

## Die verschiedenen Cystenbildungen und die Entwicklungsgeschichte der holotrichen Infusoriengattung Colpoda.

Von

**Ludwig Rhumbler,**

Amanuensis am zoologischen Institute der Universität Straßburg.

(Aus dem zoologischen Institut der Universität Straßburg.)

---

Mit Tafel XXXVI und einem Holzschnitt.

---

Im April vorigen Jahres fand ich in Heuaufgüssen, welche im hiesigen zoologischen Institute etwa um die Mitte des März zur Demonstration von Infusorien hergerichtet worden waren, Colpoda cucullus in großer Menge. Viele von diesen zierlichen Infusorien hatten sich in Cysten eingeschlossen, um sich zu theilen. Das interessante Schauspiel, welches diese Thierchen während ihrer Theilung darboten — das gemächliche Rotiren des Einzelthieres im Anfange; die allmähliche Trennung der Theilthiere, welche dann eintritt; das hastige Leben und Treiben endlich, welches sich in der Cyste entspinnt, wenn die Thierchen von einander getrennt sind und nun sich aus der Cyste, die ihnen während der Theilung Schutz geboten hat, zu befreien suchen — alle diese Erscheinungen fesselten mich so, dass ich eine Theilung nach der andern unter meinem Mikroskope verfolgte. Es stießen mir hierbei merkliche Verschiedenheiten in dem Verhalten der einzelnen Individuen auf. — Ich sah Thiere sich in Cysten einschließen, ohne dass eine Theilung erfolgte; ich beobachtete, dass getheilte Thiere die Cyste nicht verließen, sondern sich von Neuem encystirten, dass die pulsirende Vacuole in dem einen Thier nach und nach ihre Kontraktionen einstellte, während sie in einem anderen Thier, das sich genau unter denselben Lebensbedingungen befand, in ungehemmtem Tempo fortschlug; ich sah das eine Thier dicht mit Nahrungsbällen erfüllt, während ein anderes ein regelmäßig körniges Äußere zeigte. Dies Alles reizte mich zur genaueren Untersuchung, so dass ich der Auf-

forderung meines hochverehrten Lehrers, des Herrn Professor Dr. GOETTE, gern nachkam, die Cystenbildung unserer Infusorien zum Gegenstande einer eingehenden Arbeit zu machen. In Folge dessen wurde von Ende April bis in den Oktober hinein eine Reihe von Versuchen und Beobachtungen gemacht, welche sachgemäß mitzutheilen die Aufgabe dieser Abhandlung sein soll. \_\_\_\_\_

Meine Untersuchungen beschäftigen sich hauptsächlich mit *Colpoda cucullus*, doch kam auch die nächstverwandte *Colpoda Steinii*, welche ich zu verschiedenen Zeiten meist in Gesellschaft von *Colpoda cucullus* antraf, zu eingehender Beobachtung. Es zeigte sich in der Folge, dass diese beiden Species in Allem, was mit der Cystenbildung zusammenhängt, genau dieselben Erscheinungen bieten, so dass Alles, was fürderhin von *Colpoda cucullus* mitgetheilt werden wird, ohne Weiteres auch für die andere Species, höchst wahrscheinlich aber für die ganze Gattung *Colpoda* gilt.

Bevor ich mit der Schilderung meiner Beobachtungen beginne, will ich die Untersuchungsmethode angeben, welche mich zu den nachstehenden Resultaten kommen ließ und in ähnlichen Fällen vielleicht auch Anderen sich brauchbar erweisen dürfte.

### I. Untersuchungsmethode.

Es war für die verhältnismäßig rasche Förderung dieser Arbeit von nicht zu unterschätzendem Vortheil, dass mir vom hiesigen zoologischen Institute fünf Mikroskope zur Verfügung gestellt wurden, welche ich während genannter Zeitdauer ohne Unterbrechung benutzen konnte. — In Folge dessen gelang es viel schneller und sicherer die Metamorphosen an den lebenden Thieren, womit ich es fast ausschließlich zu thun hatte, in ihrem ganzen Verlauf zu verfolgen. Denn, wenn von den gleichen Objekten in den fünf Instrumenten eins oder das andere vergeblich auf eine Veränderung warten ließ, so stellte sich dieselbe oft in kurzer Zeit an einem der übrigen eingestellten Objekten ein. Ich konnte dann an diesem Mikroskope einstweilen beobachten und abwarten, ob nicht später auch in den anderen Mikroskopen gleiche Vorgänge eintraten. Geschah dies nicht, so konnten die Präparate im Laufe der Stunden oder des Tages so lange durch andere ersetzt werden, bis alle Objektische mit den interessirenden Stadien belegt waren.

So war ich einmal immer mit Beobachtungsobjekten versehen, auf der anderen Seite aber hatte ich, sobald mehrere Mikroskope versorgt waren, eine unmittelbare, nicht zu unterschätzende Kontrolle.

Was ich eben in dem einen Mikroskope beobachtet hatte, konnte ich unter Umständen kurz darauf in einem anderen prüfen, wenn das in diesem Instrument fixirte Thier das fragliche Stadium noch zurückzulegen hatte.

In der Regel beobachtete ich mit einem großen Instrument von ZEISS und einem solchen von HARTNACK, drei GUNDLACH'sche bezüglich SEIBERT'sche Mikroskope dienten mir wesentlich zu Kontrolluntersuchungen.

Von Immersionssystemen kamen zur Anwendung ZEISS: Wasserimmersion J und K; homog. Immers. 4/18; HARTNACK: Wasserimmersion Nr. 9 und 11; SEIBERT: Immers. VII.

Mit dem Gebrauche der feuchten Kammern, deren ich mich Anfangs zur Erhaltung meiner Thierchen bediente, konnte ich mich auf die Dauer wegen ihrer mannigfachen Nachtheile nicht befreunden; ich wandte deshalb eine andere Methode an, welche sich für meine Zwecke äußerst vortheilhaft erwies.

Ich befestigte an den Stativen meiner Mikroskope mittelgroße Reagensgläschen in der Art, dass ich in dem Gebrauche des Mikroskops in keiner Weise behindert wurde (vgl. Abbildung im Texte R). In diese Reagensgläschen füllte ich Wasser und leitete dieses mittels äußerst feiner, heberartig gebogenen Capillarröhrchen<sup>1</sup> zu den Objektträgern hinab, auf welchen sich meine Colpoden befanden (C, C<sub>1</sub>, C<sub>2</sub>).

<sup>1</sup> Zur Herstellung der Capillarröhrchen bediente ich mich einer schmalen Glasröhre mit möglichst dicken Wänden. Sie wurde an einer Stelle durch eine Gasflamme so lange erhitzt, bis sie beinahe am Abschmelzen war und dann mit einem schnellen aber stetigem Zuge so weit als möglich ausgezogen. Mit einem geringen Druck des Fingernagels theilte ich die nunmehr etwa rosshaardünne, ausgezogene Röhre in einzelne Stücke von der Länge, dass sie dem Abstände des oberen Reagensgläschenrandes von dem Objektträger + der Tiefe des Reagensgläschens entsprachen. — Hierauf wurden diese Theilstücke auf die Art heberartig gebogen, dass ich mit der einen Hand die Capillarröhre in horizontaler Lage hielt, während ich mit der anderen ein glimmendes Streichhölzchen an die Stelle der Röhre brachte, wo die Umbiegung stattfinden sollte. In einem Augenblick war das Röhrchen an dieser Stelle zum Glühen gebracht und eben so schnell senkte sich das nicht gehaltene freie Ende desselben, dem Zuge der Schwerkraft folgend, nach unten.

Auf die nämliche Weise bog ich hierauf den nach unten gesunkenen Theil der Röhre noch einmal, und erhielt so einen Capillarheber mit zwei parallel laufenden Schenkeln (C und C<sub>1</sub>), die oben durch eine horizontale Brücke verbunden waren. Die Herstellung solcher Capillarheber kann nach wenigen Versuchen Jedem so geläufig werden, dass keine Herrichtung mehr fehl geht. Natürlich ist beim Biegen darauf zu achten, dass man mit dem glimmenden Schwefelhölzchen nicht zu nahe kommt, weil der Kanal des Röhrchens sonst leicht während der Biegung zuschmilzt.

Die Capillarheber wurden mit ihrem einen Schenkel in das, am Stativ befestigte Reagensgläschen (*R*) gebracht, der andere Schenkel aber wurde dem Rande des Deckgläschens dicht angelegt. Das Wasser stieg nun von der Capillarität gehoben, ohne dass der Heber angezogen werden musste, in dem einen Schenkel (*C*,) in die Höhe, durchfloss langsam die obere Brücke (*C*) und fiel dann im anderen Schenkel (*C*,) zum Objektträger (*O*) herab, den er auf solche Weise mit Wasser versorgte. Die Röhren können so dünn ausgezogen werden, dass nicht mehr Wasser dem Objektträger zufließt, als er unter seinem Deckglas zu halten vermag, und nur das Wasser ersetzt wird, welches am Deckglasrande unaufhörlich verdunstet.

Wenn einmal trotzdem eine größere Menge Wasser zugeleitet wurde, so legte ich auf die andere Seite des Deckgläschens, also der Capillarröhre gegenüber, so viel kleine Fließpapierstückchen, bis das überschüssige Wasser durch sie zum Verdunsten gebracht wurde. Die Fließpapierstückchen wurden immer nass angelegt, weil sie sonst bei ihrer Annäherung an das Deckgläschen den ganzen, unter demselben geborgenen Inhalt an sich gerissen hätten. Eine größere Menge von Wasser als diejenige, welche am Deckglasrande und auf dem beigelegten Filtrirpapier zu verdunsten im Stande ist, wird nie zugeführt werden, wenn die Röhren dünn genug ausgezogen sind<sup>1</sup>.

Es ist klar, dass die Reagensgläschen nicht mit gewöhnlichem Brunnenwasser gefüllt werden durften, wenn so empfindliche Thierchen, wie unsere Infusorien, ungestört unter dem Mikroskope fortexistiren sollten. Die Colpoden leben in solchem Wasser, welches faulendes Heu enthält, in ungeheurer Menge, während sie in anderem, stehenden Wasser nur sehr vereinzelt auftreten. Dies bestimmte mich, ihnen eine Flüssigkeit aus Heuaufgüssen zuzuführen, welche jedoch, um die Genauigkeit der Untersuchung zu sichern, von allen lebenden Wesen und sonstigem störendem Inhalt befreit werden musste. Dies wurde einfach durch Abkochen des Aufgusswassers erreicht.

Ich hatte immer acht bis zehn große Cylindergläser mit Heuaufgüssen in Bereitschaft. Sie lieferten mir mein Beobachtungsmaterial.

<sup>1</sup> Meine Capillarheber waren meist so dünn, dass sie ein ungefähr fingerlanges Reagensgläschen von mäßigem Durchmesser erst in fünf bis sechs Tagen, die Nächte mit eingerechnet, zu leeren vermochten, während sie doch fortwährend ununterbrochen flossen. Dies langsame Ausfließen des Wassers aus der Capillarröhre macht es auch allein möglich, dass durch das zugeleitete Wasser die Objekte nicht weggeschwemmt werden. Die unter dem Deckglas hinziehende Strömung ist so gering, dass sie meist selbst unter dem Mikroskop nicht wahrgenommen werden kann.

Den Inhalt eines solchen Gefäßes, welches besonders viele Colpoden enthielt, also ihren Lebensbedingungen am meisten zu entsprechen schien, opferte ich dann, wenn ich Wasser für meine Mikroskope gebrauchte. Ich filtrirte das Infusionswasser in eine Kochflasche, bezeichnete mir die Stelle, bis zu welcher das Wasser in der Kochflasche stand, mit einem farbigen Striche, und kochte das Ganze anderthalb bis zwei Stunden lang. Was in dieser Zeit vom Flascheninhalte verdampft war — es war dies an dem farbigen Striche erkennbar — wurde durch, vorher ebenfalls frisch abgekochtes, destillirtes Wasser ersetzt. Dann wurde die Flüssigkeit, wenn möglich noch in kochendem Zustande, durch ein vierfaches Filter in eine Spritzflasche eingefüllt. Sie lief schnell durch die Filter, weil sie gröbere Substanzen nach der ersten Filtration nicht mehr enthielt. War dies geschehen und der Kautschukpfropfen mit den beiden Röhren auf die Spritzflasche aufgesetzt, so wurden die letzteren, um das Eindringen von störenden Keimen aus der umgebenden Luft zu hindern, während der Erkaltung der Flüssigkeit durch Wattepfropfen geschützt.

