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

Symbiontische Algen bei Aglaophenia helleri und Sertularella polyzonias.

Von

Dr. Kurt Müller-Calé und Dr. Eva Krüger.

Mit 7 Textfiguren.

Einleitung.

Symbiontische Algen kommen in den verschiedensten Tierklassen vor, und es würde uns zu weit führen, auf alle dieses Gebiet behandelnde Arbeiten einzugehen, zumal Hadži (1911) in seiner Arbeit über Symbiose von Xanthellen mit *Halecium ophiodes* eine auch für unsere Zwecke ausreichende Zusammenstellung der Literatur gegeben hat. In der Gruppe der Hydrozoen finden sich symbiontische Algen sowohl bei freischwimmenden Medusen als auch bei den Polypen, und zwar sind es bei marinen Hydrozoen meistens gelbe Algen, die Xanthellen. Während eines mehrwöchentlichen Aufenthaltes an der zoologischen Station zu Neapel boten uns zwei thekaphore Hydroidenarten Gelegenheit zur Beobachtung dieser Verhältnisse, über die wir trotz aller Bemühungen in der uns zugänglichen Literatur keine näheren Angaben auffinden konnten.

Es erschien nun von Interesse, diese beiden Formen einer genaueren Untersuchung zu unterziehen, zumal sowohl über die äußeren wie über die inneren Verhältnisse von Symbionten zueinander überhaupt noch wenige ausführliche Beschreibungen vorliegen. Wir müssen jedoch gleich hier vorausschicken, daß es uns in den wenigen uns zur Verfügung stehenden Wochen nicht möglich war, eingehende und zeitraubende Versuche über die physiologischen Vorgänge anzustellen. Hingegen haben wir uns bemüht, den Bau und das Vorkommen der Algen, sowie ihre Übertragung auf das jugendliche Individuum, möglichst sorgfältig zu untersuchen. Es handelt sich im vorliegenden Falle um die Symbiose von *Aglaophenia helleri* mit Xanthellen und von *Sertularella polyzonias* mit Chlorellen.

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

An dieser Stelle sei es uns gestattet, den Herren der zoologischen Station für ihr freundliches Interesse und Entgegenkommen unseren wärmsten Dank auszusprechen. Für die zahlreichen wertvollen Ratschläge, mit denen uns auf dem botanischen Gebiet unserer Arbeit Herr Dr. Funk und Herr Dr. C. Müller allezeit in der liebenswürdigsten Weise unterstützten, sind wir diesen Herren zu besonderem Dank verpflichtet.

Soweit es angängig war, wurden unsere Beobachtungen an lebend zerzupftem und unverletztem, lebenden Material gemacht. Bei *Aglaophenia helleri* gab die Vitalfärbung mit Methylenblau schöne und klare Bilder über das Vorkommen der Xanthellen. Soweit diese Methoden nicht ausreichten, wurden sie durch Untersuchungen an Schnitten ergänzt. Zur Fixierung wurden verschiedene Mittel verwendet: Sublimat-Eisessig nach Kaiser, Flemmingsche Lösung in drei Verdünnungsgraden und die von Oltmanns (1905) speziell für algologische Zwecke empfohlene vom Rathsche Fixierungsflüssigkeit (Pikrinsäure-Osmium-Platinchlorid-Essigsäure), ebenfalls in drei Stufen der Verdünnung, 1 : 4, 1 : 10 und unverändert. Außer den verschiedenen Stärkegraden der Fixierungsmittel wurde auch die Einwirkungsdauer auf die Objekte variiert; jedoch waren die Resultate in allen Fällen wesentlich die gleichen. Um die Algen in möglichst unverändertem Zustand zu konservieren, wurden Corbulen und Zweige der frisch eingebrachten Hydroiden durchschnitten und sogleich in die Fixierungsflüssigkeit geworfen.

Die Einbettung geschah nach der gewöhnlichen Paraffinmethode; in Anbetracht der kleinen Objekte wurden 3—5 μ dicke Schnitte angefertigt. Zur Färbung diente Boraxkarmin-Bleu de Lyon, Delafields Hämatoxylin-Eosin und Mayers Hämalaun. Für die Algen erwiesen sich die beiden letztgenannten Färbmittel als die günstigsten.

A. Aglaophenia helleri.

1. Bau der Xanthellen.

An dem uns zur Verfügung gestellten Material von *Aglaophenia helleri* bemerkten wir, daß sich diese Form in auffallender Weise von *Algaophenia pluma* und *Aglaophenia elongata* durch eine lebhafte Braunfärbung unterschied. Bei näherer Untersuchung erkannten wir, daß diese Färbung nicht etwa auf dem Besitz eines braunen Farbstoffes im Periderm beruht, sondern durch massenhaft im Sarc eingelagerte einzellige Algen von gelbbrauner Farbe hervorgerufen wird. Übrigens hat schon Bale (1884) in einer Zusammenstellung australischer Aglaophenien eine ganze Reihe

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

von Arten als gelb oder gelbbraun gefärbt bezeichnet, ohne jedoch anzugeben, auf welche Weise diese Färbung veranlaßt wird. Es ist nicht unwahrscheinlich, daß auch die von Bale genannten Arten im Besitz ähnlicher Algen sind wie unsere *Aglaophenia helleri*. Wir isolierten die Algen durch Zerzupfen der Stämmchen und Gonangien des Hydroiden und beobachteten sie zunächst lebend.

