Der Theilungsvorgang bei Euglypha alveolata.

Von

Dr. August Gruber, Docenten der Zoologie in Freiburg im Br.

Mit Tafel XXIII.

Einleitung.

In der vorliegenden Arbeit, deren Resultate ich schon kurz im Zoologischen Anzeiger Nr. 70 veröffentlicht habe, möchte ich eine Reihe von Beobachtungen besprechen, welche bisher ganz unbekannte Gesichtspunkte über Fortpflanzung und Wachsthum der Rhizopoden, speciell einer Thalamophore des süßen Wassers enthalten.

Die Untersuchungen sind gemacht an Euglypha alveolata, welche sich in großer Menge in einem kleinen Glasgefäß auf dem hiesigen zoologischen Institut entwickelt hatte.

Woher der Inhalt des Glases stammt, kann ich nicht mit Bestimmtheit angeben, wahrscheinlich aber aus hiesiger Umgegend.

Ich fand unter den Thieren sehr häufig Exemplare, die mit den Schalenmundungen fest an einander geheftet waren, eine Stellung, die bei den Monothalamien schon sehr häufig beobachtet worden war.

Ich glaubte, wie man gewöhnlich annimmt, hier einen Konjugationsakt vor mir zu sehen und ging nun darauf aus zu untersuchen, ob nicht irgend welche Veränderungen im Weichkörper der Thiere zu konstatiren wären.

Zu meiner Freude sah ich gleich bei einem der ersten Exemplare, die ich bei 350facher Vergrößerung betrachtete, wie der Kern sich in die Länge zog, sich theilte und ein Theilstück in das anliegende Individuum hinüberwanderte, so wie ich dies unten genau beschreiben werde. Nachdem dies geschehen und die Kerne in jedem der beiden Thiere sich neu aufgebaut hatten, trennten diese sich von einander.

Ich blieb lange im Unklaren, ob ich in diesem interessanten Processe eine Konjugation oder eine Vermehrung durch Theilung vor mir habe.

Gegen eine Konjugation sprach der Umstand, dass immer nur eines der Thiere einen Kern hatte, das andere aber keine Spur eines solchen zeigte.

Der Gedanke an eine Theilung dagegen wurde näher gerückt, einmal dadurch, dass ich kleine Exemplare der Euglypha nie finden konnte und die Thiere sich doch offenbar stark vermehrten, ferner durch die Kenntnisnahme einer Beobachtung, welche Leidung gemacht 1, wo er zwei Thiere in oben erwähnter Stellung vorfand, von welchen das eine viel kleiner war, als das andere, aber schon im Lauf einer Stunde die normale Größe erreicht habe. Außerdem beschrieb Leidung in der Sarkode, die auch ich in gleicher Weise gesehen hatte.

Da aber eine so rasche Ausscheidung einer neuen Schale mir unwahrscheinlich schien und ich trotz mehrtägigen Suchens nie zwei Exemplare von ungleichem Umfang zusammen fand, war ich schon wieder geneigt an eine Konjugation zu denken, als ich schließlich doch zu meiner Befriedigung vollständig ins Klare darüber kam, dass es sich hier um einen Theilungsprocess handle, den ich seither in seinen einzelnen Phasen und zwar in ununterbrochener Reihe bis zur Herstellung eines neuen Individuums verfolgen konnte.

Ehe ich zur Beschreibung des Vorganges schreite, erwähne ich, dass ich denselben der Klarheit und Übersicht halber in den Figuren 4 bis 44 halb schematisch dargestellt habe, während alle übrigen Bilder möglichst genau nach der Natur, theilweise mit Hilfe des Zeichenapparates, aufgenommen sind.

Bei kräftig entwickelten und normal gestalteten Exemplaren von Euglypha alveolata sieht man in oder auf der oberflächlichen Schicht des Weichkörpers und zwar an dem Leibesabschnitt, wo der Kern gelegen ist, eine Menge kleiner Körperchen liegen, die durch stärkere Lichtbrechung deutlich sich abheben (Fig. 4).

