

Indem ich mich zum Schlusse der angenehmen Pflicht entledge, den Herren Professoren Cornu, Hartig, Lagerheim, Magnus, Rostrup, Stahl, Oberförster Kosmahl, Doctoren Brunchorst, Nordstedt, Müller (Varel) für Mittheilung von Beobachtungen oder Material, sowie Herrn Gärtner J. L. Bolte in Bremen für gefällige Einräumung eines geeigneten Platzes zu Culturen in seinen Gewächshäusern meinen besten Dank abzustatten, kann ich nicht umhin, nochmals die Bitte um Anstellung und Mittheilung von Beobachtungen über diese Pilze auszusprechen. Besonders erwünscht würde es mir sein, meine Diagnose des *P. Cornui* bestätigt oder berichtigt zu sehen, sowie Material dieses Pilzes zur Wiederholung der Versuche Cornu's zu erhalten. So günstig die Umgebung meines Wohnorts der Beobachtung des *P. Strobi* war, so wenig günstig ist sie für die Beobachtung der anderen Blasenroste, und ich bin daher auf die Unterstützung von anderer Seite angewiesen, wenn es mir gelingen soll, noch einiges Weitere zur Kenntniss dieser Pilze beizutragen.

Bremen, im December 1889.

Ueber den Formenkreis der Gattung *Volvox* und seine Abhängigkeit von äusseren Ursachen.*)

Von Ludwig Klein.

Unter den Süsswasseralgen dürfte es kaum eine zweite Gattung geben, welche bei aller anscheinenden Gleichmässigkeit eine solche Formenfülle aufweist, wie die Gattung

- *) cf. 1. L. Klein, Beiträge zur Morphologie und Biologie der Gattung *Volvox*. (Vorläufige Mittheilung.) Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft 1888, Generalversammlungsheft p. 10 bis 11.
2. „ „ Morphologische und biologische Studien über die Gattung *Volvox*. Pringsheim's Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik. Band 20 1889, p. 133—210, 3 Tafeln.
3. „ „ Neue Beiträge zur Kenntniss der Gattung *Volvox*. Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft 1889, p. 42—52, 1 Tafel.
4. „ „ Vergleichende Untersuchungen über die Morphologie und Biologie der Fortpflanzung bei der Gattung *Volvox*. Berichte der Naturforschenden Gesellschaft zu Freiburg i. B. 1890, 5 Tafeln.

Auf diese letzte Arbeit, die wie alle Publicationen der Naturforschenden Gesellschaft zu Freiburg auch separat im Handel erscheint, sei behufs weiterer Orientirung über die hier behandelten Fragen ausdrücklich verwiesen.

Volvox. Der Pleomorphismus, der uns hier bei der kleineren Art, dem *Volvox aureus*, entgegentritt, ist seinem Wesen nach grundverschieden von demjenigen, welchen wir bei *Botrydium granulatum* antreffen, bei derjenigen Species, die gemeinlich als der Repräsentant des weitgehendsten Pleomorphismus unter den Algen gilt. Bei *Botrydium* ist es in erster Linie die äussere Form, welche je nach den äusseren Bedingungen, unter denen die Pflanze wächst, so ungemein variirt und uns eine Reihe von Gestalten vorführt, die gar nicht mit einander verwechselt werden können, und die, so lange man ihren genetischen Zusammenhang nicht kannte, eine ganze Reihe nicht nur verschiedener Species, sondern auch verschiedener Genera zu bilden schienen; bei *Volvox aureus* dagegen ist der Character der Species stets unverkennbar und nur die Zusammensetzung der Colonieen aus sterilen und fertilen Zellen und der Grad der Weiterentwicklung, welche die Reproduktionszellen innerhalb des mütterlichen beziehungsweise grossmütterlichen Organismus erfahren, schwankt innerhalb weiter Grenzen und alle theoretisch möglichen Combinationen kommen auch in Wirklichkeit vor, einzelne häufig, andere selten und einige nur ganz vereinzelt. Nicht weniger als 24 solcher Combinationen vermochte ich im Laufe der Zeit aufzufinden, als ich meine Untersuchungen auf eine grosse Anzahl von Fundorten ausdehnte und vom ersten Frühjahr bis Ende November beobachtete. Diese 24 Formen seien zunächst einmal in übersichtlicher Zusammenstellung vorgeführt:

1. Rein vegetative Colonieen mit lauter ungeschlechtlichen Tochterkugeln. (Hierher sind aus praktischen Gründen auch alle rein vegetativen Colonieen mit geschlechtlichen aber als solche vor dem Austritt aus der Muttercolonie nicht erkennbaren Tochtercolonieen zu stellen.)
2. Rein vegetative Colonieen mit lauter Endosphaerosiren. (Als Endosphaerosiren bezeichne ich, lediglich um einen bequemen Ausdruck zu haben, diejenigen Sphaerosiren, welche ihre Spermatozoenbündel vollständig entwickelt oder doch mindestens erheblich in der Entwicklung gefördert haben, bevor die Sphaerosiren aus der Muttercolonie austreten.)
3. Rein vegetative Colonieen mit lauter weiblichen Tochtercolonieen (d. h. solchen Tochtercolonieen, die, noch in der Muttercolonie eingeschlossen, ihre Eier zu beträchtlicher Grösse ausbilden; Gegenstück zu den Endosphaerosiren).

4. Rein vegetative Colonieen mit Endosphaerosiren und weiblichen Tochtercolonieen in wechselnden Verhältnissen.

5. Vorwiegend vegetative Colonieen mit ungeschlechtlichen (etc. wie 1) Tochtercolonieen und einzelnen Eiern.
6. Vorwiegend vegetative Colonieen mit ungeschlechtlichen etc. Tochtercolonieen und einzelnen Spermatozoidenbündeln.
7. Vorwiegend vegetative Colonieen mit ungeschlechtlichen etc. Tochtercolonieen und mit einzelnen Eiern und Spermatozoidenbündeln.

8. Vorwiegend vegetative Colonieen mit weiblichen Tochtercolonieen und einzelnen Eiern.
9. Vorwiegend vegetative Colonieen mit Endosphaerosiren und einzelnen Eiern.
10. Vorwiegend vegetative Colonieen mit Endosphaerosiren, weiblichen Tochtercolonieen und einzelnen Eiern.

11. Rein weibliche Colonieen.

12. Vorwiegend weibliche Colonieen mit einzelnen ungeschlechtlichen Tochtercolonieen.
13. Vorwiegend weibliche Colonieen mit einzelnen Spermatozoidenbündeln. (Diese Colonieen sind stets proterogyn.)
14. Vorwiegend weibliche Colonieen mit einzelnen ungeschlechtlichen Tochterkugeln und einzelnen Spermatozoidenbündeln.

15. Vorwiegend weibliche Colonieen mit einzelnen weiblichen Tochtercolonieen.
16. Vorwiegend weibliche Colonieen mit einzelnen Endosphaerosiren.
17. Vorwiegend weibliche Colonieen mit einzelnen Endosphaerosiren und einzelnen weiblichen Tochtercolonieen.

18. (Normale, grosse) reine Sphaerosiren (mit ca. 100 bis 1200 Spermatozoidenbündeln).

19. Vorwiegende Sphaerosiren mit vereinzelt (—8) Eiern (diese Colonieen sind proterandrisch).

20. Vorwiegende Sphaerosiren mit ungeschlechtlichen (—8) Tochtercolonieen.
21. Vorwiegende Sphaerosiren mit ungeschlechtlichen Tochterkugeln und Eiern in wechselnden Verhältnissen (meist Eier).
22. Reine Sphaerosiren mit hohlkugeligen Spermatozoenverbänden.
23. Endösphaerosiren (nur mit tafelförmigen Spermatozoenverbänden gefunden, stets ohne Eier oder Parthenogonidien).
24. Colonieen mit Parthenogenese (die sehr seltenen, parthenogenetisch sich entwickelnden Eier scheinen entweder für sich allein oder in Gesellschaft normal sich entwickelnder Eier überall auftreten zu können, wo überhaupt Eizellen vorkommen).