Es handelt sich um Zooxanthellen, wie sie bereits mehrfach in verschiedenen Organismen beschrieben worden sind. Sie scheinen denen von Moseley (1881) und Mangan (1909) bei Milleporiden und von Hadži (1911) bei *Halecium ophiodes* gefundenen Xanthellen äußerst ähnlich zu sein. Die gelben Algen von *Aglaophenia helleri* sind meist kugelförmig, zuweilen ein- oder beiderseitig abgeplattet. Ihr Durchmesser beträgt 7,5 bis 10 μ.

Bei stärkerer Abblendung bemerkt man ausnahmslos eine deutlich doppeltkonturierte Zellmembran, über deren chemische Zusammensetzung wir nichts Bestimmtes aussagen können (Textfig. 1, 2). Wie Mangan und Hadži konnten auch wir keine Zellulose nachweisen, und zwar ebensowenig mit Jod und Schwefelsäure als mit Chlorzinkjod. Ebenso blieben die von Schröder (1902) angegebenen Methoden zum Nachweise von Gallerte erfolglos. Bei Behandlung mit Jod-Jodkalium färbt sich die Membran gelb, wie es auch Hadži bei den Xanthellen von *Halecium* fand.

Der Zellmembran unmittelbar anliegend findet sich eine große Zahl von Chromatophoren von gelbbrauner Farbe und linsenförmiger Gestalt (Textfig. 1). Auch Mangan und Moseley finden den Farbstoff der Xanthellen an Chromatophoren von unregelmäßiger Gestalt gebunden, während Hadži eine diffuse Verteilung desselben annahm. An fixierten und gefärbten Präparaten lassen sich keine einzelnen Chromatophoren nachweisen; sie erscheinen entweder zu einer unregelmäßigen Masse geschrumpft oder in einzelne glänzende Brocken zerfallen.

Bewahrte man Stöckchen von *Agl. helleri* in Alkohol auf, so nahm derselbe bald eine gelbbraune Färbung an. Daß diese durch den Farbstoff der Chromatophoren verursacht wurde, beweist der Umstand, daß die Chromatophoren nunmehr entfärbt erschienen. Kontrollversuche mit der algenfreien *Aglaophenia pluma* zeigten, daß der Alkohol in diesem Fall farblos blieb.

In jeder Xanthelle befindet sich ein Gebilde, das mit dem von Hadži beschriebenen und schon von Brandt (1882) entdeckten »hohlen Stärkekorn« zu identifizieren ist. Seine Größe beträgt etwa 3 μ. Die Lage ist stets exzentrisch und dicht neben dem Kern. Bei starker Abblendung erkennt man schon am lebenden, ungefärbten Objekt eine deutliche

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

Schichtung: die äußere Zone ist hellglänzend, die innere matt und dunkler als der Rand (Textfig. 1). Bei Behandlung mit Jod-Jodkalium erhielten wir die typische Stärkereaktion (Textfig. 2), und zwar konnten wir in der Mehrzahl der Fälle nunmehr drei Zonen unterscheiden: eine tiefblaue bis violette äußerste Lage, eine rötliche Zwischenschicht und ein farbloses Zentrum. Magnus (Enzyklopädie der mikroskopischen Technik, Bd. 2, 1910, Artikel Stärke) gibt an, daß sich im allgemeinen in einem Stärkekorn

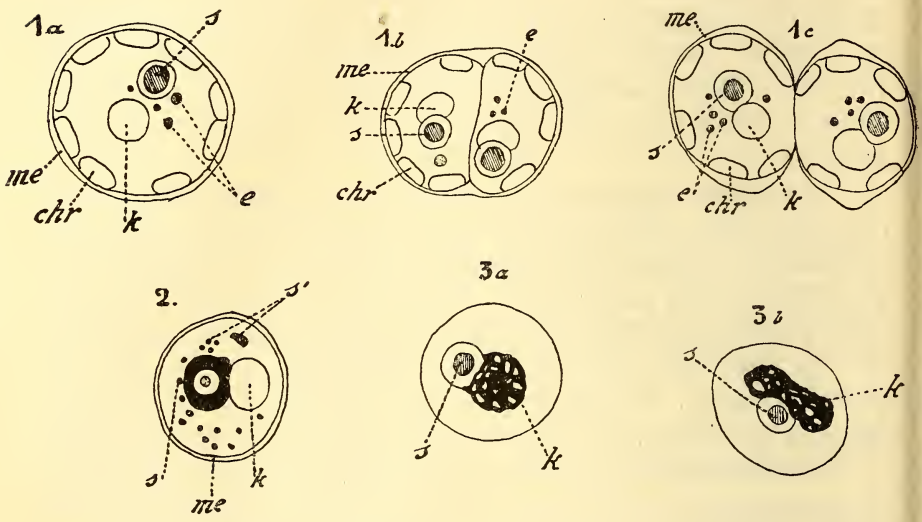

Fig. 1—3 Xanthellen von *Aglaophenia helleri*. Fig. 1a—c nach dem Leben: 1a einzelne Xanthelle, 1b zwei Tochterzellen nach der Teilung, 1c Loslösung der Tochterzellen voneinander. Fig. 2 Xanthellen nach Jodbehandlung (Stärkereaktion). Fig. 3 nach Fixierung und Hämalaunfärbung, 3a einzelne Xanthelle, 3b hantelförmige Durchschnürung des Kerns. — *chr* = Chromatophor, *e* = Einschlüsse, *k* = Kern, *m* = Membran der Algenzelle, *s* = Stärkekorn, *s'* = kleinere Stärkekörner. — Halbschematisch; mit A b b e s Zeichenapparat auf Objekttischhöhe entworfen; Apochr. Imm. 1,5 und Comp. Oc. 12.

