

## Untersuchungen über die Fortpflanzung von Radiolarien.

(Aus dem Kgl. Institut für Infektionskrankheiten in Berlin.)

Vorläufige Mitteilung.

Von MAX HARTMANN und ERNST HAMMER.

Mit Tafel III u. 4 Textfiguren.

Vorbemerkung.

Von MAX HARTMANN.

Während eines halbjährigen Aufenthaltes in Neapel und Messina im Winter 1904/05 habe ich mich vorwiegend mit dem Studium der Fortpflanzung einiger Radiolarien beschäftigt. Bildeten die Radiolarien doch eine Gruppe von Protozoen, die mit modernen Methoden und unter modernen entwicklungsgeschichtlichen und cytologischen Gesichtspunkten noch kaum untersucht waren. Nur die Zweiteilung von *Aulacantha scolymantha* war durch KARAWAIEW (1895) und vor allem durch BORGERTS (1900) schöne Arbeit cytologisch genauer bekannt. Die Angaben von R. HERTWIG (1876) und BRANDT (1885, 1902, 1905) über die Fortpflanzung und Entwicklung der Sphaerozoen und Colliden ließen jedoch erwarten, daß hier cytologisch äußerst interessante Verhältnisse vorliegen. Ich hatte mir daher vorwiegend das cytologische Studium dieser beiden Gruppen zur Aufgabe gestellt.

Um das reiche Material von diesen Formen, das ich in der Zoolog. Station in Neapel täglich erhielt und das ich später in Messina täglich selbst fischte, möglichst auszunutzen, habe ich mich damals auf das Studium der lebenden Objekte und einzelner Totalpräparate beschränkt und war hauptsächlich bemüht, einzelne Formen weiterzuzüchten und dann nach Kenntnis des Verlaufes der Entwicklung die Einzelstadien zu fixieren, um sie später auf Schnitten genauer zu untersuchen. Außerdem wurden fast täglich besondere Formen einzeln, die ganze übrige Ausbeute im ganzen fixiert.

Leider war es mir nach meiner Rückkehr nach Deutschland nicht möglich, die geplanten Untersuchungen auszuführen, da ich anderweitige Verpflichtungen übernahm. Vor einem Jahre gewann ich jedoch in Herrn Kollegen Dr. HAMMER einen Mitarbeiter und wir haben nun einen Teil des großen Materials bearbeitet und gemeinsam untersucht.

Über unsere bisherigen Ergebnisse sowie einige der vor 4 Jahren an den lebenden Objekten gemachten Befunde möchten wir hier nun vorläufig berichten, da sie uns trotz ihrer Lücken-

haftigkeit sowohl auf die Fortpflanzung und Entwicklung der Radiolarien wie auf manche cytologische Probleme Licht zu werfen scheinen. Die Schlüsse, die sich mir daraus für die Auffassung mancher Protozoenkerne, sowie der multiplen Kernteilung und Chromidienbildung ergeben haben, werden gleichzeitig im Biolog. Centralblatt zusammenfassend von mir veröffentlicht werden. (HARTMANN 09). Wie schon erwähnt beziehen sich unsere Befunde auf Polycyttarien (Sphaerozoen) sowie Monocyttarien (Colliden) wobei wir die einzelnen Gattungen der Reihe nach behandeln wollen.

### A. Polycyttarien (Sphaerozoen).

Unsere Kenntnisse über die Fortpflanzung der koloniebildenden Radiolarien, der Polycyttarien oder Sphaerozoen sind in der Monographie von BRANDT (1885) zusammengefaßt. Sie gründen sich hauptsächlich auf die Untersuchungen von R. HERTWIG (1870) und BRANDT. Danach gibt es 4 Arten der Vermehrung: 1. vegetative Teilung der Einzelindividuen, die zur Vermehrung der Einzelindividuen einer Kolonie, resp. bei Durehtrennung der ganzen Kolonien, welche wenigstens bei manchen Arten vorkommt, zur Vermehrung der Kolonien führt; 2. die Bildung von Isosporen oder Kristallschwärmern, wobei die Einzelindividuen in eine große Anzahl gleicher Schwärmer zerfallen, die mit 2 langen Geißeln ausgestattet sind. Mit großer Wahrscheinlichkeit handelt es sich um Agameten. 3. die Bildung von Anisosporen, wobei die Einzelindividuen zweierlei Schwärmer, Macrosporen und Microsporen, bilden. Wie schon immer vermutet wurde und wie wir hier zeigen werden, sind es die Gameten. 4. Bildung extrakapsulärer Körper. Sie entstehen in der Weise, daß kernhaltige Plasmamassen aus der Zentralkapsel der Individuen hervorquellen, die später, wie R. HERTWIG und BRANDT beobachtet haben, in Macrosporen (Macrogameten) zerfallen. Es handelt sich nach unseren Beobachtungen um eine Modifikation der Gametenbildung in jugendlichen Kolonien.

Über Bau und Teilung der Kerne bei den verschiedenen Vermehrungsarten liegen bisher nur ganz ungenügende Angaben vor. Nach BRANDT sollen sie teils homogen sein, teils Differenzierungen aufweisen und sich stets amitotisch teilen. Wir wollen hier gerade über die Kerne sowie über einzelne Punkte der Entwicklung einige Mitteilungen machen. Dieselben beziehen sich alle, wenn nicht besonders angegeben, auf die Gattung *Collozoum*.

#### *Collozoum*.

a) Vegetative Formen. Die Stadien der Polycythyarien, die aus den Agameten, resp. den Gameten nach deren Kopulation her-

vorgehen, sind noch nicht bekannt. Als jüngste Formen hat R. HERTWIG (1879) in Messina kleine Kolonien gefunden, deren Individuen nur einen einzigen großen Kern enthielten; BRANDT hat dagegen während der langen Zeit seiner regelmäßigen Untersuchungen in Neapel kein derartiges Stadium zu Gesicht bekommen. Der eine von uns hat in Messina einmal eine Kolonie von nur 9 Individuen von *Sphaerozoum acuferum* gefischt, deren Zentralkapseln ebenfalls meist nur einen großen Kern enthielten. Bei einigen anderen, gleichfalls sehr jugendlichen Kolonien war die Zahl der Kerne in den Einzelindividuen bereits vermehrt. Wir sind mit R. HERTWIG der Meinung, daß das seltene Auftreten dieser Jugendformen damit zusammenhängt, daß dieselben in der Tiefe leben und nur durch Strömungen gelegentlich an die Oberfläche kommen. Zu Gunsten dieser Ansicht spricht auch der Umstand, daß in Neapel bisher keine derartigen Formen gefunden wurden, dagegen öfters in Messina, wo bekanntlich eine Strömung eine Menge Formen aus der Tiefe an die Oberfläche bringt.

Leider konnten von der fixierten Kolonie, die die einkernigen Individuen enthielt, keine Schnittpräparate angefertigt werden, da später im Alkohol die Gallerte sich gelöst hatte und die Einzelindividuen nicht mehr aufgefunden wurden. Es ist das um so bedauerlicher, als gerade die genaue Untersuchung dieser Kerne von größter Wichtigkeit gewesen wäre. Dagegen konnten wir etwas ältere Stadien, bei denen die Zentralkapseln erst einige wenige Kerne enthielten, näher studieren. Die dabei von uns beobachteten Kernteilungen beanspruchen ein besonderes Interesse; es handelt sich nämlich um multiple Mitosen mit mehr als 2 Polen. Man kann weiterhin sehr schön verfolgen, wie diese vielpoligen Mitosen sich allmählich in reguläre zweipolige umwandeln und hat dabei, offenbar nur in umgekehrter Reihenfolge, den Weg vor sich, wie die multiplen Teilungen entstanden sind. Aus praktischen Gründen wollen wir daher die Reihenfolge der Kernteilungen in umgekehrter Richtung schildern.

