noch nicht erwiesen, ist eine solche frühzeitige „Infektion" der Eier durch die Xanthellen bei vielen anderen Cölenteraten. So ist z. B. die Scyphomeduse *Cotylorhiza* überall, wo sie beobachtet wurde und näher untersucht mit Xanthellen behaftet gefunden (Claus (7), Geddes, Hamann (18), der letztere hat sie jedoch nicht als solche erkannt). Claus hat viele Hunderte von Ephyren derselben Form untersucht und bei allen die Xanthellen beobachtet, er ist der Meinung, dass sie möglicherweise im Leben und Entwickelung der *Cotylorhiza* eine notwendige Rolle spielen. Ähnlich liegen die Verhältnisse nach Lendenfeld (23) bei der australischen Scyphomeduse *Phylorhiza punctata* (die 3 mm kleinen Ephyren sind bereits „infiziert" gefunden, ebenso der zugehörige Scyphostomapolyp). Lendenfeld fand in der Nähe des Ovariums in der Gallerte viele Xanthellen. Nach demselben Autor waren früher xanthellenlose blau gefärbte Exemplare der Scyphomeduse *Crambessa mosaica* zur Beobachtung gelangt, jetzt nur braune, deren Farbe von den Xanthellen herrührt (daher var. *symbiotica*).

Bei Anthozoen besonders in den wärmeren Seen ist die Symbiose mit den Xanthellen sehr verbreitet. Angesichts der Tatsache, dass viele Formen ganz regelmäßig mit Xanthellen zusammen gefunden werden und weiters, dass sogar bauliche Veränderungen solcher Formen konstatiert wurden (von E. M. Pratt (27) für Al-

cyonarien), welche allem Anscheine nach als Folge der Symbiose auftraten, wird es höchst wahrscheinlich, dass auch hier eine direkte Übertragung der Xanthellen von einer auf die andere Generation stattfindet. Hier will ich bemerken, dass man offenbar zu weit geht, wenn man für Fälle derartiger inniger Symbiose wahrscheinlich machen will, dass die Tiere allein von den verflüssigten Assimilationsprodukten der Xanthellen leben und sogar gut prosperieren könnten. Wenn die Assimilationsprodukte der Xanthellen im Plasma der sie beherbergenden Tieren nachgewiesen worden sind (Brandt (4), Stiasny) (30), so wird man doch nicht behaupten dürfen, dass Tiere von bloßer Kohlehydratennahrung dauernd fortkommen können; stickstoffhaltige Substanzen sind doch sowohl den Pflanzen wie den Tieren unumgänglich notwendig.

Unter den *Turbellaria*, insoweit sie „*Phytozoa*" sind, herrschen in bezug auf die Übertragung der (hier meistens) Chlorellen auf die nächste Generation andere Verhältnisse, als bei den Cölenteraten. Hier kommt eine indirekte Übertragung vor. Schon früher ist es von mehreren Seiten angegeben worden, dass die Eier und die Embryonen der zoophytischen Turbellarien frei von Chlorellen sind (J. Georgévitch (13), Sekera (29), L. v. Graff) (14a). Sekera gibt für *Vortex helluo* (*viridis* M. Sch.) an, dass die Chlorellen bei jungen Tieren durch die Geschlechtsöffnung eintreten, sobald sie sich öffnet.

Genauer haben sich mit der Frage nach der Übertragung der Chlorellen F. Keeble und W. Gamble (21 und 22) bei *Convoluta roscoffensis* beschäftigt. Nach den Untersuchungen beider Autoren gibt es in der ausgewachsenen *Convoluta roscoffensis* eigentlich zwei Arten von Chlorellen. Der eine Teil der Chlorellen ist membran- und kernlos, hat überhaupt keine bestimmte Form. Zu diesem Zustande gelangten sie höchst wahrscheinlich infolge der Anpassung an die symbiotische intrazelluläre Lebensweise. Es wird angenommen, dass sie die Fortpflanzungsfähigkeit verloren haben; es wäre ein ähnlicher Zustand wie derjenige der roten Blutkörperchen der höheren Säugetieren. Der andere Teil der Chlorellen behält ihren Kern und liefert einerseits durch Teilung die sich später teilweise rückbildenden Chlorellen erster Art, andererseits und zwar zur Zeit der Ablegung der Eikapseln erzeugt er Cysten, aus welchen flagellatenähnliche Schwärmer frei werden, welche nach einigen Veränderungen sich an die bereits abgesetzten Eikapseln der *Convoluta* festsetzen und nach dem Ausschlüpfen der jungen Planarien dieselben „infizieren".