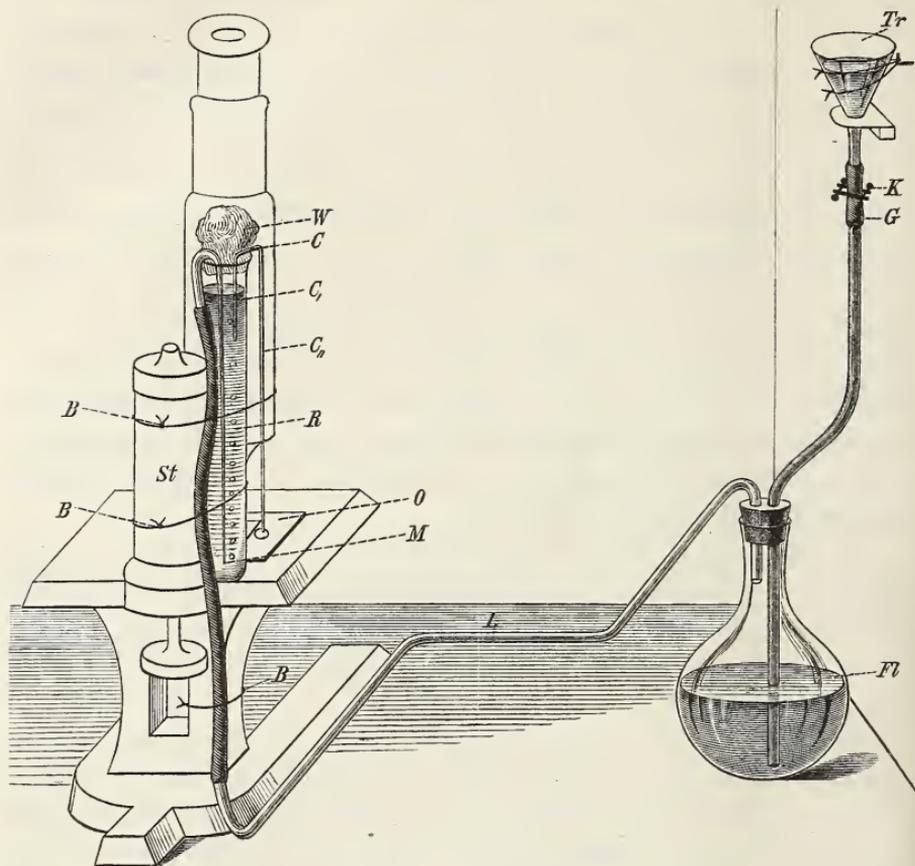
Die auf diese Weise zubereitete und konservirte Flüssigkeit, welche nunmehr nach Bedarf in die Reagensgläschen eingefüllt wurde, hatte ein klares gelbliches Aussehen (ungefähr hellem Rheinwein ähnlich), und war, wie der Erfolg bewies, ein vollkommen geeignetes Medium für meine Infusorien.

Doch zeigte sich in der Folge, dass sich die Thierchen meistens nach dem Rande des Deckgläschens hinzogen, ein Umstand, welcher mir sehr ungelegen kam, sobald ich mit Immersionssystemen zu arbeiten gezwungen war. Augenscheinlich fehlte es den Thierchen an Luft. Ich half desshalb diesem Übelstande dadurch ab, dass ich durch die Reagensgläschen, welche die Nährflüssigkeit enthielten, Luft leitete.

An der einen Nischenseite des Fensters, an welchem meine Mikroskope aufgestellt waren, brachte ich in der Höhe von etwa einem halben Meter einen Glastrichter (*Tr*) an. In diesen Glastrichter füllte ich Wasser und leitete dieses vermittels einer Glasröhre (*Gl*) durch einen luftdicht schließenden Kautschukpfropfen hindurch zu dem Boden einer größeren Kochflasche (*Fl*). In den Kautschukpfropfen derselben Flasche war an ihrem oberen Halse eine zweite Glasröhre (*L*) eingelassen, welche zu dem, am Mikroskop befestigten Reagensgläschen lief und in ihm mit einer äußerst feinen Spitze (*M*) endete.

Das aus dem Trichter in die Kochflasche herabsinkende Wasser drückte nun die Luft, welche sich in der Kochflasche befand, durch die Glasröhre (*L*) hindurch zur feinen Spitze (*M*), wo sie dann in kleinen perlenden Bläschen, das Nährwasser durchsetzend, im Reagensgläschen

aufstieg. Eine Klemmschraube, welche unterhalb des Trichters an der Gummischlauchverbindung (*G*) eingesetzt war, gestattete mir den



Wasserdruck und den davon abhängigen Luftdurchgang durch das Nährwasser in beliebiger Weise zu reguliren<sup>1</sup>.

<sup>1</sup> Die Spitze (*M*), welche in das Reagensgläschen (*R*) einführt, war auf dieselbe Weise ausgezogen und gebogen worden wie die Capillarheber. Der Trichter war mäßig groß — er fasste vielleicht einen viertel Liter Wasser —, und doch erreichte ich durch den Gebrauch der Klemmschraube (*K*) und durch die Feinheit der Endspitze, dass dieses viertel Liter Wasser erst nach 24 Stunden oder noch später aus dem Trichter in die Flasche herabgelaufen war und die Luft der Kochflasche durch das Nährwasser hindurch gedrängt hatte.

War die Flasche (*Fl*) vollgelaufen, so wurde der Kautschukpfropfen von derselben abgenommen, die Klemmschraube geschlossen, und das Wasser aus der Flasche wieder in den Trichter gefüllt. Wenn alsdann der Kautschukpfropfen wieder aufgesetzt und die Klemmschraube wieder geöffnet wurde, so funktionirte mein Apparat von Neuem wie vorher.

Auf diese Art trug ich der Nährflüssigkeit so viel Luft zu, dass diese oft in Gestalt äußerst kleiner, punktförmiger Luftbläschen unter dem Mikroskope zu erkennen war. Die Colpoden lebten fortan unter den Mikroskopen eben so munter und ungestört, wie unter den normalen natürlichen Bedingungen.

Da die Luftleitung aber immerhin viel Platz beanspruchte, so konnte ich leider nur ein Mikroskop — ich wählte hierzu das große ZEISS'sche Instrument — mit einer solchen versehen. Das Nährwasser der Kontrollmikroskope suchte ich dann dadurch lufthaltig zu machen, dass ich mit Hilfe einer leeren Spritze, deren Ende ebenfalls mit einer feinen Spitze versehen war, Luft durch dasselbe trieb; doch war dies nur ein Nothbehelf, dessen Nachtheil bei den kürzeren Kontrollbeobachtungen dieser Mikroskope nicht sehr schwer ins Gewicht fiel.

## II. Über die körnigen Einlagerungen im Entoplasma der Colpoden und über den Stoffwechsel der Infusorien.

Die Colpoden gehören in Folge ihrer Häufigkeit und ihrer charakteristischen Gestalt zu den bekanntesten Erscheinungen der mikroskopischen Thierwelt, so dass ich eine erneute Beschreibung derselben füglich übergehen kann<sup>1</sup>, dagegen ist es für das Verständnis der später zu erörternden Cystenbildungen nothwendig, gewisse Beobachtungen über die Physiologie unserer Infusorien voranzuschicken.

Im Entoplasma unserer Infusorien findet sich eine große Zahl von dunklen Körperchen eingelagert, welche einen dunkleren, central gelegenen Theil und eine hellere, peripherische Schicht erkennen lassen. Sie sind von wechselnder Größe und erscheinen da am dichtesten gehäuft, wo die Nahrungsballen zu liegen pflegen, — also im hinteren Körperende der Thiere, das durch sie oft ganz dunkel erscheint. Im vorderen Körpertheile finden sie sich nur sehr vereinzelt und scheinen hier immer kleiner zu sein als jene im hinteren Körperabschnitte.

Ich habe nun Gelegenheit gehabt über die Natur dieser Körperchen, welche allen Infusorien, sogar allen Monoplastiden gemeinsam zu sein scheinen, etwas Genaueres zu erfahren.

Am 26. August hatte ich Colpoden, welche in einem Uhrschildchen

<sup>1</sup> Genauere Auskunft über die Formverhältnisse der Colpoden findet man in: E. MAUPAS, »Contribution à l'étude morphologique et anatomique des Infusoires ciliés.« Archives de zoologie expérimentale et générale. Deuxième série. Tome premier. 1883. — Dr. FRIEDRICH BLOCHMANN, »Die mikroskopische Thierwelt des Süßwassers.« II. Theil von: »Die mikroskopische Pflanzen- und Thierwelt des Süßwassers.« Bearbeitet von Prof. Dr. O. KIRCHNER und Dr. F. BLOCHMANN, bevorwortet von Prof. Dr. O. BÜTSCHLI. Braunschweig 1886.

isolirt worden waren, mit Karmin gefüttert, um zu ermitteln, ob nicht etwa aufgenommene Karminstückchen bei der Theilung von den Theilthieren mit übernommen würden. Der Versuch misslang damals — später ist er mir mehrfach gelungen — indem die Thiere das Karmin vor der Bildung der Theilungscyste ausstießen. Dagegen fand ich am 29. August in einem von jenen Thieren, welche eben die aufgenommenen Karminballen wieder ausgestoßen hatten, die erwähnten hellen Höfe der dunklen Körperchen blassroth gefärbt. Diese Färbung musste augenscheinlich von dem aufgenommenen und wieder ausgeworfenen Karmin herrühren. Sie erschien trotz ihrer Blässe doch so deutlich, dass sie mit den hellrothen Kontouren, welche auch sonst hin und wieder Stoffe verschiedener Dichtigkeit im Infusorienkörper umgrenzen, keinen Augenblick zu verwechseln war; auch habe ich später durch Indigofütterung dieselben Körperchen mit grünlich blauen Höfen umrandet gesehen. Sonst hatte das Karmin keine Nachwirkung im Thierkörper hinterlassen, indem weder der Kern noch irgend ein anderer Theil der helleren Leibessubstanz sich auch nur im geringsten in ihrem gewöhnlichen Aussehen geändert hatten. Es interessirte mich natürlich zu wissen, wie lange diese Färbung andauern und was aus ihr werden würde. Ich verfolgte das Thier deshalb unter dem Mikroskope. Es war offenbar durch den Luftmangel unter dem Deckglase, mit welchem ich es der genaueren Beobachtung wegen bedeckt hatte, sehr angegriffen und äußerst träge, so dass es nicht allzu schwer selbst bei der starken Vergrößerung (HARTNACK Oc. 4 Obj. 8) in dem Gesichtsfelde zu halten war. Ich bemerkte nun, wie die in Frage stehenden, blassrothen Höfe allmählich heller wurden; zugleich aber hatte die Flüssigkeit der pulsirenden Vacuole einen ähnlichen rothen Schein angenommen. Diese Thatsache war nicht schwer zu konstatiren. Die Menge der Flüssigkeit, welche sich in der pulsirenden Vacuole ansammelte, war viel bedeutender als diejenige, welche ein einzelner Hof der fraglichen Körperchen enthielt, und deshalb war hier die Färbung noch unverkennbarer, als bei den kleinen Körnchen, wo ich sie zuerst wahrgenommen hatte.

Ich glaube aber aus dieser Beobachtung folgenden Schluss ziehen zu müssen: da sich die blassrothe Färbung einzig und allein an den dunklen Körperchen vorfand und sonst auch nicht der geringste Schein einer solchen Färbung im ganzen übrigen Infusorienkörper nachweisbar war, so musste die Färbung der pulsirenden Vacuole nothwendig von den peripherischen Schichten der dunklen Körperchen herrühren, oder mit andern Worten, die dunklen Körperchen hatten zur Füllung der pulsirenden Vacuole Flüssigkeit von ihren Höfen geliefert.

Trotzdem ich mich zu dieser Annahme gezwungen sah, bemerkte ich aber keineswegs, wie man denken sollte, eine Abnahme der hellen Höfe. Es musste also hier die Flüssigkeitsmenge, welche durch die pulsirende Vacuole nach außen getragen wurde, immer wieder durch neue ersetzt werden. Eine Bestätigung dieser Vermuthung fand ich in dem Verhalten der Körnchen und ihrer Höfe während der verschiedenen Cystenbildungen; hier wurde mir auch klar, woher die Ersatzflüssigkeit der hellen Höfe stamme.