Es sind dies nichts anderes als die Schalenplättchen, welche schon frühere Beobachter, wie Schulze², Hertwig und Lesser³ u. A. gesehen und beschrieben haben und welche einerseits zur Vermuthung einer Neubildung der Schale durch Häutung geführt haben, andererseits als

¹ Leidy, Fresh water Rhizopods of North America. Report of the U. S. Geol. Survey of the Territories. 4879.

² Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XI.

³ Archiv für mikr. Anatomie. Bd. X. Suppl.

das Material aufgefasst worden waren, welches zum Aufbau einer inneren Cystenhülle dienen sollte. Allerdings haben diese Plättchen die Bestimmung eine neue Schale zu bilden, aber nicht für das Thier, in welchem sie liegen, sondern für ein durch Theilung entstandenes Tochterindividuum.

Die Art und Weise, wie dies geschieht, ist eine höchst überraschende:

Schreitet nämlich die Euglypha zur Theilung, so tritt etwas Protoplasma aus der Mündung aus; gleichzeitig setzen sich die beinahe kreisrunden konvex-konkaven Schalenplättchen (Fig. 30) in Bewegung und rücken eines nach dem andern der inneren Wand der Schale entlang ebenfalls der Mündung zu. Die ersten, welche in das ausgetretene Protoplasmaklümpchen gelangen, fügen sich zwischen die Zacken der Schalenöffnung ein (Fig. 2 und 45); inzwischen ist noch etwas mehr Protoplasma hervorgetreten und dem entsprechend rücken immer neue Schalenplättchen heran (Fig. 3); einzeln oder zu mehreren liegen sie Anfangs regellos in der Sarkode, um sich gleich darauf mit größter Regelmäßigkeit an die ersten anzufügen, respektive sich wie Dachziegel unter sie zu schieben (Fig. 4 und 46).

Nach einer bis anderthalb Stunden sind alle — etwa 80 — Schalenplättchen aus dem Mutterthier ausgewandert und haben ein tannenzapfenartiges Gebilde um die ausgetretene Sarkode geformt (Fig. 6 und 17). Letztere erhält nun immer weiteren Nachschub aus dem Inneren des Mutterthieres, treibt dadurch die sich deckenden Schalenplättchen immer mehr aus einander, bis sie etwa nach dreiviertel Stunden die normale Lage zu einander erreicht haben und eine vollständige neue mit Protoplasma erfüllte Schale entstanden ist, welche der Mündung des Mutterthieres eng anliegt (Fig. 7 und 18). Die Schalenplättchen greifen bald mehr bald weniger über einander, so dass die gemeinschaftlichen Sehnen entweder Vier- oder Sechsecke begrenzen, die desshalb sich deutlich ausprägen, weil die Stellen, wo die Platten sich decken, dunkler erscheinen (Fig. 31 und 32). Die neu entstandene Euglypha gleicht nun in ihrer äußeren Form ganz dem Mutterthier und auch das Protoplasma unterscheidet sich nur dadurch, dass es meistens nicht so viel Körnchen enthält, also durchsichtiger erscheint (Fig. 48). Ein wesentlicher Bestandtheil aber fehlt dem neuen Geschöpfe, nämlich der Kern und dieser rückt merkwürdigerweise erst jetzt als Theilstück des Mutterkerns in das Tochterindividuum ein:

Schon während der Bildung der neuen Schale hat sich am Nucleus eine Veränderung gezeigt, indem feine Körnchen oder gewundene Linien in ihm auftreten [s. u.] (Fig. 7 und 48).