zwei Modifikationen von Stärke unterscheiden lassen: α-Amylose, die sich mit Jod rötlich färbt und in Wasser von 158° löst, und β-Amylose, die eine blaue Färbung annimmt und in Wasser von 100° löslich ist. Bei der Kleinheit unserer Objekte konnten wir die Löslichkeitsproben zwar nicht anstellen; die Farbenunterschiede innerhalb des Stärkekorns waren jedoch so deutlich und auffallend, daß es uns nicht unberechtigt scheint, die dunkelblaue Randzone als β-Amylose und die rötliche Zwischenschicht als α-Amylose anzusehen. Über die Natur des farblosen Zentrums sind wir nicht im klaren, jedoch möchten wir im Gegensatz zu Brandt mit

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

Mangan und Hadži annehmen, daß es sich nicht um einen Hohlraum, sondern um ein Pyrenoid handelt.

An gefärbtem fixierten Material treten immer, wie im Leben, zwei Schichten hervor (Fig. 3).

Außer dem großen Stärkekorn finden sich noch zahlreiche kleine Körner in der Xanthelle, die im Leben zunächst als hellglänzende Zelleinschlüsse nur wenig augenfällig sind, bei Behandlung mit Jod aber ihre Natur als Stärkekörner durch lebhafte Blaufärbung erkennen lassen (Textfig. 2). Bei den gelben Algen von *Millepora* sind ähnliche Stärkeeinschlüsse auch von Mangan beschrieben worden.

Am lebenden Objekt erscheint neben dem Stärkekron der Kern als ein helles Bläschen, dessen Größe ebenfalls annähernd 3 μ beträgt. Eine scharfe Kernmembran läßt sich am Leben nicht erkennen und tritt auch nicht bei den verschiedenen Reaktionen zutage. An Hämalaunpräparaten erscheint der Kern als ein bläschenförmiges Gebilde, das jedoch häufig pseudopodienartige Fortsätze aussendet, die das Stärkekorn umfassen. Der Kernraum ist außerordentlich arm an Enchylema und sehr dicht von vielfach anastomosierenden Chromatinsträngen durchzogen (Fig. 3).

Soweit wir beobachten konnten, scheint die Vermehrung der Xanthellen ausschließlich durch Zweiteilung vor sich zu gehen (Fig. 1), wie es auch Mangan und Hadži angeben. Unseres Erachtens verläuft die Teilung nach dem Typus der Amitose; jedenfalls gelang es uns niemals, Centrosomen und Spindelfasern noch irgend welche für die Mitose charakteristische Bilder aufzufinden. Vor der Teilung nimmt der Kern an Größe zu; die Chromatinstränge lockern sich auf und es erscheinen Vakuolen (Fig. 3a). Dann streckt sich der Kern in die Länge, wird hantelförmig (Fig. 3b) und schnürt sich in der Mitte durch. Die aus der Teilung hervorgegangenen Tochterindividuen sind zunächst von der gemeinsamen ursprünglichen Hülle umkleidet. Die trennende Membran ist zuerst dünn, während die Tochterzellen gegeneinander abgeplattet sind (Fig. 1b). Später kugeln sie sich ab, und die Membran nimmt an Dicke zu (Fig. 1c). Schließlich erfolgt die Loslösung der jungen Xanthellen voneinander. Schon auf dem Stadium der Fig. 1b, also gleich nach der Teilung, besitzt jede Tochterzelle wieder ein großes Stärkekorn, das dem des Mutterindividuums an Durchmesser gleichkommt.

2. Vorkommen der Xanthellen.

Schon am lebenden Objekt, und zwar besonders nach Vitalfärbung mit Methylenblau, ließ sich erkennen, daß ausschließlich das Entoderm