Volvox globator auf der anderen Seite ist der Vertreter der Stabilität in der Gattung *Volvox*; weder Sphaerosiren noch Endösphaerosiren und die letzteren entsprechenden weiblichen Tochterfamilien kommen hier vor, weder vorwiegend ungeschlechtliche noch vorwiegend geschlechtliche Colonieen wurden gefunden, sondern nur die von Cohn beobachteten Formen: rein ungeschlechtliche und rein geschlechtliche Colonieen. Letztere sind fast stets monöisch und zwar proterandrisch (im Gegensatz zu *Volvox aureus* No. 13). Gleichzeitiges Reifen von Spermatozoenbündeln und Eiern ist verhältnissmässig selten. Die Spermatozoen kommen auch hier und zwar ziemlich häufig in hohlkugeligen Verbänden, nicht blos in Tafeln vor. Einmal (cf. Morph. und biol. Studien p. 93) fand ich bei *Volvox globator* längere Zeit hindurch neben ungeschlechtlichen rein weibliche Colonieen, ohne dass je Sphaerosiren oder irgend eine andere Spermatozoen führende Combination an diesem Orte aufgetreten wäre; die in Folge dessen unbefruchtet gebliebenen Eier gingen auch sämmtlich zu Grunde.

Bei beiden Arten kommen ausserdem und zwar bei sämmtlichen Combinationen ziemlich erhebliche Schwankungen in der Zellenzahl, Zellgrösse und Zeldistanz (Distanz der Protoplaste), in der Grösse der erwachsenen Colonieen und namentlich auch in der Zahl der Reproductionszellen (Partheno-, Andro- und Gyno-

gonidien) vor; constant dagegen ist Bau und Form der vegetativen Zellen und namentlich die Gestalt der Oosporen beider Arten.

Dem systematischen Character nach können wir diese 24 verschiedenen Combinationen von *Volvox aureus* nur als Standorts-Modificationen auffassen. Die Form, in welcher *Volvox* an einem Fundorte auftritt, scheint lediglich durch äussere Verhältnisse und zwar in erster Linie durch die Ernährungsverhältnisse bedingt zu sein, und zwar geht dies so weit, dass nicht nur der Wechsel von geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Fortpflanzungsweise, sondern auch die Geschlechtsdifferenz selbst direct von der Ernährung abhängig zu sein scheint.

Damit fällt natürlich die alte Ansicht vom Generationswechsel bei den niederen Algen als einer im Wesen des Organismus begründeten nothwendigen Erscheinung. Es tritt nach einer grösseren oder kleineren Anzahl von vorausgegangenen asexuellen Generationen eine Geschlechtsgeneration keineswegs mit der Nothwendigkeit auf, mit welcher eine solche bei Farnkräutern oder Moosen auf die ungeschlechtliche folgt, und mit diesem Generationswechsel hat derjenige der *Chlorophyceen* wenigstens in denjenigen Fällen, wo er genau erforscht ist, bei *Hydrodictyon* und bei *Volvox* durchaus keine nähere Aehnlichkeit.

Bei *Hydrodictyon* hat Klebs (Biol. Centralbl. vom 15. Dezember 1889 vorläufige Mittheilung) durch mit Urtheil und Ueberlegung angestellte Experimente in schlagender Weise den Beweis geliefert, dass der Eintritt der sexuellen Fortpflanzung (Gametenbildung) und der ungeschlechtlichen Vermehrung (Netzbildung) ausschliesslich von äusseren Factoren abhängt; er zeigte, dass es ganz im Belieben des Experimentators steht, gegebene Netze auf die eine oder auf die andere Weise sich fortpflanzen zu lassen und es gelingt sogar Netze mit ausgesprochenster Neigung zur ungeschlechtlichen Vermehrung zur Bildung von Gameten zu zwingen, wie es auf der anderen Seite möglich ist, Netze mit ausgesprochenster Neigung zur Gametenbildung zur ungeschlechtlichen Vermehrung zurückzuführen.