Dass es sich in diesem Falle wirklich um eine Gesetzmäßigkeit handelt, sieht man daraus, dass *C. roscoffensis* immer grün gefunden wird, wogegen eine direkte Übertragung nicht stattfindet. Auch findet man immer an den abgelegten Eikapseln Chlorellen. Durch

freie Chlorellen gelingt auch künstlich die Infektion der jungen Convoluten, mit jenen dem Muttertiere entnommenen aber nicht. Auch die bereits erwähnten Beobachtungen von Sekera (29) stimmen damit überein.

Von besonderem Interesse scheint mir die Beobachtung Keeble-Gamble's (29) zu sein, laut welcher die jungen Convoluten, welche an der „Infektion" mit Chlorellen gehindert wurden, in ihrem Inneren Exkretkristalle zeigen und bald absterben, wohl infolge der Vergiftung mit den Exkretstoffen, welche sonst von den Chlorellen verarbeitet werden. *Convoluta* soll auch kein Exkretionssystem haben.

Während eines Aufenthaltes an der k. k. zool. Station in Triest, derem Leiter Prof. Dr. C. I. Cori ich großen Dank schulde, habe ich an aus der Bucht von Muggia stammenden Cystosciren sitzende zahlreiche Kolonien einer Hydroidform gefunden, welche durch ihren ungewöhnlichen Habitus und dunkelbraune Farbe auffielen. Es stellte sich heraus, dass es eine zu den Thekaten gehörende Form war und zwar das von F. W. Pieper (26) gefundene und beschriebene *Halecium ophiodes*. Die Form ist, soweit bis jetzt bekannt, auf die östliche Küste des Adriatischen Meeres beschränkt und dürfte nicht selten sein. Pieper untersuchte das ihm aus Rovigno, Pirano und der dalmatinischen Küste zugesandte Material. Ich selbst fand es bei Triest und in der Sammlung des zool. Museums zu Zagreb befindet sich *Halecium ophiodes* von mehreren Punkten des Kroatischen Litorale.

Die völlig ausgewachsenen aber stets kleinwüchsigen Stöckchen von *Halecium ophiodes* haben häufig das Aussehen eines Bäumchens mit buschiger Krone (Pieper), was eine Wachstumseigentümlichkeit dieser Form darstellt. Die Verzweigungsart bietet viel Interessantes, deren Schilderung für eine andere Gelegenheit vorbehalten werden muss. Die Hydrothek ist außerordentlich kurz (0,06—0,08 mm), wogegen der schön geformte Hydranth unten an der Basis und oben unterhalb des zahlreiche Tentakel (bis 28, die Zahl scheint nicht ganz konstant zu sein) enthaltenden Tentakelkranzes leicht eingeschnürt erscheint und die Größe von 1,5 mm erreichen kann. Die Tentakeln sind dichtbesetzt mit Nesselkapseln, welche in zwei Formen vorkommen. In lebendem Zustande und ungestört werden die Tentakeln in zwei Kreisen ausgestreckt, obwohl sie am Hydranthen alle in einem Kreise inserieren. Der untere Kreis der Tentakel biegt sich nach unten, der obere ist gerade nach oben ausgestreckt.

Was uns hier vor allem interessiert, ist die braune Farbe der Stöckchen von *Halecium ophiodes*. Bei allen bis jetzt gefundenen Stöckchen ohne Rücksicht auf den Fundort ist die braune Farbe als vorhanden festgestellt worden, so dass wir gewiss nicht fehlgehen, wenn wir diese Farbe als Artcharakter hinstellen. Auch ihrem

ersten Beschreiber fiel sie auf, ohne dass er nach der Ursache derselben geforscht hätte.