Schlossen sich nämlich mit Karmin gefütterte Colpoden in eine Cystenhülle ein, welche nicht vollständig geschlossen war, sondern eine Kommunikation mit dem äußeren Medium gestattete (vgl. Abschnitt III), so verhielten sich die peripherischen Zonen der in Frage stehenden Körperchen genau wie bei den freilebenden Thieren, d. h. ihre Färbung verschwand allmählich durch die Thätigkeit der pulsirenden Vacuole; trotzdem behielten sie aber ihre Ausdehnung bei. Wenn dagegen die Cystenwand eine Kommunikation mit dem äußeren Wasser nicht zuließ (vgl. Abschnitt VI), so nahm zugleich mit der Färbung der peripherischen Schichten auch das Volumen derselben zusehends ab. Es hängt also von dem Zutritt des äußeren Wassers ab, ob die helleren Außenzonen der Körperchen durch das Pulsiren der Vacuole an Umfang abnehmen oder nicht. Der Ersatz für die Flüssigkeit, welche die pulsirende Vacuole fortgesetzt den Körperchen entzieht, scheint diesen demnach von dem äußeren Wasser geliefert zu werden, die Körperchen würden also von außen in den Infusorienkörper eindringendes Wasser aufnehmen und dieses dann wieder zum Auswurfe an die Vacuole übergeben. Es dürfte fernerhin kaum zu bezweifeln sein, dass die röthliche Färbung, welche die helleren Außenschichten der Körperchen nach unsrer ersten Beobachtung von dem Karmin angenommen hatten, keine zufällige war; und dass die im Entoplasma gelegenen Körperchen auch anderen Substanzen, wie z. B. den als Nahrung aufgenommenen Bakterien, bestimmte Stoffe entziehen. Einmal tritt jene Färbung der Höfe bei jeder Karminfütterung ein, ferner aber kommen die Körperchen immer da im Entoplasma am zahlreichsten vor, wo die meiste Nahrung aufgespeichert wird. Wir hätten also neben dem Aufsaugen und Abgeben von Wasser eine in Bezug auf die Nahrungsballen stattfindende Stoffentziehung als Aufgabe der Körperchen erschlossen.

Ich glaube diesen doppelten Vorgang für den Assimilationsakt der Infusorien halten zu dürfen, und zwar scheint in ihm die Verdauung und die Athmung in einem Process vereinigt zu sein.

Man darf ohne Weiteres annehmen, dass das von außen in den

Infusorienkörper eintretende und durch die Vacuole wieder ausgestoßene Wasser bei seinem Durchtritte durch die Höfe der Körperchen Sauerstoff an diese abgiebt. Bringt man nämlich unsre Thierchen in luftarmes Wasser, wo ihnen der Sauerstoff fehlt, so stoßen sie alsbald ihre Nahrungsballen kurz nach einander aus, und umschließen sich mit einer allseits geschlossenen Cyste, die sie vom äußeren Wasser abschließt (vgl. Abschnitt IV). In dieser Cyste stellen die Höfe der dunklen Körperchen ihre Assimilation ein; es ist dies schon äußerlich am Stillstande der Vacuole zu erkennen; außerdem aber zeigen sie dann auch jene Umänderungen nicht, welche sie, wie wir gleich sehen werden, in den freilebenden Thieren erleiden.

Ich werde hinfort die Körperchen inklusive ihrer Höfe »Assimilationskörperchen« nennen; die hellen Höfe werde ich »Assimilationszonen«, die dunklen Körperchen exklusive ihrer Höfe aber als »Einschlüsse der Assimilationskörperchen« bezeichnen. Was wir über die Natur der Assimilationskörperchen feststellen konnten, galt allein für ihre helleren Höfe, so dass ich den Ausdruck »Assimilationszone« nicht des Weiteren zu rechtfertigen brauche. Warum ich den dunkleren, central gelegenen Bestandtheil der Assimilationskörperchen Einschluss genannt, wird aus dem Nachstehenden klar werden.

Im Laufe meiner weiteren Beobachtungen über die Assimilationskörperchen der Colpoden wurde ich eine neue Erscheinung gewahr: es verschwanden nämlich nach Verlauf einer gewissen Zeit die Assimilationszonen. Sie werden von dem Entoplasma des Infusorienkörpers gleichsam aufgelöst, wie ich mich manchmal überzeugen konnte, wenn die verschwindende Assimilationszone noch nicht durch das Athemwasser völlig entfärbt worden war, das Entoplasma ließ dann an jenen Stellen eine leichte blassrothe Färbung erkennen. Die Einschlüsse der Assimilationskörperchen zerfallen dann in kleine Krümel, welche von der pulsirenden Vacuole nach außen geschleudert werden.

Es fanden sich in meinen Colpoden fast immer solche in Zerfall begriffene Einschlüsse, so dass ich glauben muss, dass hier ein Process vorliegt, der im lebenden Infusorienorganismus andauernd vor sich geht.

Ehe ich auf die Natur und chemische Beschaffenheit der dunkleren Einschlüsse, welche sich in den Assimilationskörperchen finden, näher eingehe, will ich einen kurzen, keine Vollständigkeit beanspruchenden Bericht über die bisherige Kenntnis der Assimilationskörperchen vorausschicken.

Die Assimilationskörperchen sind schon vor langer Zeit beobachtet

worden, STEIN hat sie Anfangs für Fettkörperchen gehalten, später aber der Vermuthung Raum gegeben, sie möchten Harnkörperchen vorstellen, welche von Zeit zu Zeit nach außen mit den Fäces entleert würden<sup>1</sup>.

Dass die fraglichen Körperchen nicht aus Fett bestehen, hat 1855 AUERBACH schon nachgewiesen<sup>2</sup>. WRZEŚNIOWSKI vermuthet ebenfalls in ihnen Harnkonkremente<sup>3</sup>, BÜTSCHLI endlich äußert sich über dieselben in seinem Protozoenwerke<sup>4</sup> folgendermaßen: »Ihre Färbung ist gewöhnlich etwas dunkel, mit einem Stich ins Gelblichbraune oder Olivenfarbige. Meist bieten sie ziemlich wechselnde, unregelmäßige Formen dar, doch ist für ihre Bedeutung noch besonders charakteristisch, dass sie gar nicht selten auch in krystallinischer Gestaltung auftreten können, und zwar scheinen sie rhombisch zu krystallisiren, vorzugsweise in Pyramiden oder Kombinationen, in welchen eine Pyramide vorherrscht. — Ihre Unlöslichkeit in Alkohol und Äther, sowie verdünnten Mineralsäuren, ihre Löslichkeit dagegen in concentrirten Säuren und Alkalien schließt ihre Fettnatur aus; AUERBACH vergleicht sie den Dotterplättchen des Fischeies, ich halte es hingegen, wie ich dies auch schon früher ausgesprochen habe<sup>5</sup>, für das Wahrscheinlichste, dass wir es hier mit einem Endprodukt des Stoffwechsels zu thun haben. Da die chemische Natur dieser bei den Protozoen überhaupt sehr verbreiteten Körperchen mit Sicherheit noch nicht festgestellt worden ist, so bleibt es bis jetzt nur Vermuthung, in ihnen, wie ich gethan, ein oxalsaures oder, wie ENTZ will, ein harnsaurer Salz anzunehmen. Ihre bei Infusorien häufig sehr eigenthümliche, büschelig krystallinische Beschaffenheit hat mich hauptsächlich im Hinblick auf ähnliche Krystallbildungen oxalsaurer Salze zu der ausgesprochenen Vermuthung veranlasst. Die große Verbreitung dieser von mir mit dem Namen Sekretkörnchen (wohl besser Exkretkörnchen) belegten Einschlüsse bei den Protozoen überhaupt lässt auch wohl mit Recht vermuthen, dass sie bei den marinen Rhizopoden eben so häufig sein werden, wie bei den Süßwasserformen.«

Ich kann nun diese Vermuthungen über den chemischen Bestand der Einschlüsse, welche sich in dem Assimilationskörperchen finden,

<sup>1</sup> FRIEDRICH STEIN, Der Organismus der Infusionsthier, nach eigenen Forschungen in systematischer Reihenfolge bearbeitet. I. Abth. p. 68. Leipzig 1859.

<sup>2</sup> »Über die Einzelligkeit der Amöben«, von LEOPOLD AUERBACH. Diese Zeitschr. Bd. VII.

<sup>3</sup> AUG. WRZEŚNIOWSKI, »Beobachtungen über Infusorien der Umgebung von Warschau.« Diese Zeitschr. Bd. XX. p. 493.

<sup>4</sup> H. G. BRONN'S »Klassen und Ordnungen des Thierreichs.« I. Bd. Protozoa. Neu bearbeitet von O. BÜTSCHLI. p. 104.

<sup>5</sup> Diese Zeitschr. Bd. XXX.

dahin ergänzen und bin durch chemische Reaktionen zur Gewissheit gekommen, dass die fraglichen Einschlüsse aus Harnsäure bestehen. Ich setzte einem Objektträger mit großen Stylonichien — sie waren ihrer Größe wegen zu dem Versuche geeigneter als Colpoda, enthalten außerdem auch eine größere Menge von Assimilationskörperchen — Salpetersäure zu und erhitze nun den Objektträger so lange, bis alle Säure verdampft war. Die Thiere waren dann dem Objektträger aufgetrocknet und hatten durch die Einwirkung der Salpetersäure eine hellgelbe Färbung angenommen. Bei starker Vergrößerung (HARTNACK, Immers. XI) sah man jedoch die Einschlüsse der Assimilationskörperchen in einem deutlichen Gelbroth sich von ihren hellgelb gefärbten Höfen und den übrigen ebenfalls hellgelb erscheinenden Körpertheilen des Infusors klar abheben. Setzte ich nun eine ziemliche Menge von Kalilauge dem Objektträger zu, so lösten sich alle hellgelben Bestandtheile des Thieres, also auch die Höfe der Assimilationskörperchen, bald auf. Die gelbroth gefärbten Einschlüsse der Assimilationskörperchen aber hatten sich eklatant blau gefärbt und blieben allein ungelöst zurück. Wenn ich den mit Salpetersäure eingedampften Thieren an Stelle der Kalilauge Ammoniak zusetzte, so färbten sich die Körperchen roth — doch gelang mir diese Reaktion weniger gut, weil sich die Verwandlung des Gelbroths in Roth unsicherer beobachten lässt, als die Umwandlung des Gelbroth in Blau.

Beide Reaktionen<sup>1</sup> dokumentirten aber die Einschlüsse der Assimilationskörperchen als Harnsäure<sup>2</sup>.

Die Höfe der Assimilationskörperchen verhielten sich, wie wir gesehen haben, bei diesen Reaktionen genau wie die übrige Körpermasse des Thieres; ich möchte desshalb annehmen, dass sie auch aus demselben Stoffe wie diese bestehen. Und zwar glaube ich, dass die Höfe der Assimilationskörperchen jüngerer Protoplasma enthalten; ich stütze mich in dieser Beziehung auf Beobachtungen von verschiedenen Forschern und auf eigene Erfahrung. COHN hat an *Chlamydococcus obtusus* folgende Beobachtung gemacht: »Brachte er eine Anzahl dieser Thiere in einen Tropfen Karminlösung unter die feuchte Kammer und ließ er sie dort einige Tage, so hatten die dunklen Körperchen, welche

<sup>1</sup> Vgl. L. HERMANN, »Grundriss der Physiologie des Menschen.« p. 28. Berlin 1874.

<sup>2</sup> *Stylonichia* lebt vom Raube anderer Infusorien. Die Colpoden nähren sich ausschließlich von Bakterien. Man könnte desshalb eine Verschiedenheit der Einschlüsse ihrer Assimilationskörperchen vermuthen, doch verhalten sich beiderlei Einschlüsse gegen alle anderen Reaktionen und Färbemittel so entsprechend, dass eine solche Annahme nicht viel Wahrscheinlichkeit hat. — Die Ausschlaggebende Reaktion konnte leider nur an *Stylonichia* vorgenommen werden.

sich im mittleren Körperraum von Chlamydococcus finden und unseren Assimilationskörperchen äquivalent sind, eine lebhafte rothe Färbung angenommen. Die neugebildeten Theilwände hatten sich ebenfalls schön roth gefärbt und waren mit mehreren rothen Körnchen erfüllt; die konvexen, nach außen gekehrten Rückenflächen dagegen hatten ihre gewöhnliche Farbe, welche grün ist, nicht geändert<sup>1</sup>.