Bei *Volvox* bin ich auf ganz andere Weise und nur auf einigen Umwegen zu genau dem gleichen allgemeinen Resultate gelangt. Die meinen ersten Arbeiten über dieses Thema zu Grunde liegenden Beobachtungen erklärte ich damals noch im Glauben an die reelle Existenz eines mit der Jahreszeit beziehungsweise der Zahl der vorausgegangenen Generationen in engem Zusammenhange stehenden Generationswechsels, der freilich schon damals einen recht

verwickelten Charakter angenommen hatte. Als ich aber im Jahre 1889 den *Volvox* an einer sehr grossen Anzahl verschiedener Fundorte im Freien beobachtete und diese Beobachtungen die ganze Vegetationsperiode hindurch fortsetzte (April bis Ende November), da fand ich bald eine Reihe von Erscheinungen, die sich der alten Vorstellung vom Generationswechsel schlechterdings nicht mehr fügten. Zunächst einmal traten in diesem Jahre die grossen normalen Sphaerosiren, die in den vorhergehenden Jahren stets den Charakter der Frühjahrs-Fructification bestimmten, an weitaus den meisten Fundorten überhaupt nicht auf und wo sie erschienen, war es nur für kurze Zeit, und schon ungefähr von Mitte Mai an fand ich in allen 70 Fundorten die früher hier nie von mir beobachtete Endosphaerosiren-Fructification, die sich bis in den Juli, an einem Orte sogar bis in den Spätherbst erhielt und im Frühsommer überall da auftrat, wo überhaupt noch sexuelle Fortpflanzung stattfand. Vom August bis Ende September erlitt die Mehrzahl der Fundorte (Hanflöcher) eine tiefgreifende Aenderung, als sie für ihre eigentliche Bestimmung hergerichtet wurden und die ganze Zeit über mit Wasser vollgefüllt blieben bei mässigem Zu- und Abfluss. So waren hier nach Beendigung der Hanfreezung völlig andere Lebens- und Vermehrungsbedingungen für die wenigen, übrig gebliebenen *Volvox*-Colonieen geschaffen, als im Frühsommer: das Wasser war gründlich erneuert, die Phanerogamenflora, die anderen Algen, die räuberische Thierwelt waren zum grössten Theile verschwunden, so dass die Lebensbedingungen, die hier im October geboten wurden, mit denen grosse Aehnlichkeit aufwiesen, wie sie normaler Weise nur im Frühjahr (April) vorkommen. Trotz der verhältnissmässig niedrigen Temperatur vermehrte sich *Volvox* unter diesen ihm offenbar zusagenden Verhältnissen bei der relativen Abwesenheit von Feinden und Concurrenten ganz ungemein. Wo reichliches Wasser in einem Hanfloch zurückgeblieben war, oder wo wenigstens für mässigen Zu- und Abfluss des Wassers Sorge getragen war, da fructificirte *Volvox* auf's Reichlichste, ohne dass bis Ende November auch nur an einem einzigen dieser Fundorte eine nennenswerthe Abnahme der Gesammtmenge zu verspüren gewesen wäre, und zwar kamen die Spermatozoen ausschliesslich in grossen Sphaerosiren vor. Solch grosse Sphaerosiren hatten sich schon Ende August in einem Sumpfe gefunden, der dicht neben einem zum Betrieb hergerichteten Hanfloche lag. Wo dagegen nur wenig Wasser in einem Hanfloche zurückgeblieben war, namentlich, wenn

grosse Mengen von Pflanzenresten in einem solchen Loche sich zersetzten, dann trat wohl hin und wieder *Volvox* in ungeheueren Mengen an einem solchen Fundorte auf, aber nur in ungeschlechtlicher Form, und blieb es bis zum Ende der Vegetationsperiode. Besonders fand sich *Volvox globator* an solchen Orten; merkwürdiger Weise fructificirte diese Species selbst in einem Hanfloche nicht, in welchem sich *V. aureus* in lebhafter Sexualthätigkeit befand. In den Sümpfen von Altbreisach und in Hanfreezen bei Baden-Baden wurden zu gleicher Zeit Sexualcolonieen von *V. globator* nicht allzu spärlich gefunden.