Bald darauf geräth er in Bewegung und geht langsame Formveränderungen ein (Fig. 7) bis er anfängt in der Richtung der Längsachse des Thieres sich zu strecken. Dabei tritt eine deutliche Längsstreifung in ihm hervor, die eine kommende Theilung andeutet (Fig. 8 und 19). Etwa fünf Minuten später werden die Streifen immer deutlicher, d. h. die zwei Systeme von Längslinien, welche von den Polen zum Äquator streichen. Der Nucleus ist schließlich so lang geworden, dass er fast das ganze Thier in der Längsachse durchzieht (Fig. 9 und 20); darauf hin erfolgt nun die Einschnürung in der Mitte und wieder fünf Minuten später hat sich der Nucleus in zwei Theile getheilt (Fig. 10 und 21), von welchen der eine im Mutterthier liegen bleibt, während der andere allmählich in die neu entstandene Euglypha hinüber wandert (Fig. 10, 22 und 23). Etwa eine halbe Stunde nach der Theilung des Kernes liegen seine beiden Theilstücke weit getrennt von einander in den beiden Individuen, haben aber die Streifung verloren und sind so blass geworden, dass sie kaum noch als hellere Stellen hervorschimmern (Fig. 11 und 24). Jetzt beginnt ein merkwürdiges Phänomen, nämlich eine vollständige Mischung der beiden Sarkodeleiher in Folge einer raschen cirkulären Strömung, die einmal in jedem der Thiere kreist, außerdem aber noch einen Lauf an beiden Schalen entlang nimmt, so wie das auf Figur 11 durch Pfeile angegeben ist, während die Figur 25 zeigt, dass die dunklen Körnchen, welche vor der Mischung nur in einem Thier lagen, nachher in beiden gleichmäßig vertheilt sind.

Das Rotiren der Sarkodemassen dauert etwa eine Viertelstunde, wird dann schwächer und schwächer, um endlich ganz aufzuhören. Während dessen sind die Kerne allmählich beiderseits in den Schalengrund gerückt (Fig. 42 und 25) und haben begonnen immer deutlicher hervorzutreten. Aber erst nachdem die Protoplasmaströmung aufgehört hat, zeichnen sie sich wieder scharf von der Umgebung ab und haben etwa eine halbe Stunde später den normalen sogenannten bläschenförmigen Bau angenommen, der schon von früheren Autoren genau beschrieben worden (Fig. 26). Jetzt erst haben wir zwei vollwerthige Individuen vor uns, die zu selbständigem Leben fähig sind.

Das Protoplasma zieht sich von der Schalenwand etwas zurück, wie man dies bei allen normalen Thieren beobachtet (Fig. 26) und es tritt auch bald eine Lockerung in der Vereinigung der beiden Euglyphen ein; an der Verbindungsstelle kommen Pseudopodien hervor (Fig. 43 und 27) und die Trennung des neu entstandenen Thieres von seiner Mutter erfolgt (Fig. 44 und 28). Damit ist dieser merkwürdige Vermehrungsprocess abgeschlossen!

Ich wiederhole die Hauptresultate, um sie den bisher bekannten Thatsachen gegenüber zu stellen: Was zunächst die Bildung der Bestandtheile zum Aufbau einer neuen Schale für den Theilspross betrifft, so habe ich zwar aus eigener Anschauung vor der Hand noch keine Analoga, glaube mich aber doch berechtigt, für alle aus einzelnen Stücken zusammengesetzten Gehäuse eine ähnliche Entstehungsweise anzunehmen (siehe Nachtrag).

Ganz zweifellos scheint mir dies bei Quadrula, wo F. E. Schulze die Schalenplättchen lose oder zu Packeten vereinigt in einem leeren Gehäuse auffand, eben so wie ich das bei ausgestorbenen Euglyphen-Schalen so häufig beobachtete (Fig. 29). Ferner bildet Leidy (a. a. O. Tafel XXXIX, Fig. 25) bei Placocysta offenbar eine Phase aus dem Theilungsprocess ab, und zwar jenen Moment, wo die neue Schale gebildet ist, der Mutterkern sich aber noch nicht getheilt hat. Schließlich ist auch für Arcella, deren Schale ja auch aus Plättchen oder Prismen besteht, von Schneider und von R. Hertwig und E. Lesser 3 ein Theilungsprocess beschrieben worden, der dem hier beschriebenen entsprechen wird (siehe Nachtrag).