Genau dieselbe Beobachtung habe ich an Colpoda cucullus gemacht (vgl. p. 569), ich werde sie bei Besprechung der Theilungsvorgänge genauer mittheilen. Es haben sich also bei den Untersuchungen von COHN und, wie wir später sehen werden, bei den Karminfütterungsversuchen, welche ich mit Colpoda cucullus anstellte, die Assimilationskörperchen in Bezug auf die Annahme von Karmin genau so verhalten, wie das Protoplasma der neugebildeten Theilwände. Ich gehe aber weiter und bin nach Beobachtungen von STEIN und eigener Erfahrung der festen Überzeugung, dass das Protoplasma der Theilwände von den Protoplasmahöfen der Assimilationskörperchen stammt.

STEIN<sup>2</sup> hat im Entoplasma von sich theilenden Stylo-nichien die körnigen Ablagerungen unserer Assimilationskörperchen überall da schwinden sehen, »wo die ersten Anfänge zu neuen Wimpersystemen hervorwachsen«; nach meiner Anschauung haben sich eben da die Assimilationskörperchen aufgelöst. Ich kann zu dieser Beobachtung STEIN's hinzufügen, dass ich manchmal die Harnsäure in feinen Krümeln aus den Gegenden, wo die Cilienneubildung im sich theilenden Stylo-nichiakörper stattfand, habe austreten sehen; sie wurden dann von der Vacuole nach außen geworfen.

Es scheint also, dass überall da, wo Neubildungen im Infusorienkörper geschaffen werden, die Assimilationskörperchen den Baustoff liefern müssen.

Wenn ich jetzt noch einmal zusammenfassen darf, was ich in Bezug auf die im Entoplasma der Infusorien und wohl der Monoplastiden überhaupt verbreiteten Körperchen ermittelt zu haben glaube, so ist es kurz Folgendes:

1) Die Körperchen stehen im Dienste der Assimilation, das heißt, sie bilden die brauchbaren Stoffe der aufgenommenen Nahrung in Protoplasma um<sup>3</sup>.

<sup>1</sup> FERDINAND COHN, »Bemerkungen über die Organisation einiger Schwärmzellen.« in: Beiträge zur Biologie der Pflanzen. Herausgegeben von COHN. Bd. II. 1. Heft. p. 114.

<sup>2</sup> FRIEDRICH STEIN, Der Organismus etc. Abth. I. p. 151.

<sup>3</sup> Die unbrauchbaren Stoffe werden natürlich per anum ausgestoßen.

2) Die Assimilation kommt nur unter Beihilfe von sauerstoffhaltigem Wasser zu Stande, das von außen in den Infusorienkörper aufgenommen wird, die hellen Zonen der Assimilationskörperchen durchsetzt und dann nach Abgabe des Sauerstoffs (Athmung) wieder von der Vacuole nach außen geworfen wird. Sie sistirt bei Sauerstoffmangel gänzlich (vgl. Abschnitt IV).

3) Die Assimilationskörperchen geben ihr assimilirtes Protoplasma zum Zwecke von Neubildungen und zum Zwecke des weiteren Wachsthums an das übrige Entoplasma des Infusorienkörpers ab.

4) Als Endprodukt des Stoffwechsels scheiden sie in ihrem Inneren Harnsäure ab, welche sich dort anhäuft und sie (die Assimilationskörperchen) schließlich zum Zerfall bringt.

5) Bei dem Zerfall der Assimilationskörperchen wird ihre äußere Protoplasmazone wiederum an das Entoplasma abgegeben, die Krümel der zerfallenen Harnsäure aber werden durch die pulsirende Vacuole nach außen geworfen.

6) Die pulsirende Vacuole hat eine doppelte Aufgabe. Einmal schafft sie das Nebenprodukt der Assimilation, die Harnsäure, nach außen; dann aber bewirkt sie die Durchfuhr des sauerstoffhaltigen Wassers durch den Infusorienorganismus. Sie ist also gleichzeitig Exkretionsorgan und ein die Respiration vermittelndes Organ.

7) Assimilation und Athmung sind hier in einem Prozesse vereinigt.

### III. Die Theilungscysten der Colpoden.

Wenn man eine längere Reihe von Colpoden unter dem Mikroskope durchmustert, wird man bald unter den munter sich umhertummelnden Thierchen solche wahrnehmen, welche sich nur mühsam fortbewegen und ihre sonst mehr oder weniger geradlinigen Bewegungen von Zeit zu Zeit durch eine träge Rotation ihres Körpers unterbrechen. Solche Thiere stehen im Begriffe sich zu theilen; wie schlaftrunken taumeln sie umher, bis sie an eine Stelle gekommen sind, die ihnen vor der Strömung oder sonstigen Störung Schutz zu bieten vermag, ein Bakterienhaufen etwa, der sich in dem fauligen Nährwasser an irgend einer Stelle des Objektträgers festgeheftet hat. In diesen Bakterienhaufen dringt nun das Thier ein — oft liegt schon eine große Zahl

fertiger Theilungscysten dort, zwischen denen es sich durchzwängt. Nun wird die geradlinige Bewegung ganz aufgegeben; das Thier zieht sein Kopfende in den Leib ein und nimmt in Folge dessen eine mehr oder weniger ellipsoide bis kugelförmige Gestalt an. In dieser Form rotirt es jetzt, ohne sich vom Platze zu bewegen und beginnt an seiner ganzen Oberfläche eine gelatinöse Masse auszusecheiden, welche allmählich zu einer festen, strukturlosen Cyste erhärtet.

Die pulsirende Vacuole schlägt hierbei immer in ihrem gewöhnlichen Tempo fort, so dass genau eine viertel Minute zwischen je zwei Expulsionen verstreicht, wie zahlreiche Bestimmungen ergaben, welche ich an verschiedenen Individuen vornahm. Dabei bin ich ferner auf eine merkwürdige, bisher meines Wissens noch nie beobachtete Erscheinung aufmerksam geworden, welche für diese Art von Cyste nicht ohne Bedeutung ist. Es änderte nämlich trotz aller Rotationen die pulsirende Vacuole ihre Lage in der Cyste nicht, sondern blieb immer an demselben Pole der Cyste liegen und kam hier zur Entleerung. Gleichzeitig fiel mir aber auf, dass außerhalb der ausgeschiedenen Cyste die Bakterien sich jedes Mal merklich bewegten, sobald die pulsirende Vacuole ihren Inhalt ausstieß — es musste hier also eine Öffnung in der Cystenwand vorhanden sein, durch welche das ausströmende Vacuolenwasser nach außen geschleudert wurde und dort die Bakterien in Bewegung setzte. Es ist dies in der That der Fall; ich konnte diese Öffnung späterhin bei günstig gelegenen Cysten mehrfach konstatiren (Fig. 2—4, 6—10). Beiderlei Erscheinungen, das Verbleiben der pulsirenden Vacuole an dem einen Cystenpole und das Vorhandensein der Cystenöffnung stehen aber (wie weitere, darauf gerichtete Beobachtungen ergaben) in direktem, ursprünglichem Zusammenhang.

Die pulsirende Vacuole ist bei den Colpoden am hinteren Ende der Körperlängsachse gelegen. Die Thierchen rotiren aber, wenn sie ihre Theilungscyste auszusecheiden beginnen, nicht um irgend beliebige Achsen, sondern anfänglich einzig und allein um jene Körperlängsachse. Dadurch kommt aber die Vacuole an den einen Pol der Rotationsachse zu liegen und ändert ihre Lage nicht, wie schnell auch die Rotation erfolgen mag; dadurch wird fernerhin auch die Bildung der Cystenwand durch das an derselben Stelle andauernde Ausströmen des Vacuolenwassers verhindert und es entsteht dort eine entsprechende Lücke, die erwähnte Cystenöffnung.

Sie wird, wie wir späterhin sehen werden, von den voll ausgebildeten Theilthieren zum Ausschlüpfen benutzt, vorerst hat sie nur den Zweck, das Vacuolenwasser nach außen hindurchzulassen und

umgekehrt dem äußeren Wasser den Zutritt zu den in die Cyste eingeschlossenen Thieren zu ermöglichen. Sie ist an den länglich ovalen Cysten bei genauerer Beobachtung meist deutlich sichtbar, und liegt hier immer an einem Ende des Längsdurchmessers. Jedes Mal ist sie aber durch langsam wirkende Färbemittel, verdünntes Pikrokarmine etc., in der Art nachweisbar, dass man die Farbe allmählich durch die Öffnung in den Cysteninhalt vordringen sieht.

Ich muss hier noch erwähnen, dass, wie bereits STEIN<sup>1</sup> beobachtete, unsere Thiere auch in Ruhe liegend, also ohne zu rotiren, Theilungscysten auszuschleiden vermögen. Dabei bleibt ja ebenfalls die Vacuole an derselben Stelle liegen, was natürlich so gut wie im ersten Falle die Bildung einer Cystenöffnung bedingt.

Die Richtung der Rotation kann übrigens häufig und fast momentan wechseln. Ich beobachtete darüber Folgendes während der Bildung einer ovalen Theilungscyste: Das Thier rotirte zuerst zweimal links um seine Längsachse, dann ohne jeden Stillstand viermal rechts und wieder dreimal links. So wechselte es seine Drehungsrichtung im Ganzen achtmal, wobei es ungefähr dreißig Umdrehungen ausführte, deren Verlauf leicht an einem Nahrungsballen festgestellt werden konnte, welcher im Inneren des Thieres lag.

Während dieser dreißig Drehungen schien sich die Öffnung in der Cystenwand genugsam gefestigt zu haben, denn nunmehr wechselte unsere Colpoda die Achsen, um welche sie sich drehte, fort und fort, so dass die pulsirende Vacuole nun nicht mehr vor der Öffnung liegen blieb, sondern ihre Systole an den verschiedensten Stellen der Hülle erfolgte, ohne dass letztere dabei durchbrochen wurde. Wenn das Thier gerade günstig lag, so dass man die pulsirende Vacuole im Profil sah, konnte man bei scharfem Hinsehen bemerken, wie die ausgestoßene Vacuolenflüssigkeit den Körper von der Cystenhülle gerade noch merkbar abhob; sie drängte sich eben zwischen Cystenwand und Körper hindurch, um durch die vorher gebildete Cystenöffnung ins äußere Medium zu gelangen. Dieser Vorgang verlief also eben so, wie ihn BÜTSCHLI bei der Vacuolenentleerung der in einer Hülle eingeschlossenen *Acineta mystacina* beschrieben hat<sup>2</sup>.

Die Rotation um die ständig wechselnden Achsen kann mehrere Stunden andauern und wird manchmal von längeren oder

<sup>1</sup> FRIEDR. STEIN, »Die Infusionsthierchen auf ihre Entwicklungsgeschichte untersucht.« p. 21.

<sup>2</sup> BÜTSCHLI, »Über *Dendrocometes paradoxus* Stein, nebst einigen Bemerkungen über *Spirochona gemmipara* und die kontraktile Vacuolen der Vorticellen.« Diese Zeitschr. Bd. XXVIII.

kürzeren Ruhepausen unterbrochen. Überhaupt lassen sich keine bestimmten Angaben über Dauer und Richtung der Rotation machen; sie wechseln von Fall zu Fall, ohne nachweisbaren Einfluss der verschiedenen Größen der Thiere. Das Eine aber ist Regel, dass nach der Rotation um die ständig wechselnden Achsen eine längere Ruhepause eintritt, in welcher die Rotation des Thieres aufhört. An ihre Stelle tritt dann eine Cirkulation der Assimilationskörperchen und der etwa vorhandenen Nahrungsballen im Inneren des Thieres. Ich nenne diese Ruhepause die »Hauptpause«, weil sie im Gegensatz zu den anderen Pausen, die auf jedem Stadium dieser Veränderungen in scheinbar beliebiger Länge auftreten können, einen Abschnitt in der Veränderungsreihe der sich theilenden Thiere bedeutet. Die Hauptpause hat ihren Grund darin, dass nach Erhärtung der Cyste die Cilien des Thieres allmählich geschwunden sind, wenigstens lassen sich selbst bei Anwendung aller optischen und chemischen Hilfsmittel jetzt keine Cilien mehr nachweisen. STEIN lässt sie schon vor der Cystenausscheidung verschwinden; ich habe sie aber fast immer bis zur Hauptpause in der Cyste durch Zusatz von Alkohol oder Essigsäure nachweisen können.