Wie ein flüchtiger Blick durch das Mikroskop auf das Tier zeigt, handelt es sich hier um die altbekannten „gelben Zellen", um die Xanthellen. Wie bei anderen Cölenteraten halten sich auch hier beim *Halecium* die Xanthellen nur in den Entodermzellen auf, daher sieht man im optischen Durchschnitt so deutlich die Grenze zwischen dem farblosen Ektoderm und dem gelb bis braun aussehenden Entoderm. Mit Ausnahme des entodermalen peristomalen Überzuges, welcher wie bei anderen Hydroiden aus Schleimdrüsenzellen besteht, finden wir überall in den Nährepithelzellen des Entoderms in nicht zu großer Zahl die Xanthellen, und zwar in den Tentakeln, welche solid sind und von einer Reihe entodermaler Zellen erfüllt sind, gewöhnlich je eine Xanthelle in jeder Zelle, obwohl mehrere Platz fänden, dann in den die Gastralhöhle auskleidenden Nährepithelzellen und endlich im gesamten Coenosarkentoderm (Stämmchen, Wurzelröhren).

Die Xanthellen kommen bei *Halecium ophiodes* nur in einer den einzelligen Algen ähnlichen Form vor und haben eine Größe (sc. in konserviertem Zustande) von 4—8 μ, jene von O. und R. Hertwig (20) in verschiedenen Aktinien gefundenen dagegen 7—10 μ, jene von *Trichosphaerium* nach Schaudinn (28) 6—15 μ u. s. f. Der plasmatische Körper ist von einer Membran umgeben, welche sich auf Jodzusatz gelbbraun färbt und in starker Schwefelsäure rasch auflöst. Fürs gewöhnliche ist die Membran glatt konstruiert, ab und zu findet man kleine ausgezogene pseudopodienartige Zipfel an der Oberfläche. Ein so weit gehender Metabolismus der Form, wie etwa für die Chlorellen von *Convoluta* (v. Graff) (14a) oder die Xanthellen von Echnodermen (Brandt) (4) beschrieben wurde, besteht hier nicht.

Der gelbe Farbstoff ist nicht an einen bestimmt geformten Chromatophor gebunden (Xanthellen von *Trichosphaerium*), sondern befindet sich in der ganzen oberflächlichen Schichte des plasmatischen Zelleibes. Gewöhnlich ein wenig exzentrisch liegt der verhältnismäßig große (bis 2 μ) Zellkern. Er zeigt eine körnelige Zusammensetzung (Chromatinkörnchen) und ist fürs Gewöhnliche rundlich und glatt konturiert, zeigt jedoch nicht selten kleine in das ihn umgebende Plasma ragende Fortsätze, wie sie Stiasny (30) an den Kernen der gelben Zellen der Sphärozoen beobachtete.

Neben dem Zellkern findet man in der Einzahl ein an Größe dem Kern kaum nachstehendes Korn, welches aus einem konsistenteren matteren zentralen Teil und einem dieses umhüllenden glänzenden Teile sich aufbaut. Mit Jod behandelt färbt sich die glänzende Hülle violett. Offenbar haben wir es hier mit demselben Gebilde zu tun, welches von Brandt (4) als hohles Stärkekorn bezeichnet und manchmal in größerer Zahl in einer Xanthelle gefunden wurde

(je nach der Art des Wirtstieres). Auch Stiasny beschrieb ganz neuerdings ähnliche (kristalloide, um die Nukleolen entstandene) auch in größerer Zahl vorhandene Gebilde in den Xanthellen von Sphärozoen. Es unterliegt keinem Zweifel, dass die glänzende Hülle, welche sich, wie es auch Brandt und Stiasny angeben, mit Jod violett färbt, ein Assimilat, entweder Stärke selbst oder eine ihr nahe stehende Verbindung der Xanthellen darstellt. Was den zentralen Teil des Gebildes anbelangt, so ist es jedenfalls keine Vakuole, wie es Brandt meinte, auch konnte ich seine Entstehung vom Kern aus, wie dies Stiasny (Chromatinballen, Nukleolen) wahrscheinlich machen will, nicht beobachten. Meiner Meinung nach handelt es sich um Pyrenoide, welche in ähnlicher Form bei verschiedenen Flagellaten entweder in der Einzahl (*Polyblepharides* unter den Volvocinen), oder mehrere zugleich (*Chlamydomonas*) vorkommen. Außerdem findet man im Plasma der Xanthellen noch kleine Körnchen und manchmal Vakuolen.