Außerdem dürften ganz gewiss alle folgenden Monothalamien ihre Schale einem ähnlichen Entstehungsvorgang verdanken, nämlich Cyphoderia, Sphenoderia, Campascus, Assulina, Placocista, Nebela, Flabellulum, Heleopera, Centropyxis, Cochliopodium u. a. Was die Formen betrifft, welche ihre Schale aus Fremdkörpern aufbauen, also die vielen Difflugia-Arten, so verweise ich auf die Bemerkung, die Bütschli (in Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreichs, p. 433) in Bezug auf die Bildung solcher Schalen macht, es lasse sich dieselbe nur so erklären, »dass das zum Schalenbau verwerthete Fremdmaterial in die protoplasmatische Leibesmasse der Difflugien selbst aufgenommen und nachträglich auf der Oberfläche zur Bildung der Schale angelagert wurde«.

Eben so wird man wohl auch annehmen dürfen, dass das zur Theilung schreitende Thier vorher die Sandkörnchen sammelt und in sich aufnimmt, die ja in der That häufig im Protoplasma gefunden werden, und dass es damit für seinen Theilungsspross eine neue Schale errichtet.

Exemplare in vermeintlicher Conjugationsstellung sind ja schon oft beobachtet worden 4. — Ein Schalenwachsthum ist also bei dieser Art

¹ Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XI.

² Archiv für Anat. und Physiol. 4854.

³ Archiv für mikr. Anatomie. Bd. X. Suppl.

⁴ Ich habe seither öfters ganz ungleich große Difflugienschalen mit ihren Mündungen an einander liegen sehen, offenbar einen Theilungsakt, wie den hier be-

der Fortpflanzung nicht zu berücksichtigen und es sind die Betrachtungen, wie man sich dasselbe zu denken hat, ob etwa nach M. Schultze durch innere Resorption und Anlagerung von außen oder wie sonst, überflüssig geworden. Bei den Polythalamien legt bekanntlich der Protoplasmakörper, wenn ihm die alte Kammer zu eng wird, eine zweite an derselben an und wahrscheinlich geschieht dies auf dieselbe Weise, wie bei der Theilung der Monothalamien.

Eine andere Art der Entstehung müssen wir wohl für die mit dünnen häutigen, nicht aus einzelnen Theilstücken bestehenden Schalen annehmen, wie wir sie z. B. bei Hyalosphenia, Gromia, Platoum, Lecythium, Lieberkühnia u. a. finden und gerade bei letzteren ist die Beobachtung gemacht worden, dass sich bei der Theilung die Schale mitsammt dem Protoplasmaleib halbirt.

Wenn aber wie z. B. bei Mikrogromia das Thier sich innerhalb der Schale theilt und der eine oder beide Sprösslinge nackt ausschlüpfen, oder wenn der Körper in eine Brut von ausschwärmenden Keimen zerfällt, wie das für Arcella angegeben wird 1, so müssen diese Sprösslinge freilich im Stande sein, selbst ihre Schale zu bilden!

Ich möchte hier weiter auf jene Doppelbildungen aufmerksam machen, welche bei monothalamen Rhizopoden sowohl als auch bei polythalamen beobachtet worden sind.

Bütschli widmet ihnen in Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreichs auch einige Aufmerksamkeit und glaubt dieselbe auf eine frühzeitige, unvollständige Theilung zurückführen zu können, welche noch im schalenlosen Zustande stattgefunden habe, während Alcock², scheint es, darin einen Beweis für seine Theorie eines mehrfachen Schalenwechsels sieht, indem er die Doppelbildungen als unvollständige Theilungen während der Häutung auffasst. Auch über diese Frage verschaffte mir eine Beobachtung bei Euglypha vollständige Aufklärung: Ich fand nämlich ein in Theilung begriffenes Thier in dem Stadium, wo die Schale des Theilsprosses eben angelegt ist, und letzterer zeigte sich schon im Entstehen als eines jener Doppelmonstra, wie ich es auf Fig. 33 naturgetreu dargestellt habe, wahrscheinlich erzeugt durch irgend einen störenden Einfluss beim Aufbau des Gehäuses aus den einzelnen Schalenplättchen.

Der Zustand ist also — wie immer angenommen wurde — ein ab-

schriebenen, darstellend. Leider konnte ich den Verlauf des Vorgangs nicht weiter verfolgen.

¹ O. BÜTSCHLI, Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XI.