Während nun in der Hauptpause die Cirkulation der Assimilationskörperchen anhebt, beginnt der eigentliche Theilungsprocess. Bei länglich ovalen Cysten, die durchaus keine Seltenheit sind, habe ich niemals eine andere als Zweitheilung gefunden, bei den kugelrunden Cysten ist eine Viertheilung häufiger, direkte Achttheilung habe ich so wenig, wie STEIN und MAUPAS, beobachtet; wenn achttheilige Cysten auftreten — und sie kommen vor — so sind sie erst sekundär entstanden (vgl. p. 584). Die Theilung beginnt mit einer Einschnürung der äußeren Körperwand; bei den länglich ovalen Cysten liegt diese Einschnürung immer in dem Äquator, dessen Ebene senkrecht auf der Längsachse des Thieres steht; ich schließe daraus, dass auch in der kugelrunden Cyste die Theilung in der Äquatorebene des Thieres geschieht. Die Viertheilung erfolgt daher wahrscheinlich in der Äquatorialebene und einer sie schneidenden Meridionalebene; so entstehen dann vier gleiche Theilstücke, die sich meist nach den Ecken eines Tetraeders geordnet darstellen, so dass ein unteres Theilthier durch die übrigen verdeckt wird (Fig. 4). Bei der Zweitheilung haben wir also eine gewöhnliche Quertheilung, bei der Viertheilung eine kombinierte Quer- und Längstheilung vor uns; erstere ist bei den Infusorien eine gewöhnliche Erscheinung, und hier nur durch die Cystenbildung modificirt, die Viertheilung aber kommt nur bei wenigen holotrichen Infusorien<sup>1</sup> vor,

<sup>1</sup> Außer bei Colpoda bei den Ophryoglena-Arten ziemlich häufig.

und ist, so viel mir bekannt ist, dann immer mit Cystenbildung verknüpft; bei den Flagellaten ist diese Theilungsart dagegen weit verbreitet.

Anfänglich ist die Einschnürung am lebenden Thiere nicht sichtbar; erst später, wenn sie schon weiter fortgeschritten ist, wird sie durch eine ziemlich breite, aus hellem Protoplasma bestehende Zone dem beobachtenden Auge kenntlich. Die Assimilationskörperchen haben hier ihr Protoplasma abgegeben; ihre Harnsäure ist durch die pulsirende Vacuole entfernt worden. Doch auch vor dem Auftreten dieser Protoplasmazone zeigt die Behandlung der Thiere mit Essigsäure, sowie plötzliches Eintrocknen derselben die beginnende Einschnürung sehr deutlich. Sie geht der Theilung des Kernes voraus, wie man sich an mit Essigsäure-Karmin behandelten Thieren leicht überzeugen kann. Übrigens kann man die begonnene Einschnürung selbst am lebenden Thiere jetzt schon errathen, wenn man die Wege der cirkulirenden Assimilationskörperchen genau verfolgt. Diese durchwandern den Körper des Thierchens in allen möglichen Richtungen; wenn sie aber an die Körperwand kommen, gleiten sie an derselben hin, ohne sich von ihr zu entfernen. Im Äquator des Thieres aber, also da, wo die Einschnürung auftritt, sieht man die Assimilationskörperchen von ihrem Laufe längs der Körperwand plötzlich nach dem Centrum der Äquatorebene umbiegen. Sind sie dort angelangt, so treten sie in die andere Theilhälfte des Thieres über und setzen dort ihre Wanderung fort (Fig. 8). In der Mitte der Durchschnürungsebene bleibt also die Kommunikation zwischen den Theilthieren am längsten bestehen und hier drängen sich auch noch längere Zeit, wenn die blasse Zone schon ziemlich breit ist, die Assimilationskörperchen des einen Theilthieres in das andere Theilthier hinüber und umgekehrt (Fig. 8). Es tritt also hier dieselbe Erscheinung ein, wie sie von GRUBER<sup>1</sup> und SCHEWIAKOFF<sup>2</sup> bei der Theilung von *Euglypha* beobachtet und von WEISMANN als eine Einrichtung zur vollständigen Gleichmachung der Theilthiere erklärt worden ist. Auch bei der Viertheilung bleibt die Kommunikation der Theilthiere in der Mitte der scheidenden Wände am längsten erhalten; doch lässt sie sich hier weitaus schwieriger verfolgen, weil das Auge die vier, sich wechselweis kreuzenden Ströme nicht leicht aus einander zu halten vermag.

<sup>1</sup> AUGUST GRUBER, »Der Theilungsvorgang bei *Euglypha alveolata*.« Diese Zeitschrift. Bd. XXXV. p. 434.

<sup>2</sup> WLADIMIR SCHEWIAKOFF, »Über die karyokinetische Kerntheilung der *Euglypha alveolata*. Morphologisches Jahrbuch, herausg. von C. GEGENBAUR. Bd. XIII. p. 203.

Auch die Cirkulation der Assimilationskörperchen zeigt in ihrer Geschwindigkeit große Schwankungen, sie erfolgt bald schneller, bald langsamer, hört oft ganz auf, tritt dann wieder mit erhöhter Energie in Erscheinung, um schließlich, stufenweise abnehmend, endgültig zur Ruhe zu kommen.

Der Kern hat sich mittlerweile in die Länge gestreckt, in der Mitte eingeschnürt und die beiden Kernhälften ragen schon mehr oder weniger weit in die für sie bestimmten Theilthiere hinein.

Nachdem die Assimilationskörperchen zur Ruhe gekommen sind, liegen die halbgetrennten Thiere in unthätiger Ruhe da, nur die Vacuolen pulsiren in ihrem alten Tempo von je ein viertel Minute Zwischenzeit. Jedes Theilthier hat auf einem nicht näher bestimmbar Stadium des geschilderten Vorganges eine eigene Vacuole erhalten. Dieselben scheinen in der Regel als Neubildungen in den Theilthieren zu entstehen; öfters gewann ich aber den Eindruck, als ob die anfängliche Vacuole sich in die Länge gestreckt und dann in zwei aus einander geflossen sei<sup>1</sup>. In solchen Fällen rückte dann die zweite Vacuole, ohne ihre Kontraktionen einzustellen, in das andere Theilstück des encystirten Thieres. Die Vacuolen der Theilthiere beginnen ihre Kontraktionen nicht gleichzeitig, sondern zu verschiedener Zeit, doch zeigen sie alle die gleiche Dauer.

Sobald die neuen Vacuolen fertig gebildet sind, die Tochterkerne ihre definitive Lage in den Theilthieren eingenommen und die Assimilationskörperchen ihre Wanderungen eingestellt haben, zeigt sich auf der Oberfläche des encystirten Thieres eine eigenthümliche zitternde Bewegung, die alsbald an Intensität zunimmt und in der Neubildung der Cilien ihren Grund hat. Diese schreitet rasch voran; bald sind die Wimpern vollständig ausgebildet und beginnen ein lebhaftes Spiel, das den ganzen Cysteninhalt in einheitliche Bewegung versetzt. Während dieser neuen Rotation kommt die vollständige Trennung der Theilindividuen dadurch zu Stande, dass die um den Körper laufende ringförmige Einschnürung in eine vollständige Durchschnürung übergeht. Nach der Trennung der Theilthiere hört die einheitliche Bewegung des Cysteninhaltes auf, und jedes Thier bewegt sich nun nach eigener Wahl, was besonders bei den viertheiligen Cysten ein anziehendes Schauspiel darbietet. Oft bewegen sich nur zwei Theilindividuen im Kreise um ihre beiden anderen Genossen, dann schließen sich auch diese der

<sup>1</sup> KLEBS hat bei den Euglenen eine ähnliche Theilung der Vacuolen beobachtet. Vgl. GEORG KLEBS, »Organisation einiger Flagellatengruppen und ihre Beziehungen zu Algen und Infusorien.« in: Untersuchungen aus dem botan. Institut zu Tübingen. p. 234.

bisweilen stürmischen Bewegung an. Dann wieder ruht das eine, und wird nun von den anderen in der Cyste hin- und hergeschoben; fortwährend wechselt das Bild. Dabei ist die Cyste so eng, dass man oftmals Mühe hat, die einzelnen Thierchen zu unterscheiden. Sie scheinen sich selbst in ihrem engen Gelasse nicht mehr wohl zu fühlen, denn fort und fort sieht man eins der Thierchen den Versuch machen, durch die Cystenöffnung, deren Entstehung ich oben geschildert habe, in das äußere Medium hinauszuschlüpfen. Da die Öffnung kaum halb so breit ist als das Thier, muss es sich mühsam durchzuzwängen suchen. Dank seiner Elasticität und dem Umstande, dass auch die Cystenwand etwas nachgiebt und vielleicht gar reißt, glückt es ihm endlich doch. Die übrigen Theilthiere haben es jetzt leichter in das Freie zu gelangen, nachdem das erste die Cystenöffnung erweitert hat; nach kurzer Zeit eilen auch sie als vollendete Colpoden durch die Öffnung in das Freie.

Die Stärke der Cyste ist sehr verschieden. Oft ist sie so dünnwandig, dass man Mühe hat, sie zu erkennen (ganz fehlte sie während der Theilung nie in den vielen, von mir beobachteten Fällen), in solchen Fällen verharren die Thierchen nur noch kurze Zeit nach ihrer Trennung in derselben. Je dickwandiger sie ist, desto schwerer wird es den Thieren die Freiheit zu erlangen; bis dann durch die fortwährenden Bemühungen die Öffnung weiter aufreißt und sie freilässt.

Während des ganzen eben geschilderten Theilungsvorganges zeigen sich keinerlei eingreifende Veränderungen im Bau des Thieres. Der vorübergehende Schwund der Cilien kann als solche nicht angesehen werden, da es bekannt ist, dass auch bei anderen Infusorien die Cilien wenigstens theilweise verschwinden, wenn sie sich theilen, und dass sie trotzdem wie ihre ungetheilten Artgenossen frei umherschwimmen, Nahrung aufsammeln, überhaupt keine Lebensäußerung vermissen lassen, die ihnen im gewöhnlichen Zustande zukommt. So ist es auch bei den Colpoden, nur dass ihnen in der Cyste die Nahrungsaufnahme während der Dauer der Theilung unmöglich gemacht ist. Sie nehmen deshalb meist zahlreiche Nahrungsballen in ihrem Innern mit, ehe sie sich in die Cyste einschließen. Ich habe oft Theilungscysten gefunden, deren Thiere mit Nahrungsballen so dicht erfüllt waren, dass ich selbst nach Anwendung von Essigsäure den Kern nicht zu Gesicht bekommen konnte. Auch geht die Verdauung während der Theilung ruhig fort, denn ich habe manchmal während dieser Periode Nahrungsreste ausstoßen sehen; sie lagen dann in der Cyste zwischen den Thieren, wurden anscheinend auch häufiger von den Bewegungen derselben durch die Cystenöffnung hinausgestoßen. Auch der Assimilationsvorgang, wie ich ihn vorhin beschrieben habe, nimmt in den sich theilenden Thieren

Die versch. Cystenbildungen u. die Entwicklungsgesch. der holotr. Infusoriengatt. Colpoda. 569

seinen ungestörten Verlauf; feine Harnsäurekrümel kann man bei starker Vergrößerung häufiger in der Vacuolenflüssigkeit wahrnehmen.

Mit Karmin gefütterte Thiere behielten nicht selten die aufgenommenen Karminballen während der Theilung zurück, oder stießen sie auch in der Cyste allmählich aus. Die Assimilationskörperchen hatten dann wieder ihre rothen Höfe erhalten, eben so war die blasse Protoplasmazone, welche die Einschnürung einleitet und begleitet, gerade wie später die durch die Theilung neu gebildeten Wände selbst, mit einem röthlichen Anflug versehen (vgl. p. 564). Auch die ausgeschiedene Cystenwand erschien öfters roth gefärbt.

Die Theilung der Colpoden scheint von äußeren Verhältnissen begünstigt, bezüglich zurückgehalten zu werden. Ich habe die Beobachtung gemacht, dass sich Morgens in der Regel größere Mengen von Cysten mit Theilthieren auffinden lassen, als gegen Mittag oder Abends. Die andauernde Dunkelheit der Nacht scheint sie also zur Theilung geneigter zu machen, als die Helle des Tages. Ich setzte, um dieses weiter zu prüfen, Kulturen von Colpoden längere Zeit ins Dunkle und fand darin auch bald eine große Zahl von Theilungscysten, welche vorher vollständig gefehlt hatten, doch mag dies Ergebnis auch andere Ursachen als den Lichtmangel gehabt haben, denn der Versuch wurde nicht wiederholt. Andererseits mag auch länger andauernde Wärme die Theilungsfähigkeit der Colpoden bis zu einem gewissen Grade erhöhen. Nahrungsarmes Wasser ist für die Theilung der Colpoden ungünstig; destillirtes bringt sie zu schnellem Zerfalle.