Die Vermehrung der Xanthellen von *Halecium ophiodes* geschieht, soweit wir beobachten konnten, bloß durch Zweiteilung. Die Teilung ist keine einfach direkte, sondern steht zwischen der mitotischen und amitotischen, indem die chromatische Substanz nicht massiv bleibt, sondern in kleine Körnchen (den Chromosomen entsprechend) zerfällt; die achromatische Substanz bildet zwischen den sich teilenden Chromatinkörnchen eine Art Spindel. Ganz ähnliche Verhältnisse fand Schaudinn (28) bei der Teilung der Xanthellen von *Trichosphaerium*. Irgendwelche andere Zustandsveränderungen wurden an den Xanthellen (außer dem Zerfall) nicht beobachtet, obwohl ich die sich rückbildenden Hydranthen von *Halecium* darauf untersucht habe.

Da die Knospen von *Halecium* auf typische Weise von beiden Körperschichten ihren Ursprung nehmen, so finden die Xanthellen leicht den Zugang zu denselben. Sie vermehren sich durch Teilung gleich den knospenbildenden Zellen des Wirtstieres. Den Anstoß dazu gibt höchst wahrscheinlich der am Knospungspunkt herrschende regere Stoffwechsel. Indessen ist es nicht anzunehmen, dass die Xanthellen dabei ganz passiv wären, d. h. dass sie sich bloß durch die Teilung der zugehörigen Wirtstierzellen verbreiten würden. An der Wachstumsspitze halten die Xanthellen nicht den gleichen Schritt mit den Zellen und so kommt es, dass sie anfangs nicht in allen Zellen vorhanden sind, später aber überall zu finden sind. Soweit geht aber die Vermehrung der Xanthellen nicht, dass die Zellen zu voll damit wären und sie sich gegenseitig verdrängen würden, um auf diese passive Weise an Terrain zu gewinnen. Für die Aktivität der Xanthellen spricht weiter der Umstand, dass sie sich nicht selten durch die Stützlamelle hindurch in das Ektoderm verirren, wo sie offenbar nicht fortkommen können und bald dem

Zerfalle anheimfallen. Auch die Vorgänge während der Bildung der Geschlechtsprodukte von *Halecium* sprechen für die Aktivität der Xanthellen.

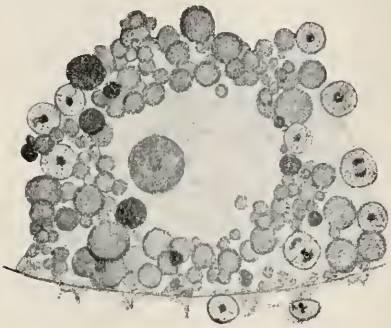
Alle auf vegetativem Wege entstehenden Teile (Stolonen, Sprosse, Hydranthen und Gonanthen) der *Halecium*-Kolonien werden direkt von den Xanthellen besiedelt. Ähnlich wie bei *Hydra* und *Millepora* sichern sich die Xanthellen den Fortbestand der Symbiose für die nächste auf geschlechtlichem Wege entstehende Generation — sie wandern nämlich in die junge Eizelle ein. Hier sind die Verhältnisse jedoch etwas komplizierter wie bei *Hydra*, da bei *Halecium* die Eizellen nicht wie bei *Hydra* direkt am Hydranthen (bezw. einem dem Hydr. entsprechenden Teile) vorkommen, sondern in besonderen Geschlechtsindividuen den Gonophoren. Die Gonophore von *Halecium ophiodes* sind ihrer Entstehung und ihrem inneren Baue nach noch nicht bekannt gewesen, daher ergibt sich die Notwendigkeit, sie, soweit es die zu behandelnde Frage erheischt, hier kurz anzugeben.