Die Kerne der vegetativen Formen sind nicht, wie BRANDT angegeben hatte, homogen, sondern zeigen eine komplizierte Struktur. Gegen das Plasma sind sie durch eine deutliche Kernmembran abgegrenzt. Im Innern findet sich stets ein bald größeres, bald kleineres Caryosom, das aus Platin und Chromatin besteht und in dem man mit aller Sicherheit und mit den verschiedensten Färbungen ein Centriol nachweisen kann. (Taf. III Fig. 2.) Das Caryosom unterliegt cyklischen Veränderungen in ähnlicher deutlicher Weise, wie sie HARTMANN (1908) für die Dysenterieamöbe

*Entamoeba tetragena* beschrieben hat. Der Außenkern enthält an der Kernmembran noch einen Belag von diffusem chromatischen Material. Bei der Mitose bleibt zunächst der Außenkern ganz unbeteiligt, ja die Form wird kaum verändert. Sie spielt sich, wie das neuerdings für verschiedene Amöben und Flagellaten (auch Trypanosomen) beschrieben wurde, ganz am Caryosom ab. Zunächst teilt sich das Centriol hantelförmig, und die Tochtercentriole rücken an die Peripherie des Caryosom; bleiben aber durch eine deutliche Zentralspindel verbunden (Taf. III Fig. 2). Nun differenzieren ca. 10—12 Chromosomen aus dem Chromatin des Caryosoms, und letzteres streckt sich und bildet eine sehr deutliche faserige Spindelfigur, die sich durch den ganzen Kern erstreckt, deren Pole (Centriolen) aber noch innerhalb der Kernmembran liegen. Im Stadium der Äquatorialplatte sind an den Polen die Centriole meist bereits wieder geteilt (Taf. III Fig. 3). Erst in den späteren Stadien der Metaphase streckt sich auch der Außenkern in die Länge und schnürt sich in der Mitte ein. Diese Stadien hat BRANDT als Amitose beschrieben. An der Einschnürungsstelle beobachtet man häufig eine Art Zellplatte. In den noch nicht durchgeschnürten Tochterkernen können nun schon wieder die neuen Kernspindeln (der Tochtercaryosome) vollständig ausgebildet sein, und zwar stehen sie senkrecht zur vorausgegangenen Spindel. So können infolge verzögerter Durchschnürung des Außenkernes in einer noch einheitlichen Kernhöhle bereits 4 Kernanlagen (Tochterplatten) enthalten sein.

Das zeigt uns deutlich den Weg der Entstehung der oben erwähnten vierpoligen Mitosen. Die Teilung des Außenkernes braucht nur noch mehr verzögert resp. die Caryosomitosen noch mehr beschleunigt zu werden, und wir erhalten Kernteilungsbilder, wie eines in Taf. III Fig. 1 abgebildet ist. Es handelt sich hier um eine vierpolige Teilungsspindel, deren Centriole bereits wiederum geteilt sind. Der 4. Pol ist in der Abbildung nicht sichtbar, er lag 2 Schmitte tiefer. Die Membran des primären Mutterkernes ist an den künftigen Teilungsstellen nur leicht eingekerbt, doch können auch diese Einkerbungen fehlen. Ähnliche Bilder, nur mit dem Unterschied, daß die Kernmembran aufgelöst ist und die Spindeln an der Peripherie der Zelle liegen, hat MOROFF (1908) für Aggregaten beschrieben. Bei *Collozoum* kommen dadurch für kurze Zeit vielwertige Kerne zustande, die schon mehrere Tochterkerne innerhalb der ursprünglichen Tochterkerne enthalten. In dem oben erwähnten theoretischen Aufsatz im Biol. Centralbl. hat der eine von uns für derartige Kerne die Bezeichnung polyenergide Kerne oder Polycarien vorgeschlagen.

Die multiplen Mitosen und polyenergiden Kerne finden sich nur in jungen vegetativen Kolonien; allmählich werden sie dann in reguläre zweipolige Mitosen und Monocaryen übergeführt. Der Weg, der dabei eingeschlagen wird, ist wie schon erwähnt gerade umgekehrt, wie hier ihr Zustandekommen geschildert wurde. Offenbar ist die Teilungsenergie anfangs eine größere und läßt dann nach, wodurch die polyenergiden Kerne sich allmählich in monoenergide umwandeln. Es ist zu vermuten, daß der eine große Kern in den jüngsten beobachteten Stadien der Polycyttarien ein äußerst vielwertiger Polycaryon ist.

b) Gametenbildung. Eine exakte Schilderung der Gameten-(Anisosporen)-bildung der alten Kolonien hat BRANDT in seiner Monographie gegeben. Von großer Wichtigkeit ist seine Angabe, daß schon ganz zu Beginn des Prozesses innerhalb der Zentralkapseln zweierlei Gruppen von Kernen anzutreffen sind, kleinere, aus denen die Microgameten und größere, aus denen die Macrogametenkerne entstehen. Dazwischen sollen einzelne große somatische Kerne liegen. Diese Angaben von BRANDT sowie seine ganze Schilderung der Sporenbildung können wir bestätigen und in Bezug auf die Struktur und Teilung der Kerne erweitern. Wir haben auf Schnitten die Gametenbildung bisher vorwiegend an jungen Kolonien studiert, wo sie sich äußerlich unter dem Bilde der Bildung extranucleärer Körper vollzieht. Da die Kernverhältnisse in beiden Fällen prinzipiell gleich sind, so wollen wir dieselben nur bei dieser Modifikation schildern und dabei einige Bemerkungen über diese Art der Vermehrung, die die bisherigen Angaben ergänzen, vorausschicken.

R. HERTWIG hatte schon die Ansicht ausgesprochen, daß die Bildung der sog. extrakapsulären Körper eine Modifikation der Anisosporen- (Gameten)-Bildung sei und dafür die Beobachtung des Zerfalles derselben in Macrosporen angeführt. Obwohl BRANDT dasselbe sah und zugleich die Homologie des Inhaltes der reduzierten Zentralkapseln mit den Microsporen-Anlagen betonte, vertrat er doch in seiner Monographie den Standpunkt, daß dieser Vorgang zur Vermehrung der Individuen einer Kolonie diene. Der eine von uns hat nun in Messina eine große Anzahl von Kolonien mit extrakapsulären Körpern gezüchtet, und dabei beobachtet, daß nicht nur die letzteren in Macrogameten, sondern der zurückgebliebene Inhalt derselben später auch in Microgameten zerfällt.<sup>1)</sup> Die

<sup>1)</sup> In einer Anmerkung zu seiner *Thalassicolla*-Arbeit teilt BRANDT (1905) dieselbe Beobachtung mit, und hält nun auch diese Vermehrung für eine Modifikation der Anisosporenbildung.