#### IV. Die Dauercysten.

Die Colpoden besitzen die Eigenschaft, gallertige Hüllen, d. h. Cysten, abzuschleiden in einem sehr ausgedehnten Maße. Diesem Umstande ist es sicher zu verdanken, dass die Colpoden eine so weit gehende und oft ungeheuer schnelle Verbreitung finden. Denn, indem sie sich mit einer Cyste umkleiden, wenn das Wasser, in welchem sie sich befinden, zu verdunsten beginnt, können sie sich außerhalb jeden Wassers bis zu drei Wochen in gewöhnlicher Luft, in feuchter gewiss noch länger, lebensfähig erhalten, um dann, vom Winde an ein Wasser getragen, aus ihrer Ruhe wieder zu erwachen. Der Bau einer solchen »Dauercyste« unterscheidet sich von demjenigen einer Theilungscyste wesentlich darin, dass ihm die charakteristische Öffnung der letzteren fehlt. Dies erklärt sich aus der Entstehung der Dauercyste, welche leicht künstlich herbeizuführen ist.

Ich ließ das Wasser durch Auflegen größerer Fließpapierstückchen

auf dem Objektträger (vgl. p. 552), auf welchem sich zahlreiche Colpoden befanden, allmählich verdunsten; wenn die Austrocknung zu schnell vor sich geht, zerfallen die Thierchen und trocknen zu unkenntlichen Leichen ein. Auch müssen dem Deckgläschen feine Glasfäden unterlegt werden, um die Thiere durch den Druck, welcher beim Schwinden des Wassers durch das Deckgläschen ausgeübt wird, nicht zu beschädigen. Sobald nun die Austrocknung begann und die Luft vom Rande des Deckgläschens nach dem Inneren des Präparates langsam vordrang, fingen die Thiere, welche vorher in gewöhnlicher Weise umhergeschwommen waren, wie geängstigt hin und her zu jagen an. Indem sie dabei mehr und mehr zusammengedrängt werden, stoßen sie häufiger als sonst auf einander, um dann in hastiger Eile ihre planlose Flucht fortzusetzen. Gleichzeitig suchen sie sich der belastenden Nahrungsballen, welche sie vor dem Eintritte der Störung aufgenommen hatten, zu entledigen. Ich beobachtete ein Thier, das kurz hinter einander sieben solcher großen Nahrungsballen ausstieß, als ihm Austrocknung drohte.

Plötzlich lassen dann die Thierchen von ihrem hastigen Hin- und Herschießen ab und drehen sich oft mehrere der zusammengedrängten Thierchen gleichzeitig um eine ihrer Körperachsen. Die Rotation ist viel rascher als diejenige, welche die Theilung einleitet, sie erfolgt von vorn herein um ständig wechselnde Achsen. Während dessen kontrahirt sich das Thier zu einer vollständigen Kugel, und scheidet an seiner Peripherie die gelatinöse Masse aus, die im weiteren Verlaufe zur Cyste erhärtet. Das Pulsiren der Vacuole ist Anfangs noch regelmäßig; sie bleibt aber nie längere Zeit an demselben Orte liegen, so dass sie in der abgeschiedenen Cyste keine Öffnung verursacht. Zuerst ist die Cystenhülle noch so weich, dass das ausgestoßene Vacuolenwasser unbehindert durch sie durchtreten kann. Später nach der Erhärtung der Cyste verlangsamt sich der Pulsschlag der Vacuole zusehends und hört schließlich ganz auf, sobald die Cystenwand ihre volle Festigkeit erreicht hat. Sie ist dann in der Regel, wie dies schon mehrfach durch frühere Beobachter von anderen Infusorien mitgetheilt worden ist, am oberen, d. h. dem Beobachter zugekehrten Pole der Cyste in dilatirtem Zustande sichtbar. Sie ist nicht mehr kreisrund, sondern liegt in unregelmäßiger, sternförmiger Gestalt starr in der ruhenden Körpermasse des encystirten Thieres (Fig. 12 und 13b, V). Sie kann aber auch zusammengesunken sein und ist dann absolut nicht mehr zu erkennen. Hat die pulsirende Vacuole ihren Schlag eingestellt, d. h. ist die Cystenwand völlig erhärtet, dann ändert sich nichts mehr an dem äußeren Aussehen der Dauercysten. Am oberen Pole ist die starr gewordene

Vacuole zu sehen; um sie herum liegt die hellgraue Körpermasse des Thieres, in der man die Assimilationskörperchen noch auf das Deutlichste zu erkennen vermag (Fig. 12, 13a, 13b). Die Cilien sind auch hier, kurz vor der Erhärtung der Cyste und der Erstarrung der Vacuole, in den Körper eingezogen worden.

Solche Dauercysten, die mit sehr verdickten Wänden versehen sind, habe ich nie ausschöpfen sehen, wenn ich sie in dem Wasser, in welchem sie sich gebildet hatten, liegen ließ, selbst wenn ich sie durch erneute Nährwasserzufuhr in die bestmöglichen Lebensbedingungen brachte. Erst wenn ich sie zwei oder drei Tage trocken lassen<sup>1</sup>, und dann wieder unter Wasser setzte, waren sie wieder zu thätigem Leben zurückzubringen. Ich bemerkte dann nach zwei oder drei Stunden ein langsames Kontrahiren der pulsirenden Vacuole, dem nach einiger Pause ein zweites folgte u. s. f. Die Cystenwand schien sich dabei auszudehnen und sprang nach etwa sechs Stunden auf. Vorher schon hatte das Thier seine Cilien auf dieselbe Art wieder erhalten, wie die Theilthiere (vgl. p. 567) und hatte hin und wieder rotirt. Jetzt trat es durch den Riss der Cyste ungehindert aus. Ich glaube, dass die Dauercysten einer Austrocknung bedürfen, wenn sie zum Aufspringen kommen sollen, oder dass wenigstens eine Austrocknung und eine darauf folgende Wiederbenetzung das Gefüge der Cystenwand lockert, resp. das Aufspringen der Cyste befördert. Sonst hätten wohl die im Wasser belassenen Cysten nach einiger Zeit wieder aufspringen müssen.

Auch die in der Dauercyste eingeschlossenen Thiere haben keine tiefgreifende Veränderung ihrer inneren Organisation erfahren, doch ihre Lebensäußerungen sind im Gegensatz zu den Thieren der Theilungscyste zur Ruhe gekommen; die pulsirende Vacuole schlägt nicht mehr, auch konnte ich nie die geringste Veränderung der Assimilationskörperchen konstatiren. Vielleicht existirt eine solche doch, und ist nur desshalb nicht nachweisbar, weil sie unendlich verlangsamt sein muss. Der ganze Organismus des eingehüllten Thieres ist in einen Ruhezustand versunken, der nicht unpassend dem Winterschlaf der höheren Thiere verglichen worden ist.

Die Dauercyste kann, wie vorher schon angedeutet, ihre Schützlinge bis drei Wochen durch heiße Sommertage hindurch außerhalb des Wassers lebensfähig erhalten. Länger als drei Wochen im Trockenen gehaltene Thierchen waren in diesem Zustande nach meinen Versuchen nicht lebensfähig; sie hatten allerdings die heißen Tage im Anfange des Juli ertragen müssen.

<sup>1</sup> Über die Art, wie dies geschehen vgl. p. 586.

## V. Die Umwandlung von Theilungscysten in sekundäre Dauercysten.

Die Dauercyste ist, wie wir im vorigen Abschnitte gesehen haben, lediglich ein Schutzmittel, das dann in Anwendung kommt, wenn unseren Thierchen der Untergang durch Austrocknung droht. Es ist daher natürlich, dass auch die in einer Theilungscyste eingeschlossenen Thiere sich bei derselben Gefahr mit einer Dauercyste umgeben, da sie, wie ich besonders betonte, sich in keinem wesentlichen Punkte von den anderen frei umherschwimmenden Colpoden unterscheiden.

Das äußere Ansehen einer mit einer Theilungscyste sekundär kombinierten Dauercyste wird sich dann, je nach dem Stadium der Theilung, in verschiedener Weise darstellen. Ist nämlich die Trennung der Theilthiere schon erfolgt, so wird sich jedes derselben mit einer eigenen Dauercyste umgeben. Hängen die Theilthiere aber noch zusammen, ist die Durchschnürung nicht beendet, so wird sich der Inhalt der Theilungscyste nur mit einer einzigen, gemeinsamen Dauercyste umkleiden, welche die Öffnung der Theilungscyste von innen verschließt, ihre übrige Wand aber verstärkt. Ein Blick auf die Fig. 25 und 26 wird beide Zustände besser veranschaulichen, als eine weitläufige Beschreibung. Beide Abbildungen sind von Thieren entlehnt, welche sich am oberen Rande eines Kulturglases in Folge der Verdunstung des Wassers encystirt hatten. Da die Nahrungsreste bei der Dauercystenbildung ausgestoßen werden, sieht man sie bei den sekundären Dauercysten häufig zwischen der ursprünglichen Theilungscyste und der nach innen davon entstandenen Dauercyste eingeschlossen, wodurch die ganze Hülle oft körnig und an manchen Stellen verdickt aussieht. Beide Cystenwände verschmelzen häufig derartig mit einander, dass sie sich nur schwer von einander unterscheiden lassen. Ich brachte übrigens die Theilungscysten nicht nur durch langsame Austrocknung, sondern auch durch Entziehen von Luft zur Umwandlung in Dauercysten, indem ich die Luftleitung zum Nährwasser abschloss, oder frisch aus dem Kulturglase ausgehobene Theilungscysten unter die Mitte eines großen Deckgläschens brachte, so dass die äußere Luft nicht bis zu ihnen vordringen konnte. Neben Wassermangel treibt also auch das Fehlen von Luft die Thierchen zur Dauercystenbildung.

Auch können sich die in Theilungscysten eingeschlossenen Thiere zum zweiten Male theilen. Sie scheiden aber hierbei keine neue Cyste aus, sondern theilen sich unter dem Schutze der primären Theilungscyste; es können also auf diese Weise auch achtheilige Cysten ent-

stehen<sup>1</sup>. Eine weitere als zweimalige Theilung in ein und derselben Cyste habe ich nie beobachtet.

## VI. Die Sporocysten.

Ich habe schon in der Einleitung dieser Arbeit hervorgehoben, dass mich der verschiedene Bau der Cysten, welche ich Anfangs April in einem ausschließlich von Colpoden bevölkerten Heuaufgusse fand, dazu veranlasste, die Entstehungsweise derselben zu untersuchen. Ich habe bereits zwei verschiedenartige Bildungen, welche man früher vielfach unter dem Namen »Cysten« zusammenwarf, in ihrer Entstehung geschildert und geschieden. Die Theilungscyste ist eine mehr nebensächliche, speciell den Colpoden und einigen anderen, holotrichen Infusorien zukommende Begleiterscheinung der Theilung. Die Dauercyste ist vorzugsweise ein Schutzmittel gegen Austrocknung und wohl allgemein bei den Infusorien verbreitet. In beiden Fällen hatten die beobachteten Vorgänge das individuelle Leben der betreffenden Thiere nicht verändert. In der Theilungscyste war nicht einmal die Lebensintensität der Thiere, — wenn ich diesen Ausdruck gebrauchen darf, — herabgestimmt, während die schlechten Lebensbedingungen, unter welchen die Dauercyste zur Bildung kam, allerdings eine sehr beträchtliche Verringerung der Lebensintensität zur Folge hatten, aber in der inneren Organisation der Thiere keinerlei umgestaltende Eingriffe verursachten.

Unter den Begriff der Cystenbildung subsumirte man ferner noch eine Erscheinung, welche in Folge ihrer äußeren Ähnlichkeit mit den genannten Encystirungen früher im Allgemeinen keiner besonderen Aufmerksamkeit gewürdigt wurde, obgleich sie meines Erachtens die bedeutungsvollste von allen ist. Es ist dies die Bildung der Keim- oder Sporocysten, zu deren Besprechung ich mich jetzt wenden werde.

Erst ein einziges Mal ist sie beschrieben worden; Dr. EDUARD EVERTS hat in seinen »Untersuchungen an *Vorticella nebulifera*«<sup>2</sup> zum ersten Male eine wirkliche Entwicklungsgeschichte eines Infusors geliefert. Es war natürlich, dass man eine Beobachtung, die so vollständig neue Erscheinungen zu Tage brachte, nur mit der größten Zurückhaltung aufnahm, die bei der Schwierigkeit der Untersuchung und der Leichtigkeit einer Täuschung doppelt geboten schien. Dazu kommt, dass die Beobachtungen von EVERTS nicht ganz lückenlos und überzeugend sind, auch seither keinerlei Bestätigung erfahren haben.