Erwägt man nun, dass an Orten, welche nicht vorzeitiger Austrocknung unterliegen, sondern die das ganze Jahr Wasser führen, relative Maxima der Sexualthätigkeit zu jeder Zeit der langen Vegetationsperiode eintreten und beliebig lange dauern können, erwägt man, dass an einem und demselben Fundorte Perioden rein vegetativer Vermehrung mit solchen lebhafter Sexualthätigkeit mehrmals in einer Vegetationsperiode wechseln können, erwägt man ferner, dass verschiedene Formen der sexuellen Fortpflanzung (Sphaerosiren, Endosphaerosiren, Spermatozoenbündel in sonst vegetativen Colonieen oder in monöcisch proterogynen Geschlechtscolonieen) niemals gleichzeitig an einem und demselben Fundort vorkommen (wenigstens nicht in irgendwie nennenswerthen Mengen), während sie gleichzeitig an verschiedenen Fundorten auftreten können, und erwägt man endlich, dass theilweise *Volvox aureus* und vielfach *Volvox globator* diesen Spätherbst trotz üppigster Vermehrung vollkommen steril blieben zu einer Zeit, wo die denkbar grösste Anzahl von ungeschlechtlichen Generationen vorausgegangen sein muss, denn die Oosporen keimen nicht mehr in der Periode, in welcher sie gebildet wurden, und die überwinterten keimen alle gleichzeitig im Frühjahr, dann werden wir mit zwingender Nothwendigkeit zu der Annahme geführt, dass der Eintritt von sexueller und von ungeschlechtlicher Fortpflanzung auch hier, wie bei *Hydrodictyon*, lediglich nur von äusseren Factoren und zwar hier ausschliesslich von den Ernährungsverhältnissen abhängt. So wenig das verhältnissmässig einförmige zur experimentellen Behandlung so geeignete *Hydrodictyon* zur erfolgreichen Beobachtung im Freien geeignet erscheint, so sehr ist es *Volvox* vermöge seiner Vielgestaltigkeit in der Zusammensetzung und die vergleichende gleichzeitige Beobachtung einer grossen Anzahl von Fundorten, deren Natur und deren Veränderungen man genau kennt, ist eigentlich nichts Anderes, als ein Experiment in grossartigem Maassstabe, das

freilich eben der Grösse dieses Maasstabes halber nur geeignet ist, die Frage in den Grundzügen zu entscheiden, da aber auch mit unbedingter Sicherheit, während ein tieferer Einblick in Einzelheiten hier versagt bleibt und sich namentlich auch über die einzelnen bedingenden Factoren und ihre Rolle sehr wenig eruiren lässt. Es hat den Anschein, als ob die Form der Fortpflanzung hier weniger von der stofflichen Beschaffenheit des Nährmediums, als von den allmählich eintretenden Veränderungen in der Zusammensetzung desselben abhängig sei.

Auf alle Fälle musste jedoch bei *Volvox* eine derartige umfassende Beobachtung im Freien vorausgehen, um uns für Laboratoriumsexperimente, die ich mir natürlich vorbehalten, den nöthigen Ueberblick über den in der Natur überhaupt vorkommenden Formenreichtum zu geben, sowie über die Verhältnisse, unter welchen die verschiedenen Formen auftreten, und über die relativen Mengen, in welchen sie sich einzustellen pflegen. Nur dann kann man hier die experimentelle Behandlung mit vollkommener Aussicht auf Erfolg unternehmen, wenn man in dem Verhalten im Freien einen für alle Fälle passenden Vergleichs- und Anhaltspunkt hat, denn nur so wird die richtige Auslegung der Experimentalbefunde hier gewährleistet, die bei einem so formenreichen Organismus naturgemäss ganz besondere Vorsicht erheischt.