Macrogametenbildung geht hierbei stets der Microgametenbildung beträchtlich voraus. Die Kernteilungen in den Macrogametenanlagen (extrakapsulären Körpern) sind meist schon völlig abgelaufen während die Kerne in den reduzierten Zentralkapseln noch das Aussehen vegetativer Kerne aufweisen.

Ein einziges Mal, am vorletzten Tage des Aufenthaltes in Messina konnte auch der Beginn der Kopulation beobachtet werden. Eine Kolonie, bei der gerade der Zerfall in Microgameten begann, wurde mit einer anderen, bei der schon am Tage vorher das Ausschwärmen der Macrogameten angefangen hatte, in ein Gefäß gebracht, und man konnte verfolgen, wie sich je ein angeschwärmter Microgamet mit je einem Macrogameten zusammenlegte und teilweise mit einander verschmolzen. Leider ging dieser Prozeß nicht weiter, da offenbar die Macrogameten schon etwas geschädigt waren. Doch ist wohl zu erwarten, daß bei weiteren Versuchen mit reichlichem, frischen Material der ganze Befruchtungsvorgang verfolgt werden kann. Aus den hier mitgeteilten, unvollständigen Beobachtungen geht schon mit Sicherheit hervor, daß die sog. Anisosporen, wie schon immer vermutet, Anisogameten darstellen.

Die Modifikation der Gametenbildung durch Bildung extrakapsulärer Körper findet sich nur in jugendlichen Kolonien. Wir haben oben die Ansicht vertreten, daß die jungen Formen in tieferen Meeresschichten leben und erst die älteren Kolonien an die Oberfläche gelangen. Nun werden durch Strömungen, wie das z. B. in Messina der Fall ist, jugendliche Kolonien oft plötzlich an die Oberfläche gebracht. Es liegt wohl die Annahme nahe, daß dieser plötzliche Wechsel der Außenbedingungen die Gametenbildung auslöse die nun aber, da die inneren Bedingungen in jungen Kolonien andere sind, in modifizierter Weise stattfindet. Ob diese Annahme richtig ist, kann nur durch Experimente erwiesen werden.

Die Kerne in den Gametenanlagen unterscheiden sich nach BRANDT von den sog. homogenen vegetativen Kernen dadurch, daß sie Differenzierungen aufweisen. In der Tat besitzen sie eine ganz andere Struktur. Das Caryosom ist sehr klein, dagegen findet sich in der Kernhöhle ein großes Spirem, das fast immer in der Mitte eine Aufhellung, die Andeutung der Längsspaltung zeigt. Der feinere Bau des Chromatinfadens resp. der Chromosomen wechselt sehr und kann bei diesem Objekt sehr genau studiert werden. Man sieht zu Zeiten, daß die Chromosomen aus einer achromatischen Grundlage bestehen, in die der Länge nach eine Doppelreihe von Chromatinkörnchen (Chromiolen), deren Zahl kon-



stant zu sein scheint, eingebettet sind. Auch die Entstehung der Doppelreihe durch Teilung jedes Einzelelementes einer einfachen Reihe kann man beobachten. Neuerdings hat BONNEVIE (1908) für *Ascaris* und einige andere Objekte die Persistenz der Chromosomen, ihre frühe Spaltung und ihre zyklischen Veränderungen in überzeugender Weise geschildert. Ähnlich klar liegen die Verhältnisse hier. Von einer genauen Schilderung wollen wir jedoch vorderhand absehen, da dies nur an der Hand einer großen Anzahl von Abbildungen geschehen kann. Jedenfalls haben wir hier ein glänzendes Beispiel für die Individualitätshypothese der Chromosomen (BOVERI).

Das Caryosom ist im Innern aufgeheilt, sodaß das Centriol außerordentlich deutlich ist. Die Teilung beginnt auch hier mit der Teilung des Centriols, das dabei eine sehr stark ausgebildete Centralspindel bildet (Taf. III Fig. 4), während das Caryosom bis auf die Centriole völlig verschwindet. Die Kernmembran löst sich im Gegensatz zur vegetativen Kernteilung ebenfalls auf, die Chromosomen wieder (c. 10—12) spalten sich endgültig und bilden in den Telophasen schöne Dyaster, indem sie alle mit einem Ende den Centriolen anhängen (Fig. 4). Später reißt die Zentralspindel durch und es entstehen wieder Caryosome und die Centriolen. Die durchgetrennten Zentralfasern bleiben oft sehr lange erhalten (Fig. 5).

Die extrakapsulären Körper sind verschieden groß und dementsprechend ist auch die Zahl der Kernteilungen und der Gameten eine verschiedene. Die letzten Kernteilungen scheinen mit einer Zahlenreduktion (Halbierung) der Chromosomen verbunden zu sein. Jedenfalls erscheint die Zahl derselben geringer als zuvor (4—6). Doch können wir darüber noch keine ganz sicheren Angaben machen, da wir die Chromosomenzahlen bisher nur an Schnitten, und nicht an gut gelungenen Totopräparaten, woran allein eine sichere Feststellung bei diesen Objekten möglich scheint, konstatiert haben.

In den reduzierten Centralkapseln sind anfangs nur wenige vegetative Kerne zurückgeblieben, die sich zunächst wie die vegetativen vermehren. Später entstehen daraus Kerngruppen, wie sie BRANDT für die Angaben der Microgameten in erwachsenen Kolonien beschrieben hat. Dieselben haben ähnliche Kerne wie die extrakapsulären Körper, nur kleiner und kompakter. Später zerfallen die Gruppen in Microgameten.

### B. Monocytarien (Colliden).

Von den Monocytarien oder Colliden ist bisher nur die Fortpflanzung von *Thalassicolla* durch die Untersuchungen von

R. HERTWIG (1876) und vor allem die von BRANDT (1905) einigermaßen vollständig bekannt. Von der Gattung *Thalassophysa* hat ferner BRANDT (1902) einen kurzen, aber sehr interessanten Teil der Entwicklung beschrieben. Außerdem liegen über eine Form mit Gitterschale, die Gattung *Orosceua*, Angaben von HAECKER (1907 u. 08) über einzelne Stadien der verschiedenen Fortpflanzungsarten vor, die aber von HAECKER fälschlicherweise in eine einzige Entwicklungsreihe eingeordnet werden, worauf wir noch näher zurückkommen. Wir haben bei *Thalassicolla*, *Thalassophysa* und *Physematium* die einzelnen Vermehrungsarten zum großen Teil im Leben verfolgt und eine Anzahl Stadien, besonders von *Thalassophysa* jetzt auch an Schnitten untersucht. Von den 3 Gattungen wollen wir hier der Reihe nach einzelne unserer Beobachtungen mitteilen.