Die junge Knospe eines Geschlechtsindividuums von *Halecium ophiodes* unterscheidet sich in ihrem inneren Baue kaum von einer solchen des Hydranthen. Das Entoderm der Knospe enthält von allem Anfange an Xanthellen. Die Knospe entspricht einem durchaus polypoiden von einer Gonotheka umschlossenen Blastostil. Unterhalb der breiten Deckplatte sehen wir, dass an einer Seite das Ektoderm durch die sich vermehrenden Keimzellen verdickt wird. Die Entwickelung der Gonanthen geht für beide Geschlechter in ähnlicher Weise vor sich. Das subepithelial liegende Keimlager trennt sich mit einem Teile der indifferenten Zellen immer mehr vom äußeren Ektoderm, eine Zwischenschichte bildend. In dieser Zwischenschichte (Stroma nach Weismann, Innen-Parektoderm Goette's), welche sowohl gegen das „Außenektoderm" als auch gegen das Entoderm ganz distinkt durch Zwischenlamelle abgegrenzt erscheint, eingebettet wachsen und entwickeln sich die Keimzellen zu Eiern bezw. zu Spermatozoen, das übrige Gewebe und die Gastralhöhle verdrängend.

Die Xanthellen befinden sich ursprünglich bloß im Entoderm des Gonanthen, die jungen Keimzellen und anfänglich auch die vom Ektoderm stammende Zwischenschichte sind frei davon. Sehr bald jedoch dringen die Xanthellen in die Zwischenschichte ein und zwar ohne Unterschied in das Ovarium sowie in das Spermarium. Die Eizellen wachsen indem sie sehr viel Dotter in ihrem Sarc ablagern. Während des Wachstums dringen nun die Xanthellen auch in die Eizellen ein und man findet sie in der Eizelle besonders um den Kern herum in lebhafter Teilung begriffen (s. die Abbildung) so, dass in reifem Eie sehr zahlreiche Xanthellen zu finden sind. Die Entwickelung der auf diese Weise mit Xanthellen „infizierten"

Eier zu jungen Halecien konnte ich nicht beobachten, in Anbetracht der Tatsache aber, dass *Halecium ophiodes* stets mit Xanthellen behaftet gefunden wird, unterliegt es kaum einem Zweifel, dass die aus „infizierten" Eiern hervorgehenden Individuen Xanthellen von allem Anfang an enthalten. Das an *Hydra viridis* Beobachtete spricht unzweifelhaft dafür.

Wie in die Hydranthenknospe, so gelangen offenbar die Xanthellen auch in die Gonanthenknospe und dann weiter in die Zwischenschichte und endlich in die Eizellen, einfach dem Strome des Nahrungszuflusses folgend und die Gelegenheit zur Verbreitung ausnützend.



Teil eines Schnittes durch das Ei von *Halecium ophiodes* Pieper. Man sieht den Zellkern mit einem Nukleolus und um den Zellkern zahlreiche Dotterkörner und unter diesen Xanthellen zum Teil in Teilung begriffen. Mikroskop Zeiß, Ok. 3, Obj. F. Mit Zeichenapp. Abbés entworfen, Präp. mit Hämatoxylin gefärbt.

Dass es dem wirklich so ist, sieht man daraus, dass die Xanthellen nicht nur in der Ovarialanlage, sondern auch in das Spermarium einwandern. Aus dem Füllgewebe des Spermariums, welches sich in der Zwischenschichte entwickelt und die männlichen Keimzellen umgibt, verschwinden später die Xanthellen, weil sich die Zellen desselben umbilden und plasmaarm werden, so dass sie in ihnen keine Unterkunft mehr finden; sie bleiben bloß in den Zellen des epitheliumartigen Wandbelages der Zwischenschichte länger erhalten. Es liegen die Verhältnisse ganz ähnlich jenen von *Hydra viridis*, wo ich glaube gezeigt zu haben, dass die Einwanderung doch seitens der Xanthellen aktiv bewerkstelligt wird (hier und dort werden Grenzlamellen durchbrochen), denn die Dunkelheit lähmte ihre Aktivität und die Einwanderung blieb aus, obwohl die Nahrungsstoffzufuhr zweifellos auch im Dunkeln vor sich geht, wie es das normale Wachstum der Eier zeigt.