<sup>1</sup> Siehe p. 584.

<sup>2</sup> E. EVERTS, »Unters. an *Vorticella nebulifera*.« Diese Zeitschr. Bd. XXIII.

So erklärt es sich, dass trotz derselben die Auffassung sich immer mehr befestigte, wonach die Fortpflanzung der Infusorien einzig und allein durch die häufig genug sichtbare Theilung, sei es im freien Zustande oder innerhalb der Cysten, erfolge.

Ich habe die direkte Bildung der Sporocyste am 19. Juli in einem einzigen Präparate an acht verschiedenen Thieren verfolgt. Dann stieß mir zum zweiten Male, am 3. September, ein einzelnes Thier auf, das sich eben so umbilden wollte, durch einen unglücklichen Zufall aber während des Vorgangs zerdrückt wurde. Die Umwandlung von Theilungs- und Dauercysten in sekundäre Sporocysten ist dagegen durchaus keine seltene Erscheinung; sie soll aber erst im nächsten Abschnitte besprochen werden.

Die direkte Sporocystenbildung beginnt mit der Ausscheidung einer einfachen, sehr dünnwandigen Cyste, welche ich hinfort als Velum bezeichnen will. Die Thiere entledigen sich, wie bei der Bildung der Dauercyste, ihrer Nahrungsballen. Die Hast, welche sie bei dieser gezeigt hatten, scheint hier noch gesteigert zu sein, ohne dass hierfür der Grund in äußeren Umständen zu finden ist — die Thierchen hatten schon fünf Tage lang unter denselben Verhältnissen auf dem Objekträger gelebt. Das Velum war bald erhärtet, aber die Thiere rotirten nach wie vor mit ganz erstaunlicher Schnelligkeit um ständig wechselnde Achsen, so dass keine Öffnung im Velum zu Stande kam; dabei pulsirte die Vacuole in unverändertem Rhythmus.

Die Folge davon war, dass sich in dem prallen Velum immer mehr von der ausgestoßenen Vacuolenflüssigkeit ansammelte, während sich das Volumen des Thierchens in gleichem Maße verringerte. Anfangs füllte dieses sein Velum so vollständig aus, dass man seine Wimpern von dem dicht anliegenden Velum nicht unterscheiden konnte. Schon nach wenigen Minuten aber wurden durch die Zunahme der Vacuolenflüssigkeit im Innenraume des Velums die heftig strudelnden Wimpern sichtbar, welche die rasche Rotation des Thieres verursachten (Fig. 16, 17). Man sah nun deutlich, wie sich von Pulsation zu Pulsation der Zwischenraum zwischen Velum und Thier vergrößerte, so dass kein Zweifel blieb, dass das Thier in seiner eigenen Vacuolenflüssigkeit schwamm. Ich hatte dies bisher bei der Dauercystenbildung, für welche ich den Vorgang zuerst halten zu müssen glaubte, nicht beobachtet und richtete meine ganze Aufmerksamkeit auf die sich unter meinen Augen abspielenden Veränderungen. Da wurde ich denn wieder eine ganz neue Erscheinung gewahr.

Der Körper des Thieres hatte Anfangs ein normales Aussehen. Darauf aber sah ich kleine im Entoplasma vertheilte und von helleren

Zonen umgebene Körperchen, die Assimilationskörperchen, deren Bedeutung mir zu dieser Zeit aber noch unbekannt war, ihre äußeren lichten Zonen verlieren, das heißt an das Entoplasma abgeben und zu kleinen Häufchen zusammentreten, die desto deutlicher und dunkler werden, je mehr Körnchen sich in ihnen sammelten. Bald darauf traten die einzelnen Häufchen in der Nähe der pulsirenden Vacuole zu einem einzigen Ballen zusammen. Die pulsirende Vacuole schien den ziemlich großen Ballen bei ihrer Ausdehnung stets umfassen zu wollen (Fig. 20); man sah ihn dann, wenn ein solcher Versuch fehlgeschlagen und die pulsirende Vacuole abgeglitten war, in seine ursprüngliche Lage zurückschnellen. Endlich hatte die Vacuole den Ballen vollständig umfasst; noch ein Zusammensinken derselben und der Ballen war nach außen geschleudert. Hier lag er nun zwischen Velum und dem sich zur Sporocyste entwickelnden Thiere.

Ich bin bei dieser ersten Beobachtung vollständig im Unklaren über die Natur des ausgestoßenen, im Inneren des Thieres zusammengetretenen Ballens geblieben. Ich dachte zuerst an das von JICKELI beschriebene Ausstoßen von Nucleinsubstanz aufgenommener Beutethiere<sup>1</sup>; aber meine Infusorien lebten ja nicht von Thieren, sondern einzig und allein von Bakterien. Vielleicht hatte ich mich getäuscht und der ausgeworfene Ballen stammte nicht, wie mir geschienen, von den dunklen Körperchen (unsren Assimilationskörperchen) her. Es war vielleicht ein degenerirter Kern, der ausgeworfen worden war, wie es BÜTSCHLI nach den Conjugationsvorgängen von *Colpidium colpoda* und *Glaucoma scintillans* beschrieben hat<sup>2</sup>. Ich muss gestehen, dass dieser Gedanke bei dem allseitigen Interesse, welches in unsrer Zeit von den meisten Forschern der Kernfrage entgegengetragen wird, einen besonderen Reiz für mich hatte; aber die anderen Thiere, welche ich noch am selben Tage zu beobachten Gelegenheit hatte, zeigten mir unzweifelhaft klar, dass ich zuerst richtig gesehen und der ausgeworfene Ballen nichts mit dem Kern zu thun hatte. So wusste ich denn mit meiner Beobachtung vorerst nichts anzufangen.

Später, nachdem ich Ende August die Bedeutung der Assimilationskörperchen erkannt hatte, musste ich den Vorgang für eine Auflösung aller Assimilationskörperchen und eine gleichzeitige Ausstoßung ihrer Harnsäurekrümel halten; ich suchte deshalb mit Hilfe meiner Karmin-

<sup>1</sup> C. F. JICKELI, »Über die Kernverhältnisse der Infusorien.« Zool. Anzeiger von VICTOR CARUS. VII. Jahrg. Nr. 175/176. 1884.

<sup>2</sup> »Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, die Zelltheilung und die Conjugation der Infusorien« von O. BÜTSCHLI. Frankfurt a/M. 1876. Abhandl. der SENCKENBERG'schen naturforsch. Gesellsch. Bd. X. p. 404.

fütterungen nach einer Bestätigung meiner Vermuthung. Schon am 3. September fand ich ein Thier, welches eben damit beschäftigt war, seinen aufgenommenen Karmin wieder auszustoßen, dieselben blassrothen Höfe um die Assimilationskörperchen zeigte, wie das Thier am 29. August, und mir durch seine häufigen Achsendrehungen bei der Vorwärtsbewegung auffiel. Bald sah ich es eine Cyste ausscheiden. Der Zufall wollte, wie sich später zeigte, dass es sich in eine Sporocyste zu verwandeln im Begriffe stand.

Ich sah wie die pulsirende Vacuole zuerst den Höfen der Assimilationskörperchen die röthliche Flüssigkeit successive entzog und sie in den Velarraum hinausstieß, dessen Inhalt durch die zunehmende Färbung sich unzweideutig als Vacuolenwasser erwies. Dann bemerkte ich das Kleinerwerden der Assimilationskörperchen und schließlich ein Zusammenfallen derselben; sie hatten ihren Glanz verloren und waren runzlig geworden, zugleich zeigten sie eine viel deutlichere, rothe Färbung als vorher. Für das Auge nunmehr leicht kenntlich geworden, sammelten sie sich erst zu kleinen Häufchen, dann traten sie zu dem größeren Ballen zusammen, der nun nach meiner Erfahrung von der pulsirenden Vacuole ausgeworfen werden sollte. Mein Wunsch, diesen Vorgang noch einmal genau zu verfolgen, ging leider nicht in Erfüllung, weil, wie bemerkt, ein unglücklicher Zufall mir gleich darauf das Präparat vernichtete. Trotzdem aber war ich jetzt nicht mehr im Zweifel, dass der ausgestoßene Ballen die Harnsäure war, welche nach dem Auflösen der Assimilationskörperchen sich in der Nähe der pulsirenden Vacuole ansammelte, um von ihr nach außen geworfen zu werden.

Kurz nach der Auflösung der lichten Zonen und dem Auswurf des Harnsäureballens erscheinen die Thierchen vollständig glasartig und wasserhell; sie rotiren jetzt langsamer und zeigen nur noch die Hälfte ihres früheren Durchmessers, so sehr haben sie durch die Thätigkeit der Vacuole an Körpervolumen abgenommen. Die Cilien aber haben ihre ursprüngliche Größe nicht verloren, so dass sie jetzt dem übrigen Körper gegenüber unverhältnismäßig lang erscheinen. Ob die Cilien noch alle vorhanden sind, ist bei der immerhin noch schnellen Rotation der Thiere nicht leicht zu konstatiren, doch schien es mir so, weil sie dichter an einander gedrängt erscheinen. Die pulsirende Vacuole macht nur noch einige schwache Kontraktionsversuche, indem sie etwa nur ein Viertel ihrer früheren Ausdehnung erreicht, dann sinkt sie zusammen und erscheint nicht wieder. Zu derselben Zeit, als die Vacuole zum Stillstand kommt, verschwinden auch die Cilien, sie werden wie Pseudopodien schnell und an der ganzen Peripherie mehr oder weniger gleichzeitig eingezogen.

Die Colpodagestalt lässt sich nun nicht mehr an den umgewandelten Thieren erkennen. Ein runder homogener Plasmaballen, der ein stark opalisirendes Aussehen hat, liegt in einer weit abstehenden Hülle, dem Velum; der Zwischenraum zwischen ihm und dem Velum ist mit einer hellen Flüssigkeit, dem Vacuolenwasser, erfüllt; an einer Stelle liegt in ihm der ausgestoßene Harnsäureballen, der entweder zusammengeballt geblieben oder auch zerfallen ist. — Das ist das Bild, das unsere Colpoda jetzt darbietet. Wenn man nunmehr die Protoplasma-kugel im Inneren des Velums schärfer ins Auge fasst, sieht man ihre Peripherie sich mit einer immer breiter werdenden Zone einer zähen Masse umkleiden, welche nach längerer Zeit einen scharfen Kontour gegen die Plasmakugel erkennen lässt und nach mehreren Stunden zu einer dickwandigen, soliden Cyste erhärtet ist. So lange das Thier noch innerhalb des Velums rotirte, hielt es sich durch die Wirbelströme im Centrum des Velums; jetzt aber sinkt die Protoplasma-kugel, von der Schwere beeinflusst, zur unteren Velumwand hinab (Fig. 24 zeigt dieses Stadium, wie es sich von der Seite gesehen darstellen würde).

Außer diesen Umwandlungen bei der Sporocystenbildung erleidet unsere Colpoda, wie ich durch weitere Beobachtung zu erkennen vermochte, sehr wichtige innere Veränderungen. Es schwindet nämlich in dem verdichteten Plasma der Sporocyste nicht allein die Körperwand des Thieres (Pellicula, BÜTSCHLI), sondern auch der Kern.

Das Fehlen der Pellicula an dem Sporocysteninhalte konnte ich, nachdem ich bei der indirekten Sporocystenbildung darauf aufmerksam geworden war (s. p. 583), im Gegensatz zur Theilungs- und Dauercyste durch folgenden Versuch bestätigen.

Wenn man einer Dauer- oder Theilungscyste Kalilauge (25—30°) zusetzt, so merkt man zunächst keine Veränderungen; sobald aber die Cystenwand von der Kalilauge aufgelockert ist — es ist dies an dem Aufquellen derselben zu erkennen — und die Kalilauge zum Cysteninhalt vordringen kann, so kontrahirt sich dieser ganz plötzlich und äußerst energisch<sup>1</sup>, bleibt in diesem Zustande kurze Zeit liegen und fließt dann wieder wie aus einer gesprengten Blase urplötzlich in dem Cystenraum aus einander, den er jetzt allerdings nicht mehr ganz ausfüllt. Ein allmähliches Auflösen erfolgt nun, indem von dem ganzen

<sup>1</sup> An eine bloße Reizerscheinung kann hierbei nicht gedacht werden, weil sie dem freilebenden Thier unter denselben Verhältnissen nicht zukommt. (Hier bewirkt Kalilauge meiner Erfahrung nach überhaupt keine Kontraktion; woher dieser Unterschied aber zwischen freiem und encystirtem Zustande herkommt, weiß ich nicht.)