### 1. *Thalassicolla*.

Neuerdings hat BRANDT (1905) eine sehr zutreffend und ziemlich vollständige Schilderung von den beiden Arten der Schwärmerbildung, der Iso- und Anisosporenbildung von *Thalassicolla*, die wir wohl auch hier als Agameten- und Gametenbildung ansprechen dürfen, gegeben. Die Angaben von BRANDT über die Entstehung der beiden Schwärmerarten am lebenden Objekt können wir bestätigen. Auf Schnitten haben wir bisher nur einige Stadien der Gametenbildung untersucht, wovon eines für die Entstehung der Sekundärkerne sehr interessant ist. Der große Kern weist in diesem Stadium in einem wabigen Lininwerk eine große Anzahl von aufgeknäuelten Chromatinfäden auf, wie sie neuerdings von SCHRÖDER und HAECKER (1907 u. 08) auch für andere Gattungen der Monocytarien (*Cytocladus*, *Thalassothamnus*, *Orosceua*) beschrieben und als Chromosomen oder Einzelknäuel bezeichnet wurden. Aus ihrem weiteren Schicksal und dem Vergleich mit anderen Formen (s. später bei *Physematium*) geht aber hervor, daß es sich um keine Chromosomen, sondern um bereits vorgebildete Tochterkerne (Sekundärkerne) handelt, mithin der große Primärkern nach unserer Bezeichnung ein Polycaryon oder polyenergider Kern ist.

Vielfach kann man aber bei diesen Sekundärkernen noch ein kleines Körnchen oder Doppelkörnchen wahrnehmen, das, wie der weitere Verlauf zeigt, ein Centriol resp. geteiltes Centriol ist, ebenfalls ein Beweis für die Richtigkeit unserer Auffassung der sog. Chromosomen als ganze Kerne. Außer den Sekundärkernen finden sich im Primärkern verschieden gestaltete, in der Zahl inkonstante,



wurstartige Massen aus platinartiger Substanz, die von Vakuolen durchsetzt sind und im Innern derselben öfters Chromatinkörner aufweisen (Fig. A). Wie wir für andere Gattungen nachweisen können, entstehen diese nucleolenartigen Massen durch Vereinigung und Umwandlung einer Anzahl von Sekundärkernen. Für ähnliche Bildungen bei *Orosceua* konnte auch HAECKER die gleiche Entstehung sehr schön nachweisen. Er bezeichnet sie dort als Chromosomenbläschen und sieht einen derartigen Zustand des Kernes als Prophasen einer Kernteilung des Primärkerns an. Die Deutung ist jedoch nicht richtig. Wie wir nämlich für verschiedene Gattungen mit Sicherheit feststellen können, gehen diese Gebilde bei der bald darauffolgenden Schwärmerbildung unverbraucht zu Grunde.

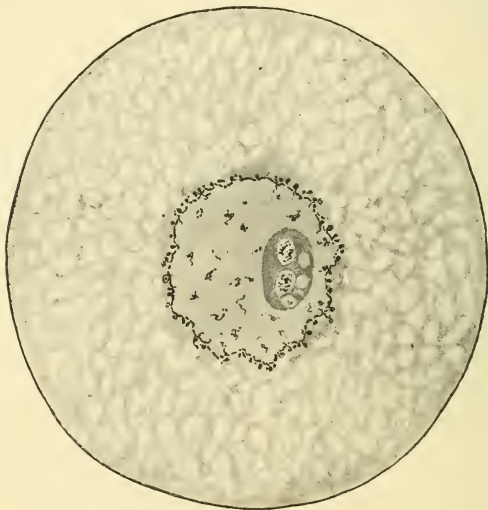


Fig. A.

• *Thalassicolla* bei Beginn der Gametenbildung. Nähere Erklärung im Text. Halbschematisch.

Es sind somatische oder abortive Elemente des Primärkerns. Ganz übereinstimmende Befunde hat BORGERT (1909) soeben bei der Gametenbildung von *Aulacantha* beschrieben. Auch BRANDT hat die Entstehung dieser Gebilde aus Chromosomen<sup>1)</sup> und wenigstens

<sup>1)</sup> Was BRANDT Chromosomen nennt, sind allerdings schon zusammengesetzte aus mehreren Sekundärkernen bestehende Bildungen.

ihren teilweisen Untergang bei der Gametenbildung von *Thalassicolla nucleata* angegeben. Doch glaubt er, daß sie auch teilweise ins Endoplasma austreten und bei der Gametenkernbildung Verwendung finden. Seine betreffenden Beobachtungen sind jedoch teils nicht beweisend, teils anders zu deuten, was später eingehender bewiesen werden soll.

Die Gametenkerne entstehen ausschließlich dadurch, daß die Sekundärkerne (Einzelknäuel, Chromosomen) durch die schon von R. HERTWIG beobachteten Poren der Kernmembran des Primärkernes auswandern. Fig. A. zeigt diesen Prozeß; zugleich sieht man, wie im Endoplasma die Einzelfäden sich zu kleinen Kernbläschen umwandeln, in deren Innern dann das Centriol liegt. Auch BRANDT hat diese Vorgänge beobachtet, und als Austreten von Kernsaft und Chromatinkörnchen bezeichnet. In Wirklichkeit handelt es sich aber um bereits fertig vorgebildete Kerne. Er glaubte ferner, daß nur die Kerne der einen Schwärmerart (ähnlich wie bei der Bildung der extracapsulären Körper bei Sphaerozoen) auf diese Weise entstünden, während die andern von den Nucleolen abstammen sollen. Wie oben angegeben, trifft dies jedoch nach unsern Beobachtungen nicht zu. Unsere Befunde stimmen dagegen prinzipiell vollständig mit den neuen Ergebnissen von BORGERT (1909) an *Aulacantha* überein, für welche Form dieser Forscher die cytologisch genaueste Darstellung der Entwicklung einer Radiolarie geliefert hat. Der Unterschied besteht nur darin, daß bei *Thalassicolla* die Sekundärkerne durch die erhalten bleibende Kernmembran hindurchwandern, während bei *Aulacantha* zunächst die Kernmembran gelöst wird.

Die genaue Umwandlung der ausgetretenen Sekundärkerne in die Kernform, wie sie später in Gruppen liegend im ganzen Endoplasma zerstreut sind, haben wir noch nicht verfolgt. Doch konnten wir gleich nach dem Übertritt ins Endoplasma Teilungen durch primitive Mitosen beobachten. Die späteren Teilungen erinnern außerordentlich an die der Gametenkerne von *Collozoum*, die wir oben beschrieben haben, sowie von *Aulacantha*, wo sie soeben BORGERT abgebildet hat. Zum Vergleich hat auch BORGERT schon die Gametenkerne und ihre Teilung bei *Thalassicolla* untersucht und davon eine gute Abbildung gegeben, wobei er ebenfalls die Übereinstimmung betont. Wir können seine Angaben völlig bestätigen und wollen hier nur noch erwähnen, daß die Zahl der Chromosomen auch mit der bei *Collozoum* offenbar übereinstimmt.

BRANDT (05) hat vor den hier beschriebenen Vorgängen noch Stadien beschrieben, bei denen im Primärkern ein Bläschen auf-

tritt, um das sich die Chromatinelemente strahlig anordnen, und das er deshalb als Centrosom deutet. Dasselbe tritt dann durch die Kernmembran ins Endoplasma über; doch konnte er das weitere Schicksal nicht feststellen. Nach unsern eignen Erfahrungen an *Thalassicolla* sowie auch vor allem an *Physematicum* und *Thalassophysa* sind wir überzeugt, daß es sich hier trotz der Strahlung um kein Centrosom handeln kann, da wir stets der Zahl der Sekundärkerne entsprechend viele Centriolen fanden. Da wir noch keine derartige Stadien wie die von BRANDT gefunden haben, können wir uns noch keine bestimmte Meinung darüber bilden. Vielleicht handelt es sich um ähnliche Strahlungsphänomene, wie sie von SIEDLECKI und andern bei der Aneinanderlagerung der Gamonten der Gregarine (*Monocystis ascidiae* etc.) beschrieben wurden.