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

der *Aglaophenia helleri* mit Xanthellen erfüllt ist, allerdings mit einer sehr großen Menge. Das Ectoderm ist vollkommen frei von Algen, ebenso alle Zellen der Tentakeln, was insofern beachtenswert ist, als nach den Angaben von Hadži die Entodermzellen der Tentakeln von *Halecium ophiodes* je eine Xanthelle enthalten. Es scheint, als ob die Algen überhaupt die Region der Nesselkapseln vermeiden, denn auch die Nematophoren sind von ihrer Ansatzstelle ab frei von ihnen. Alle diese Beobachtungen bestätigen sich durchaus an Schnittpräparaten; jedoch läßt sich noch einiges ergänzend hinzufügen. Es zeigte sich, daß kaum eine Entodermzelle der *Aglaophenia* ohne Alge war, ja, daß diese in der Gastralregion der Polypen sogar oft in großer Menge in einer einzigen Zelle lagen, so daß der Kern, der in der Nähe der Stützlamelle zu liegen pflegt, kaum Platz behielt. Die Xanthellen sind von einer Vakuole des Plasmas eingeschlossen und bevorzugen, soweit es möglich ist, die Nähe des Zellkernes. Innerhalb des Zellplasmas vermögen sich die Algen durch Teilung zu vermehren, bis die Zelle dicht von ihnen erfüllt ist. Häufig bemerkt man, daß der dem Gastralraum zugewandte Zellteil kolbenförmig verdickt ist und in das Lumen der Gastralhöhle hineinragt. Eine in einem solchen Vorsprung liegende Alge ist meistens nur durch eine feine Plasmaschicht von dem Coelomraum getrennt, die häufig so weit verdünnt erscheint, daß sie zerreißt und der Alge Eintritt in die Gastralhöhle gewährt (Textfig. 4). Es macht den Eindruck, als ob sich die Entodermzellen des durch fortgesetzte Teilung in ihnen entstandenen Überschusses an Algen in ähnlicher Weise entledigen wie eine Drüsenzelle ihres Sekretes. Im Innern des Gastralraumes werden die Xanthellen, wie man leicht am Leben erkennt, unter der Einwirkung der Cilien der Entodermzellen mit dem Nahrungsstrom fortbewegt. So ist es verständlich, daß auch in die Wachstumsregion der *Aglaophenia*-Stöckchen Xanthellen gelangen, die von noch algenfreien Entodermzellen aufgenommen werden können. Einen positiven Beweis für diese Annahme vermögen wir nicht zu erbringen. Wir wollen aber im Gegensatz zu Hadži der Meinung Ausdruck geben, daß wir ein aktives Wandern der Xanthellen, jedenfalls bei *Agl. helleri*, für durchaus unwahrscheinlich halten, besonders im Hinblick auf die feste Membran und auf die Tatsache, daß wir nie Gestaltsveränderungen oder eine Wanderung der Algen von Zelle zu Zelle wahrnehmen konnten. Für eine passive Bewegung der Xanthellen spricht hingegen die oben beschriebene Art und Weise, auf welche die Algen aus den zu dicht mit ihnen erfüllten Entodermzellen in das Lumen der Gastralhöhle hinausgedrängt werden.

Über einen Stoffwechselaustausch zwischen Alge und Tier können wir

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

nichts aussagen; indes ist es durchaus wahrscheinlich, daß ein entsprechender physiologischer Vorgang stattfindet, wie er von TRENDFLENBURG (1908) für die Symbiose von Algen und Actinien nachgewiesen wurde. Ob überschüssige Algen innerhalb der Entodermzellen verdaut

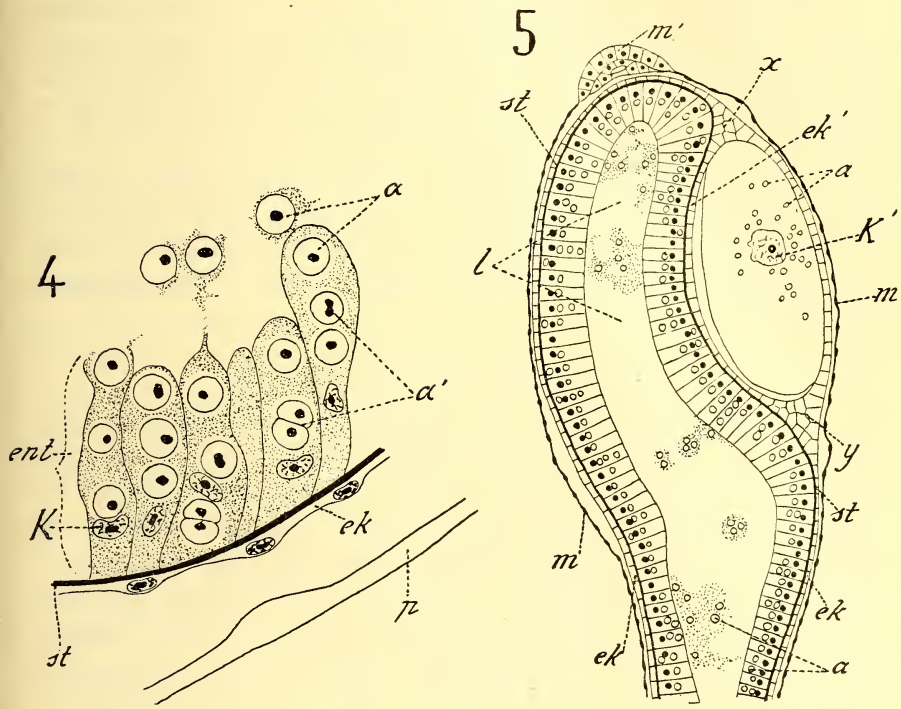

Fig. 4 Schnitt durch den Bauchteil eines Polypen von *Aglaophenia helleri*. — Fig. 5 Schnitt durch ein weibliches Gonophor von *A. helleri*; das Wachstumsstadium des Eies ist beendet; von X und Y aus ist eine Ektodermlamelle diaphragmaartig vorgewachsen, die das Ei vom Entoderm des Spadix trennt. — *a* = Algenzelle, *a'* = Algenzelle in Teilung, *ek* = Ektoderm, *ek'* = Ektodermlamelle, *ent* = Entoderm, *k* = Kern der Alge, *K* = Zellkern, *K'* = Eikern, *l* = Lumen des Spadix, *m* = Mantelschicht, *m'* = verdickte Leiste der Mantelschicht, *p* = Periderm der Hydrotheka, *st* = Stützlamelle des Spadix. Halbschematisch; mit Abbes Apparat auf Objekttischhöhe entworfen. Fig. 4: Apochr. Imm. 1,5 und Comp. Oc. 6; Fig. 5: Obj. c und Comp. Oc. 4.