Es bliebe noch eine unser Symbioseproblem betreffende Frage, welche man mit den Methoden der Morphologie ihrer Lösung wenigstens näher bringen könnte. Wenn wir es in dem Zusammenleben der einzelligen algenähnlichen Organismen mit den Tieren mit einer wirklichen, dauernden, (phylogenetisch) älteren Symbiose zu tun haben, so ist es zu erwarten, dass wir an beiden Symbionten morphologisch konstatierbare Zeichen als Folgen ihrer gegenseitigen Anpassung finden würden. Wir haben bereits früher einige Beispiele (*Convoluta roscoffensis* und ihre Chlorellen, *Hydra viridis*, einige Alcyonaceen und wahrscheinlich die an der Ex-Umbrella

festgesetzten Scyphomedusen, z. B. eine tropische *Cassiopea* nach Gamble-Keeble) solcher sichtbaren Anpassungen angegeben.

Was *Halecium ophiodes* als Symbionten anbelangt, so findet man an ihm keine sofort in die Augen springenden Umformungen der morphologischen Charaktere, welche man leicht als Folge seiner symbiontischen Beziehung zu den Xanthellen erkennen würde. Einige weniger auffallende Besonderheiten könnte man doch hier anführen als mit der Symbiose im Zusammenhange stehend, so z. B. die verhältnismäßige Größe der Hydranten und außerordentliche Reduktion der Hydrothek (Vergrößerung der bloßliegenden Oberfläche), die Langsamkeit der Reaktion (die Tiere sind träge und fast immer ausgestreckt). In den Nährepithelzellen des Entoderms findet man sehr spärliche Exkretkörnchen im Vergleiche zu anderen xanthellenlosen Hydroiden.

Wie man an den sehr häufig anzutreffenden eingeschachtelten Hydrotheken erkennen kann, kommt es im Freien bei *Halecium ophiodes* zu wiederholten Rückbildungen der Hydranthen, was auch an den im Aquarium gehaltenen Tieren beobachtet wurde. Das zeigt uns, dass *Halecium* trotz seiner Verbindung mit den Xanthellen gegen ungünstige Lebensbedingungen empfindlich ist. Die „Phytozoen" haben sogar nachgewiesenerweise einen größeren Sauerstoffbedarf als andere Tiere. Während der Rückbildung der Hydranthen von *Halecium* werden die Xanthellen nicht ausgeworfen; der Mund schließt sich bald nach dem Beginne der Rückbildung und der Polyp schrumpft zusammen, indem die Zellen zerfallen und in das Lumen des Stämmchens gelangen, wo sie zusammen mit den dadurch frei gewordenen Xanthellen von dem dort herrschenden Strome mitgerissen und an irgendeiner anderen Stelle von den Entodermzellen wieder aufgenommen werden.

Die Frage nach dem Wesen der Xanthellen von *Halecium* können wir nicht beantworten, da wir sie bloß in diesem einen algenähnlichen Zustand kennen und da besitzen sie Charaktere, die sowohl den einzelligen Algen als gewissen Zuständen der Flagellaten zukommen. In unserem Falle kommt vielleicht dieser eine Zustand allein vor, weil durch die Möglichkeit der direkten Übertragung eine Zustandsänderung entbehrlich wurde (Ausfall des Flagellatenstadiums). Bei den Xanthellen des *Trichosphaerium* hat Schaudinn die Bildung der Schwärmer beobachtet, er hält die Xanthellen für ein Ruhestadium der Flagellate *Cryptomonas brandti* Schaud.

Literatur.

1. A. Barthélemy: Sur la physiologie d'une Planaire verte (*Convoluta schultzi*). Comt. rend. d. acad. d. sc. Paris 1884.
2. M. W. Beijerinck: Kulturversuche mit Zoochlorellen . . . Bot. Zeit. 1890.
3. K. Brandt: Über die morph. u. phys. Bedeutung des Chlorophylls bei Tieren. Arch. f. Anat. u. Phys. 1882.