## 2. *Thalassophysa*.

BRANDT hat im Jahre 1902 für diese Gattung höchst merkwürdige Entwicklungsvorgänge beschrieben. Er beobachtete, wie große einkernige Thalassophysen durch Längsstreckung und allmähliche Zerschnürung der vielkernig gewordenen Zentralkapsel sich in eine wurstförmige Kolonie von Tausenden von Einzelindividuen umwandelten, und nun manchen *Collozoum*- und *Sphaerozoum*arten (also Polycyttarien) überraschend ähnlich sehen.

Diese Angaben von BRANDT konnte der eine von uns für die 3 *Thalassophysa*arten des Mittelmeeres, *Th. pelagica*, *sanguinolenta* und *spiculosa* bestätigen. Die Umwandlung fand in unsern Zuchten meist etwas rascher statt, als bei BRANDT. Einmal konnte für *Th. spiculosa* auch das weitere Schicksal festgestellt werden.

Am 1. III. 05 wurde ein Exemplar dieser Art gefischt, dessen Umwandlung in den polyzoen Zustand schon ziemlich weit fortgeschritten war. Es entsprach ungefähr dem Stadium, das BRANDT (02) in seiner Fig. 13, Taf. 3 abgebildet hat. Die Teile der zerschnürten Zentralkapsel resp. die Einzelindividuen enthielten mehrere Kerne. Toto- und Schnittpräparate durch einen Teil dieser *Thalassophysa*, der gleich nach dem Fange fixiert worden war, zeigte dieselbe Kernstruktur und die gleichen multiplen Mitosen, wie sie oben für junge Individuen von *Collozoum* beschrieben wurde. Am folgenden Tage war der polyzoen Zustand vollendet und das intrakapsuläre Plasma der Einzelindividuen zeigte eine gruppenweise Anordnung wie bei der Schwärmerbildung der Polycyttarien. Am 5. III. waren einzelne Gruppen in zweigeißelige Schwärmer zerfallen. Leider starb das Exemplar in diesem Zustande ab.

Die Schwärmer waren völlig gleich, ohne Kristalle; auch konnte keine Verschiedenheit im Bau der Einzelindividuen nachgewiesen werden. Diese Beobachtung zeigt trotz ihrer Unvollständigkeit jedenfalls soviel, daß die merkwürdige Umwandlung der monozoen *Thalassophysa* in einen polyzoen Zustand tatsächlich der Schwärmerbildung der andern Monocyttarien entspricht, wie BRANDT richtig vermutet hatte.

Auch für die weitere Vermutung BRANDTS, daß der Vorgang „beide Arten der Schwärmerbildung — Isosporenbildung wie auch der Anisosporenbildung — ersetzt“, können wir den Beweis erbringen, und zwar an Schnittpräparaten durch Formen, bei denen in der noch völlig kugeligen Zentralkapsel die Auflösung des einen großen Primärkernes in die vielen Sekundärkerne stattfindet.

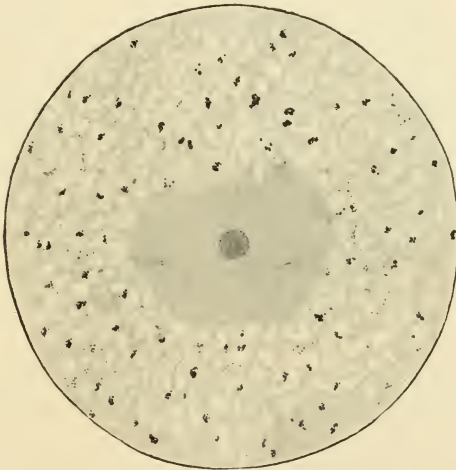


Fig. B.

Agametenkernbildung von *Thalassophysa sanguinolenta*. Sekundärkerne bereits alle im Endoplasma. Halbschematisch.

a. Agameten-(Isosporen)bildung. Bei der Agametenkernbildung von *Thalassophysa sanguinolenta* löst sich wie bei der Gametenbildung von *Aulacantha* (BERGERT 09) die Kernmembran auf und die im Primärkern bereits vorgebildeten Sekundärkerne treten

ins Endoplasma. Letztere bestehen aus einigen dicht gedrängten, durch Plastin verbundenen Chromatinkörnern, neben denen man fast stets zwei durch einen Faden (Zentralspindel) verbundene Körnchen, die geteilten Centriolen, sieht. (Fig. B.) Manchmal zieht die Zentralspindel mitten durch die chromatische Masse, offenbar ein Frühstadium der Kernteilung. Der Rest des Primärkernes enthält keine Einzelknäuel oder sonstige Chromatinkörner; nur ein großer Plastinnucleolus ist inmitten der ursprünglichen Kernzone noch sichtbar. Der Unterschied der letzteren gegenüber dem Endoplasma besteht nur in ihrer feineren Wabenstruktur und verschwindet allmählich vollständig.

Genau so vollzieht sich auch die Vielkernbildung bei der Agametenbildung von *Thalassophysa pelagica*, bei welcher Art der Primärkern durch seine abgerundeten lappigen Fortsätze und seine deutliche Sonderung in 2 Partien charakterisiert ist. Die innere Kernzone enthält die Nucleolen und scheint rein somatisch zu sein; in der peripheren liegen stark gewundene chromatische Fäden, die vorgebildeten Sekundärkerne, die nach Auflösung der Kernmembran ins Endoplasma übertreten. Der Unterschied der beiden Kernzonen ist noch nach Austritt der Sekundärkerne erkennbar, und verschwindet erst später mit dem Vermischen von Kernplasma und Endoplasma.

b. Gametenbildung. Bei den Stadien von *Thalassophysa*, welche Gametenkernbildung zeigen, ist das Endoplasma deutlich in 2 Schichten, eine zentrale und eine periphere, gesondert. R. HERTWIG und BRANDT haben das ganz allgemein für *Th. pelagica* und *sanguinolenta* angegeben, doch fand BRANDT auch „die beiden intrakapsulären Plasmaschichten gemischt“, und dachte daran, daß möglicherweise das Fehlen der Sonderung „nur mit gewissen Entwicklungszuständen zusammenhänge“. Wir halten es nach unsern Beobachtungen für äußerst wahrscheinlich, daß es sich im letzteren Falle um Individuen handelt, die Agameten bilden, im andern um solche, aus denen Gameten entstehen.

Vor der Gametenkernbildung teilt sich offenbar der Primärkern in zwei, wie es scheint, ungleiche Hälften. Leider haben wir bisher noch keine Stadien dieser Teilung gefunden, doch wird die Annahme einer solchen Teilung, der man sogar den Charakter einer sexuell-heteropolen Teilung zusprechen muß, durch das folgende Stadium bewiesen, in dem man im zentralen Plasma einen großen, im peripheren einen kleineren Primärkern findet. In einer von uns in Schnitte zerlegten derartigen Zentralkapsel, befand sich in dem zentralen Primärkern schon keine Spur mehr von Chromatin

(Einzelknäueln, vorgebildete Sekundärkerne) sondern nur noch ein ganz vacuolierter Platin-Nucleolus, der noch etwas verwaschenes Chromatin aufwies. Dagegen waren im zentralen Endoplasma eine Anzahl von Sekundärkernen zerstreut ähnlich denen bei der Agametenbildung, zwischen denen sich noch eine große Zahl feinsten Chromatinkörnchen fand (Fig. C). Die Kernmembran war größtenteils aufgelöst, doch die Grenzpartie zwischen Kern- und Endoplasma noch sehr deutlich.