werden, wie es bei Hydra beschrieben wurde, wissen wir nicht. Wir fanden zwar zwischen den im Nahrungsstrom flottierenden Algen vereinzelt solche, die kernlos und auch sonst anormal aussahen; jedoch dürfte es sich ebensowohl einfach um Degenerationsvorgänge handeln.

Was nun das Vorkommen der Xanthellen in den Corbulen betrifft, so war das Entoderm des Coenosarcringes, der jede Rippe auf ihrer

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

Außenseite begleitet, dicht von den Algen angefüllt. Die Nematophoren enthielten niemals Xanthellen.

In den männlichen Gonophoren fanden sich die gelben Algen ausschließlich im Entoderm und im Lumen des Spadix, in keinem Falle zwischen oder gar in den Spermien. Bemerkenswert ist ferner, daß sich in der Ectodermhülle der männlichen Gonophore vereinzelte grün gefärbte Algen beobachten ließen, die die für diese Gebilde charakteristische grünliche Färbung hervorrufen. Über die Struktur und die Bedeutung dieser grünen Algen vermögen wir nichts auszusagen.

In den weiblichen Gonophoren finden sich keine derartigen grünen Algen. Die Xanthellen kommen hingegen nicht nur im Entoderm und im Lumen des Spadix vor, sondern auch in dem jungen Ei (Textfig. 5). Diese Beobachtung legt die Frage nahe, wann und auf welche Weise die Algen in das Ei hineingelangen.

3. Übertragung der Xanthellen.

Theoretisch ergeben sich von vornherein zwei Möglichkeiten: entweder erwirbt in jeder Generation der jugendliche Organismus die symbiontische Alge selbständig nach seiner Trennung vom mütterlichen Organismus, oder die Übertragung der Algen geschieht während des embryonalen Lebens direkt vom Muttertier aus. Der erste Fall ist z. B. nach den Angaben von Keeble & Gamble (1907) bei *Convulata roscoffensis* verwirklicht. Die direkte Übertragung auf das Ei ist von Chlorellen bei *Hydra viridis* durch Hamann (1882) entdeckt worden, scheint aber sonst bei den Chlorellen nicht bekannt zu sein. Hingegen ist dieses Verhalten mehrfach bei Xanthellen beschrieben worden. So hat Mangan (1909) bei *Millepora* gefunden, wie das junge Ei zunächst algenfrei ist, dann aber dadurch Xanthellen erwirbt, daß es auf Kosten der benachbarten Manubriumzellen heranwächst, deren Algen es in sein Plasma aufnimmt. Hadži (1911) beschreibt, wie die Xanthellen aus dem Entoderm des Spadix durch die Stützlamelle in die ectodermale Zwischenschicht und aus dieser in die Eizelle von *Halecium ophiodes* eindringen.

Bei *Agl. helleri* findet die Aufnahme der Xanthellen in das Ei bereits auf sehr frühen Stadien statt, und zwar während die jungen Keimzellen mit ihren amöboiden Fortsätzen (Weismann 1883) im Entoderm des Stammes an der Stützlamelle entlang wandern. Die Eier, deren Zellkörper klein sind, sind noch algenfrei; sobald jedoch das Eiplasma sich etwas vermehrt hat und einer Alge nur irgend Raum bietet, so finden sich auch schon Xanthellen in demselben. Wie gelangen die Algen nun in das Ei hinein? Jedenfalls nicht auf dieselbe Weise wie bei *Millepora*, dafür

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

gaben uns unsere Präparate keinerlei Anhaltspunkte. Es scheint vielmehr, daß einzelne der reichlich in den Entodermzellen vorkommenden Xanthellen aus diesen ausgestoßen und von den amöboiden Eifortsätzen aufgenommen werden. Nachdem von den Eiern je eines in eine Gonophorenknospe gelangt ist, trennen sie sich durch eine Stützlamelle vom Entoderm und wachsen, zwischen Entoderm und Ectoderm liegend, unter reichlicher Nahrungszufuhr vom Entoderm des Spadix aus heran. Es ist unwahrscheinlich, daß auch jetzt noch mit der Nahrung Xanthellen in das Ei hineinkommen. Man findet während dieser Wachstumsstadien die Algen stets nur in der Umgebung des Kernes, gleichgültig ob der Kern dem Spadix nahe liegt oder nicht. Die Algen vermehren sich innerhalb des Eies durch lebhafte Zweiteilung. Wenn das Wachstum der Eizelle in der Hauptsache beendet ist, schiebt sich offenbar von der Peripherie her eine Ectodermlamelle diaphragmaartig vor, und trennt allmählich das Ei gänzlich vom Spadix. In dieser Zwischenschicht finden sich niemals Xanthellen, und es scheint demnach ausgeschlossen, daß noch auf diesem Stadium Algen in das Ei eindringen (Textfig. 5), da dasselbe allseitig von einer algenfreien Ectodermschicht eingeschlossen ist.