² On the life history of the Foraminifera. Mem. of the liter. a. philos. soc. of Manchester. Vol. III. 4868.

normer und hier löste sich die Doppelschale nicht einmal ab, sie wurde allmählich durch die Sarkode zu einem einfachen Sacke aufgebläht und zerfiel später. Der Kern des Mutterthieres zeigte die Anlage zur Theilung durch Körnigwerden, blieb aber auf diesem Stadium stehen, so dass ich das Thier nicht weiter verfolgte.

Was die Betheiligung des Kernes bei dem Theilungsakte der Rhizopoden betrifft, so beschränken sich unsere Kenntnisse darüber wohl auf den einzigen von F. E. Schulze 1 beschriebenen Fall bei Amöba polypodia: Hier ging aber wie gewöhnlich die Kerntheilung der des Protoplasmas voraus. Bei Euglypha hingegen sehen wir das Theilstück zu einem vollkommen ausgebildeten neuen Thier heranwachsen, ehe der Mutterkern sich eingeschnürt hat.

Es dürfte dies ein neuer Beweis sein für die Ansicht, die Strass-BURGER in seinem Werke über » Zellbildung und Zelltheilung «2 ausspricht, dass »die Kerntheilung und die Zelltheilung zwei von einander zu trennende Vorgänge sind«. Ich muss mich nach diesen meinen Beobachtungen, die, wie gesagt, am lebenden Thier gemacht und auf ganz zweifellose Bilder sich stützen, entschieden Strassburger anschließen und das » eigentlich Aktive bei den Zellbildungsvorgängen « nicht im Kerne sondern in dem Protoplasma suchen. Bei Euglypha baut das Protoplasma selbständig das neue Thier sammt seiner Schale auf und erst, wenn es damit zu Ende ist, scheint es den Kern zur Theilung anzuregen. Dieser Vorgang steht ja durchaus nicht unvermittelt da, denn einmal sind im Pflanzenreich mehrere Fälle beschrieben worden, wo eine Zelltheilung der Kerntheilung vorangeht. Bei allen vielkernigen Zellen andererseits theilen sich die Kerne unabhängig vom Protoplasma, während bei den einkernigen Thierzellen die Theilung des Kernes der Theilung der Zelle wohl immer vorangeht 3.

Es frägt sich hier, ob man zwischen Sprossung und Theilung einen fundamentalen Unterschied suchen will, oder ob man R. Hertwig ⁴ recht giebt, der beide für identische Vorgänge erklärt. In letzterem Falle hätten wir auch bei den einzelligen Thieren Analoga zu der Fortpflanzungsweise der Euglypha; denn bei der Knospenbildung von Spirochona ⁵ und von Podophrya ⁴ gemmipara hat Hertwig nachgewiesen, dass

¹ Archiv für mikroskopische Anatomie. Bd. XI.

² Dritte Auflage. 1880.

³ ZIEGLER (Unters. über patholog. Bindegewebs- und Gefäßneubildung. Würzburg 1876) beschreibt die Entstehung von Sprossen, in denen Kerne erst nachträglich auftreten.

⁴ Morphologisches Jahrbuch. Bd. I.

⁵ Jenaische Zeitschrift, Bd. XI.

die Derivate des Mutterkerns erst nachträglich in die schon gebildeten Knospen hereinrücken, und bei Podophrya quadripartita ist nach Bürschlider endogen entstandene Schwärmsprössling sogar ganz ausgebildet, ehe er von dem Kerne des Mutterthieres seinen Antheil erhält. Auch diese Fälle beweisen unbestreitbar die Selbständigkeit des Protoplasmas gegenüber dem Kern.

Bei Euglypha sahen wir, dass mit dem Eintreten des Nucleus in das neu entstandene Thier die oben beschriebene Protoplasmaströmung begann, so dass es scheinen möchte, als ob erst in diesem Moment die Sarkode eine Anregung zur Lebensthätigkeit erhalte. Doch bewiesen ist damit nicht, dass diese Anregung wirklich vom Kern ausgehe, denn es bethätigt sich ja die Štrömung zu gleicher Zeit auch im Mutterthier und dieses hat während des ganzen Vorganges nie des Kerns entbehrt.