Fig. C.

Gametenkernbildung von *Thalassophysa*. Weibliche Sekundärkerne im zentralen, männliche im peripheren Endoplasma. Halbschematisch.

Der kleinere etwas nierenförmige Primärkern im peripheren Endoplasma hat ebenfalls fast alle Sekundärkerne schon ins periphere Endoplasma abgegeben; nur zwei hier noch stark chromatische nucleolusartige Körper (somatische Kerne) fallen in seinem Innern auf. Seine Kernmembran ist noch erhalten, doch scheint sie durchbohrt und an der unteren rechten Seite sieht man — ganz wie bei *Thalassicolla* — die letzten Sekundärkerne in Form von langen Chromosomenfäden ins Plasma übertreten (Fig. C). Das periphere Endoplasma aber ist ganz erfüllt von äußerst kleinen Mitosen (Fig. C). Man kann dieselben erst bei 1000facher Vergrößerung



erkennen, dann sind sie jedoch gelegentlich vollkommen deutlich (Taf. III Fig. 6). Sie haben ganz das Aussehen der oben geschilderten Caryosommitosen bei vegetativen Kernen von *Collozoum*, jedoch ohne den Außenkern. Die Zahl der Chromosomen dürfte ebenfalls die gleiche sein. Fig. 6 Taf. III giebt einen Teil des peripheren Endoplasmas mit diesen Mitosen bei 1800facher Vergrößerung genau wieder.

Man wird wohl nicht fehl gehen, wenn man die zentrale Partie mit Primärkernen und Sekundärkernen als die weibliche Gametenanlage, die periphere als die männliche deutet. BRANDT giebt an, in Zentralkapseln von *Thalassophysa* ähnliche Kernbilder wie bei der Gametenbildung von *Thalassicolla* beobachtet zu haben; vermutlich hat er dabei spätere Stadien vor sich gehabt. Ferner fand er (1902) einen polyzoen Zustand von *Thalassophysa*, wo die Einzelindividuen ein verschiedenes Aussehen aufwiesen, wie das bei der Gametenbildung der polyzoen Gattung *Collosphaera* vorkommt. Beide Angaben passen gut zu unseren Befunden. In Bezug auf die Verteilung der Geschlechter würde dann *Thalassophysa* etwa der Polycyttarie *Collosphaera* entsprechen. Einen noch weiteren Schritt darin zeigt die Tripylee *Aulacantha*, bei der nach BORGERT (09) die männlichen und weiblichen Gameten von ganz verschiedenen Individuen gebildet werden.

HAECKER (07 u. 08) hat bei der Fortpflanzung von *Orosceum* ein Stadium abgebildet, das offenbar dem hier beschriebenen von der Gametenkernbildung von *Thalassophysa* vollkommen entspricht. Doch hat er dabei den zentralen Kern als Dauerkern, den peripheren als generativen angesprochen, wiewohl letzterer allein in die Sekundärkerne zerfallen soll (Desintegration). Der Dauerkern soll sich dann wieder teilen können, was er aus dem Vorhandensein von sog. Chromosomenbläschen schließt, welches er für Prophase der Teilung hält. Diese Deutungen sind jedoch nicht zutreffend; denn einmal sind die Chromosomenbläschen somatische Kernelemente und kein Zeichen einer Prophase, und weiter hat HAECKER Stadien der Zweiteilung, der Agameten- und Gametenbildung von *Orosceum*, zu einer einzigen Fortpflanzungsserie zusammengestellt. Nach seinen nun vorliegenden genauen Abbildungen aus dem Valdivia-Werk (08) lassen sich aber mit Sicherheit seine sog. Desintegrationsstadien (Fig. 560, 569, 571 etc.) als zur Agametenbildung gehörig erkennen. Die Sekundärkerne sind hier sicher nicht durch Zerfall des sog. generativen Kernes seines Differenzierungsstadiums hervorgegangen, sondern aus dem sog. Dauerkern ausgetreten (genau wie bei *Thalassicolla* etc.), was besonders seine Figuren 569 u. 571

deutlich erkennen lassen. In Fig. 571 enthält der sog. Dauerkern kaum mehr Chromosomen (Sekundärkerne). Das sog. Differenzierungsstadium (Fig. 562) entspricht dagegen dem hier geschilderten Stadium der Gametenbildung von *Thalassophysa*. Unverständlich ist uns von den von HAECKER beschriebenen Stadien dann nur noch die einmal gefundene Form mit einem großen zentralen und 5 kleineren peripheren Primärkernen. Alle übrigen Stadien lassen sich zwanglos den übereinstimmenden Befunden von BRANDT, BORGERT und uns bei anderen Formen anreihen.

HAECKER (1907) hat den Zerfall oder die Desintegration des Primärkernes in seine Einzelelemente (Einzelknäuel) bei *Oroscoena* als Reduktion im großen Stil aufgefaßt. Wie der eine von uns schon mehrmals betont hat, ist die Auffassung nicht berechtigt. Abgesehen davon, daß wir für die letzten Gametenkernteilungen von *Collozoum* eine echte Reduktion mit Halbierung der Chromosomenzahl ziemlich wahrscheinlich gemacht haben, entzieht der Nachweis der sog. Chromosomen oder Einzelknäuel als bereits vorgebildete (durch intranucleäre Mitose entstandene) Sekundärkerne (vgl. hierzu auch HARTMANN 09) dieser Auffassung jede Berechtigung.

### 3. *Physematium Mülleri*.

Über die Fortpflanzung von *Physematium* liegen unseres Wissens noch keine Mitteilungen vor. BRANDT (1902) hat nur gelegentlich die Bemerkung gemacht, daß er Schwärmerbildung beobachtet habe. Der eine von uns hat die in der Zentralkapsel sich abspielenden Vorgänge bis kurz vor der Schwärmerbildung am lebenden Tier verfolgt. Hier wollen wir jedoch nur nach Schnittpräparaten die Beschreibung eines höchst interessanten Stadiums geben, das wahrscheinlich zur Gametenbildung gehört.

In dem mit wohlausgebildeter Membran versehenen Primärkern befindet sich eine große Anzahl von vorgebildeten Sekundärkernen. Deren Kernnatur ist hier besonders deutlich durch die gut erkennbaren einfachen oder geteilten Centriole. Ja man sieht direkt Teilungsbilder von Sekundärkernen im Innern des Primärkernes. Die intranucleären Kerne haben zudem schon ganz das Aussehen wie etwa die jungen Agametenkerne im Endoplasma von *Thalassophysa*. Außer ihnen sind noch einer oder mehrere große, sehr variabel gebaute Amphinucleolen (somatische Kerne) im Primärkern vorhanden. (Fig. D.)