Während der Furchung gelangen die Xanthellen passiv in die Bezirke der einzelnen Blastomeren. Nach der Keimblätterbildung findet man sie vorzugsweise im Entoderm, jedoch noch vereinzelt im Ectoderm. Dasselbe gilt für die Planula, sowohl im eingeschlossenen wie im freien Zustand. Während der Furchung und im Larvenleben lassen sich stets reichliche Teilungen der Algen wahrnehmen. Übrigens hat auch Hadži bei *Halecium* beobachtet, daß einzelne Algen im Ectoderm vorkommen, dort aber bald zugrunde gehen. Da bei *Agl. helleri* die erwachsenen Tiere nur im Entoderm Xanthellen besitzen, müssen wir annehmen, daß auch hier das Entoderm allein die für die Alge günstigen Lebensbedingungen darbietet.

B. Sertularella polyzonias.

Im Frühjahr 1908 machte Herr Dr. Kühn die Beobachtung, daß unter den Kolonien von *Sertularella polyzonias* in Neapel solche vorkommen, die durch eine grüne Färbung auffallen. Er teilte uns diese Beobachtung mit und lenkte unsere Aufmerksamkeit auf diese Erscheinung, wofür wir auch hier unsern herzlichsten Dank sagen. Dank der Bemühungen von Herrn Professor Cerruti erlangten wir in kurzer Zeit das gewünschte Material. Die uns zur Verfügung gestellten Stöckchen von *Sertularella polyzonias* zeichneten sich durch eine lichtgrüne Färbung aus. Bei näherer Untersuchung ergab es sich, daß die Färbung durch

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

die Anwesenheit von einzelligen grünen Algen, Zoochlorellen, verursacht wird.

1. Bau der Chlorellen.

Größe, Gestalt und Aussehen der Chlorellen von *Sertularella polyzonias* sind außerordentlich variabel. Die jüngsten Stadien, die uns zu Gesichte kamen, sind kleine kugelige Zellen, deren Oberfläche von dicht gedrängten, polygonal gegeneinander abgeflachten, grünen Chromatophoren eingenommen wird, und die von einer deutlich doppelt konturierten Membran eingeschlossen sind (Textfig. 6). Infolge der engen Lagerung der Chromatophoren war es nur sehr schwer, den Kern wahrzunehmen. Die in kleinen Zellen gegeneinander abgeplatteten Chromatophoren kugeln sich später ab, während zugleich mit zunehmendem Wachstum der Alge die Membran bedeutend dünner erscheint. Mit der Größenzunahme geht eine Gestaltsveränderung Hand in Hand: statt der Kugeln lassen sich ovale bis bohnenförmige, oft ganz unregelmäßige Gebilde erkennen. Diese merkwürdige Verzerrung hängt wohl damit zusammen, daß die offenbar zwischen den Körperzellen von *Sertularella* gelegenen Chorellen nach Erlangung einer gewissen Größe gezwungen sind, sich durch Formveränderung den Platzverhältnissen anzupassen. Um die außerordentliche Variabilität der Gestalt der Chorellen zu veranschaulichen, mag folgende Tabelle dienen.

Längsdurchmesser.	Querdurchmesser.
4,5 μ	3,8 μ
9,8 „	7,5 „
11,3 „	10,5 „
14,2 „	14,2 „
18 „	12 „
20 „	7,5 „

Außer der Variabilität von Größe und Form läßt sich auch eine Verschiedenheit in der Farbe der Chromatophoren beobachten. Im allgemeinen ist die Färbung eine lichtgrüne, jedoch ist sie in den kleineren Algen oft mehr oder weniger gelb-braun.

Ebenso wie bei den Xanthellen führten wir auch hier die verschiedenen Reaktionen auf Cellulose, Gallerte und Stärke aus, jedoch leider nur mit negativem Erfolg.

Der Kern setzte anfangs allen Färbeversuchen erhebliche Schwierigkeiten entgegen, indem er sich nämlich einmal viel langsamer färbt als die tierischen Kerne, andererseits beim Differenzieren den Farbstoff schneller abgibt. Immerhin gelang es uns, eine Reihe geeigneter Präparate zu er-

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

halten. Der Kern liegt gewöhnlich in der Mitte der Alge (Fig. 7). Er stellt ein rundliches, seltener ovales, von einer deutlichen Membran umgebenes Bläschen dar. Im Gegensatz zu dem Kern der Xanthellen erscheint er chromatinärmer und enthält reichlich nicht färbbare Bestandteile. Im Zentrum liegen ein oder mehrere nucleolenartige Gebilde, während nach der Peripherie feine Chromatinstränge hinziehen.