Schließlich möchte ich nochmals auf die Strukturveränderung des Kerns bei Euglypha während der Theilung aufmerksam machen.

Der einzige Fall einer beobachteten Kerntheilung bei Rhizopoden ist, wie gesagt, der von F. E. Schulze beschriebene und dort ist es nicht gelungen eine Differenzirung im Nucleus wahrzunehmen. Um so interessanter war es mir bei Euglypha schon mit unbedeutender Vergrößerung und am lebenden Thier die bekannten Kernfiguren auf das Deutlichste zu sehen in der Weise wie sie von Bütschli u. A. bei den Infusorienkernen beschrieben worden sind.

Ich konnte sogar immer der Streckung und dem Streifigwerden des Kerns die von Flemming ² beschriebene Knäuelform vorangehen sehen, während ich zuerst die Ansicht Strassburger's bestätigt zu finden glaubte, wonach Anfangs feine Körnchen auftreten und diese sich zu gewundenen Linien vereinigen sollten. Die Punkte, welche man zwischen den verschlungenenen Streifen sieht, erweisen sich, wie ich glaube, als die Querschnitte der letzteren.

Es ist damit wieder ein sicherer Beweis geliefert, dass wir im Nucleus der Rhizopoden eben so wie in dem der übrigen Protozoen einen typischen Zellkern zu erblicken haben.

Freiburg, November 1880.

¹ Jenaische Zeitschrift, Bd. X.

² Beiträge zur Kenntnis d. Zelle und ihrer Lebenserscheinung. II. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XVIII.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXIII,

Fig. 4—14. Halbschematische Darstellung des Theilungsvorganges bei Euglypha alveolata.

Die Figuren 4-7 zeigen den allmählichen Aufbau der neuen Schale aus Schalenplättchen, welche vom Mutterthier erzeugt sind (Fig. 4) und welche nun aus der Schalenöffnung auswandern, um sich dachziegelförmig über das ausgetretene Protoplasma zu legen (Fig. 5).

In den Figuren 7-44 ist die Kerntheilung dargestellt, das Körnigwerden des Kernes, dann die Streifung, die Streckung in die Länge und schließlich der Zerfall in zwei Stücke, von denen eines in die neue Schale wandert, während das andere im Mutterthier bleibt.

In Figur 44 ist der Moment wiedergegeben, wo die beiden Kerne ganz blass geworden und wo die Strömung im Protoplasma vor sich geht. Die Pfeile deuten die Richtung des Stromes an.

In Figur 43 ist das neue Thier ganz fertig und in Fig. 44 lösen sich Mutter und Tochter von einander ab.

Die Figuren 45-28 stellen den gleichen Process noch einmal dar, mit dem Unterschied, dass diese Bilder nach der Natur aufgenommen sind und zwar bei HARTNACK, Ocular 3, Objektiv 7, also circa 350 maliger Vergrößerung.

Fig. 29. Eine leere Euglyphaschale mit den Schalenplättchen, welche für einen Theilspross bestimmt waren.

Fig. 30. Schalenplättchen von der Fläche und von der Seite.

Fig. 34 und 32. Die Lage der Schalenplättchen zu einander, wodurch Sechsoder Vierecke entstehen.

Fig. 33. Die Entstehung einer sogenannten Doppelbildung.

Nachtrag.

Während des Druckes dieser Arbeit ist es mir gelungen auch bei Cyphoderia denselben Theilungsprocess zu verfolgen, worüber ich später noch ausführlicher zu berichten hoffe. Es ist diese Beobachtung desshalb von Interesse, weil Cyphoderia eine ganz ähnliche Schalenstruktur besitzt, wie Arcella. Also wird wohl auch bei letzterer die Theilung eben so vor sich gehen, was um so eher anzunehmen ist, als ja schon eine Phase derselben beobachtet wurde, nämlich die Protoplasmaströmung von einer Schale zur andern.

Januar 1881.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie

Jahr/Year: 1880-1881

Band/Volume: 35

Autor(en)/Author(s): Gruber August

Artikel/Article: Der Theilungsvorgang bei Euglypha alveolata. 431-439