Das Endoplasma von *Physematium* ist von großen unregelmäßigen Alveolen durchsetzt, zwischen denen das Plasma in Form

von etwas radial gerichteten, stellenweise zu Klumpen oder Nestern verdickten, Strängen erscheint, die untereinander durch Anastomosen verbunden sind (Fig. D). Das ganze Endoplasma ist von chromatischem Material erfüllt. In der Nähe der Kernmembran bildet

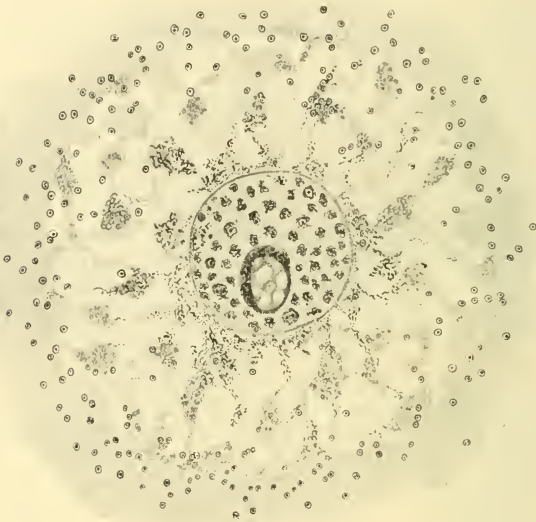


Fig. D.

Gameten(?)kernbildung von *Physematium*. Nähere Erklärung im Text. Halbschematisch.

das Chromatin ein Geflecht von Chromatinfäden, also einen Zustand, wie man ihn neuerdings allgemein als Chromidialnetz bezeichnet. In diesem Chromidialnetz sieht man jedoch eine Anzahl voneinander getrennter, mit hellen Höfen umgebener Körnchen oder Doppelkörnchen, welche letztere manchmal durch einen längeren Faden (Zentralspindel) verbunden sind. Nach dem weiteren Verlauf der Entwicklung kann kein Zweifel darüber bestehen, daß es sich hier um die von den andern Gattungen her schon bekannten Centriole der Sekundärkerne handelt. Damit haben wir hier aber kein unindividualisiertes Chromidialnetz vor uns, sondern lauter in-

dividualisierte Einzelkerne. Das Bild des gemeinsamen Chromidialnetzes kommt nur dadurch zustande, daß infolge der bekannten zyklischen (zentrifugalen) Kernveränderungen (HARTMANN und v. PROWAZEK 1907) bei der dichtgedrängten Lage der Einzelindividuen die Chromatinelemente derselben ineinander übergreifen. Daß dem in der Tat so ist, zeigt das Verhalten der sog. Chromidien in den mittleren und peripheren Teilen der Centralkapsel. Die Färbbarkeit des Chromatins läßt nach und ein großer Teil wird offenbar aufgelöst, während der Rest sich um je ein Centriol zu einem kleinen, kaum färbbaren Bläschen zusammenschließt. Die Plasmastränge und vor allem die Klumpen sind dann von derartigen kaum färbbaren, aber wohl gesonderten Bläschen (Kernen), von denen jedes ein Centriol einschließt, dicht erfüllt. Noch mehr gegen die Peripherie nehmen die kleinen Kerne wieder an Färbbarkeit zu, werden etwas größer, und in der Gegend der Centralkapselmembran zerstreuen sie sich und teilen sich nun durch primitive zweipolige Mitose (Fig. D). Ihre Kernnatur und somit unsere Deutung des Chromidialnetzes kann somit nicht mehr zweifelhaft sein.

Ob das geschilderte Stadium zur Agameten- oder Gametenbildung gehört, vermögen wir noch nicht mit Sicherheit zu sagen. Der Umstand, daß nur ein Teil der Sekundärkerne ins Endoplasma übergetreten ist, die andern aber im Primärkern sich weiter teilen, scheint uns dafür zu sprechen, daß hier zweierlei Schwärmerkerne, also Gametenkerne, gebildet werden.

#### Schlußbemerkungen.

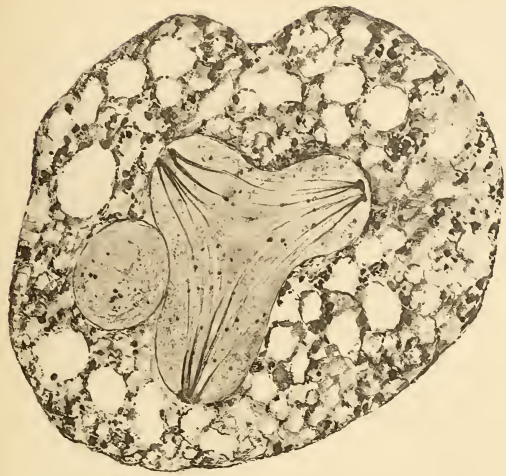
In Bezug auf die Fortpflanzung und Entwicklung der Radiolarien kann man nun ein ziemlich einheitliches Bild entwerfen. Bei den monozoen wie polyzoen Spumellarien haben wir 3 verschiedene Arten der Fortpflanzung: vegetative Teilung der Individuen, Agameten- und Gametenbildung. Die erstere spielt sich bei Polycyttarien an den vielkernigen Einzelindividuen der Kolonie, bei Monocyttarien an dem ganzen Individuum mit seinem einzigen aber polyenergiden Kern ab. In letzterem Falle vollzieht sich die Teilung dieses großen Polycaryons ev. unter dem scheinbaren Bilde einer Mitose, die aber in Wirklichkeit als die gleichzeitige, parallele Mitose der in ihm vorgebildeten Sekundärkerne aufzufassen ist (HARTMANN 1909). Die Entstehung polyenergider Kerne finden wir in den Individuen junger Kolonien der Polycyttarien schon angebahnt. Wahrscheinlich besitzen die jungen einkernigen Stadien große Polycaryen; allmählich werden dieselben in der oben

geschilderten Weise in Monocaryen übergeführt. Bei den Monocyttarien erreicht nun das Polycaryon wohl durch fortgesetzte intranucleäre Caryosommitosen eine außerordentliche Dimension; es kann sich aus 1000 und mehr Monocarien oder Sekundärkernen zusammensetzen, und entspricht den tausenden von Kernen einer ganzen Kolonie. Der monozoe, scheinbar einkernige, Zustand repräsentiert hier die Art. Doch kehrt die Gattung *Thalassophysa* bei den beiden Arten von Schwärmerbildung nochmals in den polyzoen Zustand, den wir als den einfacheren und ursprünglichen, mithin ev. auch als den phylogenetisch älteren betrachten müssen, zurück und gleicht dann in den letzten Etappen vollkommen den entsprechenden Stadien der Polycyttarien. Die Gattungen *Thalassicolla*, *Physematium* und *Orcsena*<sup>1)</sup> bilden die letzte Etappe, bei denen der Inhalt der einen großen Centralkapsel direkt in Schwärmer sich umwandelt. Bei der Gametenbildung finden sich sowohl bei den Polycyttarien wie den Monocyttarien Verschiedenheiten in der Verteilung des Geschlechts. Bei *Collozoum*, *Sphaerouzoum* und *Thalassicolla* sind die ganzen Individuen hermaphrodit; bei *Collosphaera*, *Thalassophysa* und *Orcsena* stammen dagegen die männlichen und weiblichen Gameten von verschiedenen Individuen resp. Primärkernen.