Kernteilungs- und Vermehrungsvorgänge kamen uns nicht zu Gesichte. Jedoch halten wir es für wahrscheinlich, daß die größeren Zoochlorellen aus den kleineren durch Wachstum hervorgehen und ihrerseits durch Teilung die kleinen Individuen liefern. Näheres über die Fortpflanzungsgeschichte dieser Algen würde sich wohl bei eingehender Untersuchung ergeben, die vorzunehmen uns die Kürze der Zeit verbot.

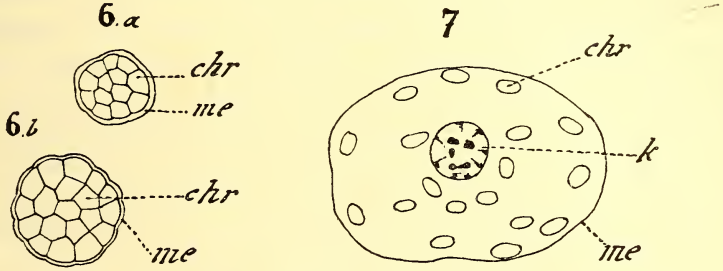

Fig. 6, 7 Chlorellen von *Sertularella polyzonias*, Fig. 6 jüngere Stadien nach dem Leben, Fig. 7 älteres Stadium nach Fixierung und Hämatoxylinfärbung. — *chr* = Chromatophor, *k* = Kern, *me* = Membran der Algenzelle. Halbschematisch; mit Abbes Apparat auf Objekttischhöhe entworfen. Obj. c und Comp. Oc. 4.

2. Vorkommen der Chlorellen.

Im Gegensatz zu den Xanthellen von *Aglaophenia* scheinen die Chlorellen in bezug auf ihr Vorkommen bedeutend unabhängiger zu sein: sie finden sich sowohl im Entoderm als auch im Ectoderm des Stammes und der Polypen, allerdings wieder mit Ausnahme der Tentakeln. In der Gastralhöhle, wo die Xanthellen so reichlich vorhanden waren, liegen die Chorellen von *Sertularella* niemals.

In den männlichen Gonangien enthält das Ectoderm und Entoderm des Spadix, das ectodermale Hüllgewebe (»Haftzipfel des Ektoderms« Weismann) und besonders die Endplatte reichlich Chlorellen. Im Spermarium selbst sind keine Algen nachweisbar.

Ebenso verhält es sich mit den weiblichen Gonangien. Beide Zellschichten des Spadix und auch hier besonders die Endplatte sind mit Algen erfüllt. Die Eier hingegen sind stets frei von ihnen, was im Gegen-

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

satz zu dem Vorkommen der Xanthellen in den Eiern von *Aglaophenia helleri* hervorgehoben werden muß. Ferner ist bemerkenswert, daß die Chorellen, soweit wir sehen konnten, niemals innerhalb der Zellen, sondern stets intercellulär gelegen sind, wobei sie die erwähnten Gestaltsveränderungen erleiden.

3. Übertragung der Chlorellen.

Wie in vielen andern Punkten, besteht auch betreffs der Übertragung der Algen von dem Muttertier auf das junge Individuum ein großer Unterschied zwischen *Aglaophenia* und *Sertularella*. Trotzdem nämlich alle übrigen Gewebe des Gonangiums, ebenso wie die dem jungen Ei direkt anliegende Schicht des Spadix von *Sertularella* reichlich Chlorellen enthalten, waren die Eier niemals im Besitz auch nur einer einzigen Alge. Natürlich waren auch die Furchungsstadien und die ausschlüpfenden Planulae stets frei von Algen. Auf späteren Stufen des Larvenlebens und gleich nach der Festheftung der Planula zerzupften wir mehrere Exemplare, doch ließen sich auch hier noch keine Chlorellen nachweisen. Daraus geht hervor, daß die grünen Algen, die in den ausgewachsenen Stöckchen der vorliegenden Varietät von *Sertularella polyzonias* regelmäßig vorkommen, nicht von dem Muttertier auf das jugendliche Individuum übertragen werden, sondern von diesem neu erworben werden müssen, nachdem das Larvenleben beendigt ist. Über den Zeitpunkt und die Art und Weise dieser Infektion vermögen wir nichts auszusagen.

Theoretisches.

Wie schon Oltmanns 1905 betont, ist die systematische Stellung der Xanthellen und der Chlorellen eine durchaus unsichere. Wenn man die über die Xanthellen bestehende Literatur überblickt, will es scheinen, als ob die Unterschiede innerhalb dieser Gruppe nur geringfügige seien, während die Hauptmerkmale miteinander übereinstimmen. Man vergleiche die Arbeiten von Moseley (1881), Hertwig (1879), Mangan (1909), Hadži (1911). Nach allen diesen Angaben lassen sich die Xanthellen als eine charakteristische Gruppe von anderen Algen abgrenzen. Dies weist unseres Erachtens darauf hin, daß man die Xanthellen vielleicht aus einer einzigen Algenordnung oder nahe verwandten Familien ableiten darf. Jedenfalls spricht die Einheitlichkeit ihres Baues dafür, daß sie schon lange im Zustande der Symbiose leben.