Aber noch nach einer zweiten Seite hin sind die Resultate meiner Beobachtungen an *Volvox* vom höchsten Interesse. Sie zeigen, wie schon erwähnt, dass auch die Geschlechtsdifferenz selbst hier von dem directen Einflusse der äusseren Factoren abhängt, denn auch die relativen Mengen von männlichen und weiblichen Colonieen schwanken je nach dem Fundorte innerhalb ungemein weiter Grenzen. Im Durchschnitt ist die Zahl der Sphaerosiren etwas geringer, als die der weiblichen Colonieen, mitunter so gering, dass man lange suchen muss, um überhaupt nur eine zu Gesicht zu bekommen, und doch findet man selbst in diesem Falle sämmtliche geschlechtsreifen Eier befruchtet, Beweis genug, dass diese geringe Zahl von Sphaerosiren doch eine für den Bedarf durchaus genügende Anzahl von Spermatozoen producirt. Auf der anderen Seite kann die Zahl der Sphaerosiren in sehr überflüssiger Weise so sehr steigen, dass sie der Zahl der weiblichen Colonieen gleichkommt oder selbst das Doppelte von ihr beträgt. Extreme nach beiden Richtungen stellen das oben erwähnte Vorkommen von *Volvox globator* mit nur rein weiblichen Geschlechtscolonieen im October und November 1888 und ein

Vorkommen von *Volvox aureus* im November 1889 dar, bei welchen die Geschlechtscolonieen lediglich durch Sphaerosiren repräsentirt waren. Beide Male lagen Fälle vor, bei welchen jeder Irrthum als ausgeschlossen gelten muss: Vorkommen in reichlichen Mengen im ersten Fall Monate, im zweiten wenigstens Wochen lang, wozu noch im ersten Falle das ausnahmslose Zugrundegehen der (unbefruchtet gebliebenen) Eier in den Culturegefässen kommt, die sich niemals zu Oosporen entwickelten, so dass auch im Frühjahr 89 *Volvox globator* nicht wieder an diesem Fundorte auftrat, während sich *Volvox aureus* einstellte. Eine derartige Erscheinung, wie die reichliche, fortgesetzt einseitige Production des einen Geschlechtes bei völligem Ausschlusse des andern lässt sich aber bei sonst völlig normalem Verhalten: die Colonieen waren gesund, vollkommen parasitenfrei und wohl entwickelt — gar nicht anders erklären wie aus äusseren Ursachen, denn ein solch „unnatürliches“ Verhalten — aus inneren Ursachen zu erklären, geht schlechterdings nicht an; es muss hier nothwendig der eine geschlechtsbestimmende Factor gefehlt oder, was im Effect auf das Gleiche hinausläuft, durch irgend eine entgegengesetzt wirkende Kraft unwirksam gemacht worden sein.

Ein Ueberblick über die scheinbar vollkommen regellose Willkür, mit der die einzelnen Erscheinungsformen hier auftreten, die gelegentliche völlige Unterdrückung der sexuellen Fortpflanzung im Herbste oder das noch räthselhaftere völlige Fehlen des einen Geschlechtes legen uns nun die Annahme sehr nahe, dass die Zellen der jungen *Volvox*-Colonie, die bis zum Ablaufe sämtlicher Zelltheilungen einander völlig gleich bleiben und keinerlei Differenzen untereinander erkennen lassen, einen hohen Grad von Plasticität besitzen, dass die jugendliche Zelle wenigstens potentiell die Fähigkeit besitzt, Alles zu werden, und dass es nur die äusseren Verhältnisse sind, die eine Arbeitszelle oder eine Partheno-Gyno- oder Androgonidie daraus machen.

Volvox ist bei aller Entwicklungshöhe, bei aller Arbeitstheilung im entwickelten Zustande doch noch eine typische Flagellatencolonie, eine Urpflanze, soweit wir überhaupt von einer solchen jetzt noch zu reden das Recht haben, und da dürfte eine solche Beeinflussung durch äussere Kräfte auch von vornherein theoretisch die grösste Wahrscheinlichkeit für sich haben.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Hedwigia](#)

Jahr/Year: 1890

Band/Volume: [29_1890](#)

Autor(en)/Author(s): Klein Ludwig

Artikel/Article: [Ueber den Formenkreis der Gattung Volvox und seine Abhängigkeit von äusseren Ursachen. 35-43](#)