4. K. Brandt: Über d. morph. u. . . . 2. Art. Mitt. d. zool. Stat. Neapel, IV, 1883.
5. — Über Symbiose von Algen und Tieren. Arch. f. Anat. u. Phys. 1883.
6. L. Cienkowski: Über Schwärmerbildung bei Radiolarien. Arch. f. mikr. Anat. 1871.
7. C. Claus: Die Ephyren von *Cotylorhiza* und *Rhizostoma* . . . Arb. d. zool Inst. Wien, V, 1884.
8. G. Entz: Az alsodi rendii állatoknál elöforduló levélzöldtestecskék természétéröl. Kolozsvari orvos-természet-tudományi értesitö. 1876.
9. — Konsortialverhältnis von Algen und Tieren. Biol. Centralbl. Bd. II, 1882—1883.
10. A. Famintzin: Beitrag zur Symbiose von Algen und Tieren. Mem. d'Acad. d. St. Petersbourgh, T. 36.
11. — Die Symbiose als Mittel der Synthese von Organismen. Biol. Centralbl. Bd. XXVII, 1907.
12. P. Geddes: Sur la Chlorophylle animale et sur la Physiologie des Planairs vertes. Arch. de Zool. exp. et gén. VIII, 1879—1880.
13. J. Georgévitch: Sur le développement de la *Convoluta roscoffensis* Graff. Compt. rend. acad. Paris, 1889.
14. L. v. Graff: Zur Kenntnis der physiologischen Funktion des Chlorophylls im Tierreiche. Zool. Anzeiger, 1884.
14a. — Die Organisation der *Turbellaria acoela*. Mit einem Anhange: Über den Bau und die Bedeutung der Chlorophyllzellen von *Convoluta rescoffensis* von G. Haberlandt. Leipzig 1891.
15. — Die *Turbellaria* als Parasiten und Wirte. Festschrift. Graz 1903.
16. J. Hadzi: Vorversuche zur Biologie von *Hydra*. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 22, 1906.
17. O. Hamann: Untersuchungen an Radiolarien. Monatsber. d. Akad. Berlin, 1881.
18. — Die Mundarme der Rhizostomeen. Jen. Zeit. f Naturwiss. Bd. XV, 1881.
19. — Zur Entstehung und Entwickelung der grünen Zellen bei *Hydra*. Zeit. f. wiss. Zool. Bd. 37, 1882.
20. O. und R. Hertwig: Die Actinien. Jena 1879.
21. F. Keeble and F. Gamble: On the Isolation of the infecting Organism („Zoochlorella") of *Convoluta roscoffensis*. Proc. of royl. Soc. London, Vol. 77, 1905.
22. — and F. Gamble: The Origin and Nature of the green cells of *Convoluta roscoffensis*. Quart. Jour. of micr. Sc. Vol. 51, 1907.
23. R. von Lendenfeld: Über Cölenteraten der Südsee. VII. Mitt. Über die australischen rhizostomen Medusen. Zeit. f. wiss. Zool. Bd. 47, 1888.
24. J. Mangan: The Entry of Zooxanthellae into the Ovum of *Millepora* . . . Q. J. of Microsc. Sc. Ser. 53, 1909.
25. Th. Moroff: Bemerkungen über vegetative und reproduktive Erscheinungen bei *Thalassicola*. Biol. Centralbl. Bd. XXX, 1910.
26. F. W. Pieper: Ergänzungen zu Heller's Zoophyten etc. des adriatischen Meeres. Zool. Anz. Bd. VII, 1884.
27. E. M. Pratt: The digestive Organs of the *Alcyonaria* and their Relation to the mesogloeal Cell-plexus. Q. J. Micr. Sc. Vol. 49, 1906.
28. F. Schaudinn: Untersuchungen über den Generationswechsel von *Trichosphaerium sieboldti* Schu. Anhang zu d. Abh. d. Akad. Berlin 1900.
29. D. E. Sekera: Einige Beiträge zur Lebensweise von *Vortex helluo* (*viridis* M. Sch.). Zool. Anz. Bd. XXVI, 1903.
30. G. Stiasny: Zur Kenntnis der gelben Zellen der Sphärozoen. Biol. Centralbl. Bd. XXX, 1910.
31. W. Trendelenburg: Versuche über den Gaswechsel bei Symbiose zwischen Alge und Tier. Arch. f. Anat. u. Physiol. Abt. f. Phys. 1908.
32. D. D. Withney: Artificial removal of the green Bodies of *Hydra vir*. Biol. Bull. Woods Hole. XIII. 1907.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der k. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Biologisches Zentralblatt

Jahr/Year: 1911

Band/Volume: 31

Autor(en)/Author(s): HadÅ¾i Jovan [Johann]

Artikel/Article: Über die Symbiose von Xanthellen und Halecium ophiodes. 85-96