Vergleicht man hiermit die Angaben über Zoochlorellen, etwa über die Symbionten von *Hydra*, *Vortex*, *Convoluta* und *Spongilla*, so erkennt man, daß diese Organismen sich weder im Hinblick auf ihren Bau noch

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

in bezug auf Vorkommen und Übertragung auf bestimmte Merkmale festlegen lassen. Man ist nahezu zu der Annahme gezwungen, daß es sich um Vertreter recht verschiedenartiger Algenfamilien handelt, die nur durch Konvergenz, eben durch Anpassung an die Symbiose, einige gemeinsame Eigenschaften erworben haben. Die Chorellen scheinen im Sinne Darwins fluktuierende Formen darzustellen, die noch an keine ganz bestimmte Art der Symbiose gebunden sind und daher in ihrer äußeren Erscheinung eine weitgehende Variabilität zur Schau tragen. Außerdem muß man sicher annehmen, daß die Chorellen phylogenetisch relativ junge Symbionten sind, da die Art der Übertragung auf das Tier, mit Ausnahme bei *Hydra viridis*, keine direkte ist, sondern von jedem Tier erst nach seinem embryonalen Leben die grünen Algen neu erworben werden müssen.

Während in der Protozoenliteratur zur Bestimmung des Alters des Parasitismus einer Art großer Wert darauf gelegt wird, ob das Protozoon in der Leibeshöhle, in der Zelle oder gar im Zellkern seines Wirtes vorkommt, gibt es leider in der Literatur über Symbiose wenig bestimmte Angaben darüber, ob die Alge zwischen oder in den tierischen Zellen lebt. Denn auch hier ist wohl die Annahme berechtigt, daß die Symbiose um so älter ist, je inniger die Verbindung der Symbionten sich darstellt. Intercelluläre Formen, wie die Chlorellen von *Sertularella polyzonias*, würden auch nach diesem Kriterium als phylogenetisch jüngere Symbionten anzusehen sein, als die intracellulären Xanthellen von *Aglaophenia helleri*.

Neapel, April 1913.

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

Literaturverzeichnis.

1884. Bale, W. M. Catalogue of the Australian Hydroid zoophytes. Sydney.

1884. Barthélemy, A. Sur la physiologie d'un Planaire verte (*Convoluta Schultzi*), in: C. R. Acad. Sc. Paris. Tome 99.

1882. Brandt, K. Über die morphologische und physiologische Bedeutung des Chlorophylls bei Tieren, in: Arch. Anat. Phys., Abt. Phys. S. 125.

1883. Brandt, K. Über Symbiose von Algen und Tieren. ibidem.

1882/83. Entz, G. Konsortialverhältnisse von Algen und Tieren, in: Biol. Centralbl. Bd. 2.

1889. Famintzin, A. Beitrag zur Symbiose von Algen und Tieren. Mém. Acad. St. Pétersbourg. Tome 36.

1899. Georgévitsch, J. Sur le développement de la *Convoluta roscoffensis* Graff, in: C. R. Acad. Sc. Paris. Tome 128.

1881/82. Geddes, P. On the nature and function of the »Yellow cells« of Radiolarians and Coelenterates, in: Pr. R. Soc. Edinburgh. Vol. 11.

1906. Hadži, J. Vorversuche zur Biologie von *Hydra*, in: Arch. Entwickl.-Mech. Bd. 22.

1911. Hadži, J. Über die Symbiose von Xanthellen und *Halecium ophiodes*, in: Biol. Centralbl. Bd. 31.

1882. Hamann, O. Zur Entstehung und Entwicklung der grünen Zellen bei *Hydra*, in: Zeitschr. Wiss. Z. Bd. 37.

1879. Hertwig, O. & R. Die Aktinien. Jena.

1907. Keeble, F. & Gamble, F. The origin and nature of the green cells of Convoluta roscoffensis, in: Q. Journ. micr. Sc. (2) Vol. 51.

1882. Kessler. Zoochlorella. Ein Beitrag zur Lehre von der Symbiose, in: Arch. Anat. Phys., Abt. Phys.

1909. Mangan, J. The entry of zooxanthellae into the ovum of *Millepora*, in: Q. Journ. micr. Sc. (2) Vol. 53.

1881. Moseley, H. N. On the Strukture of the Milleporidae in: Challenger Reports. Z. Vol. 2.

1905. Oltmanns, F. Morphologie und Biologie der Algen. Allg. Teil. Bd. 2. Jena.

1902. Schröder, B. Untersuchungen über Gallertbildungen der Algen, in: Verh. Nat.-Med. Ver. Heidelberg. Bd. 7.

1910. Stiasny, G. Zur Kenntnis der gelben Zellen der Sphärozoen, in: Biol. Centralbl. Bd. 30.

1908. Trendelenburg, W. Versuche über den Gaswechsel bei Symbiose zwischen Alge und Tier. in: Arch. Anat. Phys., Abt. Phys.

1883. Weismann, A. Die Entwicklung der Sexualzellen bei Hydromedusen. Jena.

1893. Weltner, W. Spongillen-Studien 2, in: Arch. Naturgesch. Jahrg. 59.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel

Jahr/Year: 1913/14

Band/Volume: 21

Autor(en)/Author(s): Müller-Calé Kurt, Krüger Eva

Artikel/Article: Symbiontische Algen bei Aglaophenia helleri und Sertularella polyzonias. 51-64