Die Fortpflanzungsvorgänge bei der *Triplée Aulacantha*, die BORGERT (1900 u. 1909) so eingehend und ausgezeichnet geschildert hat, stimmen mit denen der Monocyttarien völlig überein: auch hier vegetative Teilung der ganzen Form unter scheinbar mitotischer oder amitotischer Teilung des Polycaryons, und Gametenbildung, wobei die Geschlechter auf zwei verschiedene Individuen verteilt sind. Hervorgehoben sei, daß vor dem Zerfall in die Gameten die Centralkapsel in eine Anzahl vielkerniger Plasmanmassen zerlegt wird, was, wenn auch in viel geringerem Grade als bei *Thalassophysa*, als ein polyzoer Zustand aufgefaßt werden kann.

Noch mehr scheinen nach den neuen Untersuchungen von MOROFF und STIASNY (1909) die Acanthometriden dem polyzoen Zustand nahe zu stehen trotz der einheitlichen Centralkapsel. Nach diesen Forschern sind nämlich innerhalb der Centralkapsel stets mehrere Einzelindividuen vorhanden, die sich durch fortgesetzte Schizogonie vermehren. Die Kernverhältnisse sind allerdings nach den Befunden dieser Forscher sehr verschieden von denen der Polycyttarien, während nach den übereinstimmenden Beobachtungen von BORGERT

<sup>1)</sup> Daß sich die Befunde von HAECKER bei dieser Form dem hier entworfenen Bilde der Fortpflanzung vollkommen einfügen, wurde oben schon näher ausgeführt (pag. 9).



1



2



3



4



5



6





und uns nicht nur zwischen letzteren und den Monocytarien, sondern auch mit den Triplyleen eine weitgehende Übereinstimmung vorhanden ist.

In cytologischer Hinsicht sind die hier mitgeteilten Beobachtungen in mehrfacher Hinsicht von Bedeutung. Einmal erweisen sie das Vorhandensein höchst zusammengesetzter, polyenergider Kerne (Polycarien) und werfen hierdurch ein neues Licht auf das Wesen der multiplen Kern<sub>3</sub>eilung und die Bildung generativer Chromidien, wie das der eine von uns im Biolog. Centralblatt näher auseinandergesetzt hat (HARTMANN 09). In zweiter Linie liefern sie weitere ausgezeichnete Beweise für die von HARTMANN und PROWAZEK vertretene Auffassung der Protozoenkerne spez. die Bedeutung vom Caryosom (Centriol). Unsern damaligen Ausführungen brauchen wir nichts weiter hinzuzufügen. Auch für die BOVERISCHE Individualitätstheorie der Chromosomen liefern sie gutes Beweismaterial. Während früher die einzige bisher genauer untersuchte Kernteilung, die sog. Mitose bei der vegetativen Zweiteilung von *Aulacantha* etc. als gewichtigstes Gegenbeispiel gegen diese Theorie angeführt werden konnte, können durch unsere Untersuchungen über die (echten) Mitosen der Gametenkerne sowie durch die ganz andere Deutung der sog. Mitose wie Amitose bei der vegetativen Teilung der monozoen Formen (HARTMANN 09) die Radiolarienkerne als eine der stärksten Stützen dieser Theorie gelten.

#### Erklärung der Tafel III.

Sämtliche Abbildungen sind nach Schnittpräparaten von Radiolarien, die mit Sublimat-Alkohol oder Flemmingscher Flüssigkeit fixiert und mit Eisenhaematoxylin nach HEIDENHAIN gefärbt waren, mit dem Abbeschen Zeichenapparat bei Apochr. Imm. 2 mm u. Comp. Oc. 12 in Objektischhöhe entworfen. Vergr. ca. 1800fach.

- Fig. 1. Centralkapsel aus einer jungen *Collozoum*-Kolonie mit 4poliger Mitose. Aus 2 aufeinanderliegenden Schnitten kombiniert.  
 Fig. 2 u. 3. Kern und Kernteilung aus einer vegetativen Kolonie von *Collozoum*.  
 Fig. 4 u. 5. Struktur und Teilung der weiblichen Gametenkerne in extrakapsulären Körpern von *Collozoum*. Die hellen Stellen waren im Leben durch Öltropfen eingenommen.  
 Fig. 6. Teil des peripheren Endoplasmas von *Thalassophysa* mit Mitosen der männlichen Gametenkerne.

#### Literaturverzeichnis.

- BONNEVIE, KRISTINE. 1908. Chromosomenstudien. Archiv f. Zellforschung. I. Band.  
 BORGERT, A. 1900. Untersuchungen über die Fortpflanzung der triplyleen Radiolarien, spez. von *Aulacantha scolymantha* I. Teil. Zool. Jahrb. Abt. Anat. u. Ontog. der Tiere. Bd. 14. Heft 2.

- BORGERT, A. 1909. Untersuchungen über die Fortpflanzung der trippleen Radiolarien, speziell von *Aulacantha scolymantha* II. Teil. Archiv für Protistenk. 14. Bd. 2. Heft.
- BRANDT, K. 1885. Die koloniebildenden Radiolarien (Sphärozoen) des Golfes von Neapel. Fauna und Flora des Golfes von Neapel XIII. Monographie.
- 1902. Beiträge zur Kenntnis der Colliden. Arch. f. Protistenk. 1. Bd.
- 1905. Beiträge zur Kenntnis der Colliden. Arch. f. Protistenk. Bd. 6.
- HAECKER, V. 1907. Über Chromosomen- und Sporenbildung bei Radiolarien. Verh. d. Deutsch. Zool. Ges.
- 1908. Tiefsee-Radiolarien. Wiss. Ergebn. deutschen Tiefsee-Exped. 14 Bd.
- HARTMANN, M. 1908. Eine neue Dysenterieamöbe. Arch. f. Schiffs- und Tropenhyg. Bd. 12. Beiheft 5.
- 1909. Polyenergide Kerne. Biolog. Centralblatt. Bd. 29 im Druck.
- u. PROWAZEK, S. v. 1907. Blepharoplast, Caryosom und Centrosom. Arch. f. Protistenk. Bd. X.
- HERTWIG, R. 1876. Zur Histologie der Radiolarien. Leipzig.
- 1879. Der Organismus der Radiolarien. Jen. Denkschr. Bd. II.
- KARAWAIEW, W. 1895. Beobachtungen über die Struktur und Vermehrung von *Aulacantha scolymantha* HAECK, Zool. Anzeiger. 18. Jahrg.
- MOROFF, TH. 1908. Die bei den Cephalopoden vorkommenden Aggregataarten als Grundlage einer kritischen Studie über die Physiologie des Zellkernes. Archiv f. Protistenk. Bd. 11.
- u. STIASNY, G. 1909. Über den Bau und die Fortpflanzung von *Acanthometra*. Centralbl. f. Physiol. Bd. XXII. Nr. 19.
- SCHRÖDER, O. 1906. Neue Radiolarien (*Cytocladus gracilis* und *Cytocladus major*). Deutsche Südpolar-Exped. IX. Bd.
- SIEDLECKI, M. 1899. Über die geschlechtliche Vermehrung des *Monocystus ascidae*. Extrait du Bull. de l'Acad. de Sc. de Cracovie.

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Sitzungsberichte der Gesellschaft  
Naturforschender Freunde zu Berlin](#)

Jahr/Year: 1909

Band/Volume: [1909](#)

Autor(en)/Author(s): Hartmann Max

Artikel/Article: [Untersuchungen über die Fortpflanzung von  
Radiolarien 228-248](#)