Thierchen nichts als die Harnsäure-Einschlüsse der Assimilationskörperchen ungelöst übrig bleibt<sup>1</sup>.

Der Inhalt der Sporocyste dagegen zieht sich bei seinem geringeren Wassergehalt nur wenig zusammen, wenn die Kalilauge zu ihm vorgebrungen ist; er bleibt aber in der Folge bis zu seiner schließlichen Auflösung in demselben Kontraktionszustande bestehen, dehnt sich aber nie wieder aus.

Ich glaube aus dem Zusammenziehen des Dauercysteninhaltes schließen zu dürfen, dass die Kalilauge auf die Körperwand desselben durch Wasserentziehung einen kontrahirenden Einfluss ausübt, der so lange anhält, bis die Körperwand zerstört ist. Das darauf folgende, urplötzliche Ausbreiten des Cysteninhaltes scheint mir ebenfalls durch das Vorhandensein dieser Membran bewirkt zu werden, denn es ließe sich nicht erklären, warum sich der Cysteninhalt so plötzlich wieder ausbreiten sollte, wenn man nicht das Reißen oder Zerfallen einer Membran annimmt. Die Wasser entziehende Wirkung der Kalilauge dauert ja in demselben Grade fort und der Kontraktionszustand hätte bleibend sein müssen, wenn sich die Sarkode in der Cyste allein, ohne Membran, zusammengezogen hätte. Dies ist aber bei der Sporocyste, wie ich schon gezeigt habe, der Fall. Wenn sich auch hier das durch die vorangehende Wasserausscheidung dichter gewordene Plasma nur sehr wenig kontrahirt, so behält es doch diese Kontraktion bei, bis es von der Kalilauge endgültig aufgelöst wird. Es wird bei dieser Reaktionserscheinung nirgends die Wirkung einer Körpermembran sichtbar.

Ich glaube daher als Thatsache hinstellen zu dürfen, dass der Inhalt der Sporocyste keine Pellicula mehr besitzt, sondern dass er, wie eine Flüssigkeit ihr Gefäß, den Raum der Cyste membranlos ausfüllt.

Aber nicht nur die Körperwand schwindet in dem stark verdichteten Thiere der Sporocyste, auch die Kerne sind, wie gesagt, jetzt nicht mehr nachweisbar.

Nur wenige Farbstoffe vermögen durch die feste Hülle der Sporocyste durchzudringen. Pikrokarmine und Alaunkarmine ließen den Sporocysteninhalt meist völlig ungefärbt, Boraxkarmine, Hämatoxyline und viele Anilinfarben färbten selbst nach langer Einwirkung nur äußerst schwach, während Essigsäurekarmine schon nach fünf bis sieben Minuten in die Cysten eindrang und ihren Inhalt je nach der Menge des zugesetzten Farbstoffes gleichmäßig hell bis dunkelroth färbte.

<sup>1</sup> Zu einer vollständigen Auflösung der encystirten Thierchen braucht 25%ige Kalilauge fast 24 Stunden.

Keine Spur von einem Kern ist dann in dem gefärbten Sporocysteninhalte zu erkennen, obwohl sonst der Essigsäurekarmin die Kerne der Theilungs- und Dauercysten sehr prägnant färbt. Ich habe fernerhin öfters den Sporocysteninhalt ausgedrückt und dann gefärbt; doch auch so ließen sich keine Differenzirungen in der gleichmäßig gerötheten Masse erkennen. Ein Kern war absolut nicht nachweisbar.

Ich glaube deshalb annehmen zu dürfen, dass sich überhaupt kein differenzirter Kern mehr in der Sporocyste vorfindet. Da er aber nach meinen Beobachtungen nicht ausgeworfen wird, so finde ich gegenwärtig keinen anderen Ausweg, sein Verschwinden zu erklären, als diesen, dass sich seine Substanz in dem Plasma der Sporocyste vollkommen gelöst hat.

Über die Art wie eine solche Auflösung der Kernsubstanz mit dem Sporocystenplasma vor sich gehen könnte, bin ich noch nicht in der Lage, Sicheres mittheilen zu können. Doch vermute ich, dass hier dieselbe Erscheinung eintritt, wie ich sie bei ähnlichen Cystenbildungen von *Stylonicchia* in letzterer Zeit zu beobachten Gelegenheit hatte. Der Kern zerfiel hier in fünf bis sechs ganz ungleich große Theilstücke (Fig. 67); diese blassten zusehends ab und ließen sich immer schwieriger vom übrigen Plasma trennen; schließlich wurden sie gänzlich unsichtbar und waren mit keinem Farbstoffe mehr nachzuweisen.

Auch EVERTS sah den Kern seiner Vorticellencysten durch »Abschnürung« in etwa sechs bis zehn Kugeln zerfallen; er hat aber ein Auflösen der Kerntheilstücke im Cystenprotoplasma nicht beobachtet, er hielt vielmehr irrthümlicherweise die Kerntheilstücke für die künftigen Sporen.

Man darf wohl annehmen, dass sowohl der Schwund der Pellicula, als auch derjenige des Kerns mit der Verdichtung zusammenhängt, welche das Protoplasma während der Sporocystenbildung erfährt.

Diese Verdichtung ist eine sehr bedeutende. Die Sporocyste hat, wie bereits hervorgehoben wurde, nur noch die Hälfte des Durchmessers, den das Thier bei seiner Velumbildung aufwies. Sein Körpervolumen hat sich demnach um das Achtefache verkleinert, seine Körpermasse muss sich also eben so viel verdichtet haben<sup>1</sup>.

<sup>1</sup> Es bezeichne:

$J$  = Inhalt des Velums + Sporocyste (also früheres Volumen des Thieres)

$J_1$  = Inhalt der Sporocyste

$r$  = Radius des Velums

$r_1 = \frac{r}{2}$  = Radius der Sporocyste.

Die Verdichtung ist nicht durch einfache Kontraktion, sondern durch Verlust von  $\frac{7}{8}$  Theilen wässeriger Substanz, des Vacuolenwassers nämlich, vor sich gegangen.

Der Verlust der Körperwandung, der Schwund des Kernes, das Fehlen von sieben achteil Theilen wässeriger Substanz, welche den freilebenden Colpoden zukommt, und endlich der gänzliche Mangel assimilirender Organe, der Assimilationskörperchen, lassen es von vorn herein sehr unwahrscheinlich erscheinen, dass der Inhalt der Sporocyste wieder als fertige Colpoda ausschlüpft.

Das Velum ist so dünnwandig, dass es in den meisten Fällen bald zu Grunde geht und dann die eingeschlossene Sporocyste wie eine gewöhnliche Dauer- oder Theilungscyste mit einfacher Cystenwand zurücklässt. Doch lässt ein genaueres Betrachten derselben sofort den ganzen Unterschied zwischen ihrem Inhalte und demjenigen der anderen Cystenbildungen erkennen.

Man sieht weder eine Vacuole pulsiren, wie bei der Theilungscyste, noch eine solche in erstarrtem Zustande, wie sie am oberen Pole der Dauercyste zu liegen pflegt; es ist vielmehr auch nicht das geringste Anzeichen der früher vorhanden gewesenen Vacuole aufzufinden. Keine Nahrungsballen im Unterschiede zur Theilungscyste, keine Assimilationskörperchen im Gegensatz zur Dauercyste sind mehr nachweisbar; die ganze Cyste hat einen homogen erscheinenden Inhalt, der sich scharf gegen die Kontouren ihrer Wandung absetzt und ein hochgradiges Opalisiren zeigt.

### VII. Indirekte Sporocystenbildung aus Theilungscysten und Dauercysten.

Es wurde schon einmal hervorgehoben, dass die in der Theilungscyste sowohl als die in der Dauercyste eingeschlossenen Thierchen alle Lebensäußerungen facultate behalten, welche den freilebenden Colpoden zukommen. In der Theilungscyste traten diese Lebensäußerungen

$$J = \frac{4}{3} r^3 \pi$$

$$J_1 = \frac{4}{3} r^3, \pi = \frac{4}{3} \cdot \frac{r^3}{8} \cdot \pi = \frac{1}{8} \left( \frac{4}{3} r^3 \pi \right)$$

$$\underline{\underline{J_1 = \frac{1}{8} J}}$$

bezeichnet man ferner:

$$J_2 = \text{Inhalt des Velarraums}$$

$$J_2 = J - J_1 = J - \frac{1}{8} J = \underline{\underline{\frac{7}{8} J}}$$

Die versch. Cystenbildungen u. die Entwicklungsgesch. der holotr. Infusoriengatt. Colpoda. 581

sogar mit derselben, ungeschwächten Intensität auf, mit der sie sich vorher an dem nicht encystirten Thiere gezeigt hatten. In der Dauercyste waren sie bis zur Unkenntlichkeit verlangsamt; aber deshalb konnten sie doch wieder sofort geweckt werden — wenn nur zu ihrer Entfaltung die nöthigen Bedingungen erfüllt waren —, denn es hatte sich nichts in der inneren Organisation des Thieres geändert. Dem entsprechend — so kann man im Voraus schließen — müssen auch hier wieder unsere Thierchen jede Veränderung einzugehen vermögen, welche die freilebenden Thiere durchmachen können, das heißt, auch die Umwandlung in eine Sporocyste darf ihnen nicht unmöglich geworden sein. Die Theilungscyste wird diese Umwandlung aber schneller vollziehen können als die Dauercyste, die sich unter viel ungünstigeren Lebensbedingungen befindet.

Eines meiner Beobachtungsthierchen vom 49. Juli war in Theilung begriffen; man konnte dies aus dem hellen Protoplasmastreifen erkennen, der über den Äquator des Thierchens hinzog. Auch die Öffnung, welche der Theilungscyste eigenthümlich ist, war an dem einen Cystenpole nicht schwer zu erkennen.

Das Thierchen<sup>1</sup>, eine Colpoda Steinii, begann nun seine Umwandlung damit, dass es zunächst seine Theilungscyste, durch die Ausscheidung eines Velums verschloss. Darauf begann das wilde Rotiren wieder, welches wir bei der direkten Sporocystenbildung beobachtet haben. Während dieses Rotirens ging die Theilung rasch von statten, so dass an der Stelle des einen Thieres bald zwei in dem von beiden ausgestoßenen Vacuolenwasser umherjagten. Bald zeigte sich dann auch das Ansammeln und das Ausgestoßenwerden der von den aufgelösten Assimilationskörperchen herstammenden Harnsäure in jedem Thierchen. Am Ende des Vorganges lagen zwei kleine Cysten in dem weiten Velum; sie zeigten dasselbe hochgradige Opalisiren, das wir als äußerliches Kennzeichen der Sporocyste erkannt haben. Der ganze Vorgang hatte nicht mehr Zeit in Anspruch genommen als eine halbe Stunde. Unter diesen Umständen geht also die Theilung der Thiere bedeutend rascher von statten als in der eigentlichen Theilungscyste, und hört auch die Rotation während der Theilung nie auf, sie wechselt nur hin und wieder ihre Richtung, es fehlt also die Hauptpause. Auch die Cirkulation der Assimilationskörperchen tritt nur andeutungsweise auf.

---

Ist die Trennung der Thierchen in der Theilungscyste bereits

<sup>1</sup> Es hatte seine Nahrungsballen scheinbar schon ausgestoßen, ein letzter Rest derselben klebte der Innenwand der Cyste an und wurde bei der Ausscheidung des Velums zwischen diesem und der ursprünglichen Theilungscyste eingebacken.

durchgeführt, so modificirt sich der eben beschriebene Vorgang dahin, dass sich jedes der Theilthierchen nach dem Ausstoßen der Nahrungsballen mit einem eigenen Velum umgiebt. In dieses eingeschlossen macht es dann der Reihe nach alle Veränderungen durch, welche wir bei der direkten Sporocystenbildung beschrieben haben. In solchen Cysten platten sich die zweiten Vela gegen einander ab und erfüllen die ursprüngliche Theilungscyste so, dass vier geräumige Kammern entstehen. In diese sind dann die zierlichen lichtbrechenden Sporocysten eingelagert (Fig. 29).

Eine weitaus längere Zeit, ja zwei bis drei Tage, beansprucht ein in eine Dauercyste eingeschlossenes Thier, um sich in eine Sporocyste zu verwandeln.

Wenn man das Wasser auf einem Objektträger langsam hat verdunsten lassen, und sich die Colpoden in Folge dessen in Dauercysten eingehüllt haben, wird man meist eine größere Zahl solcher Cysten finden, welche an ihrem oberen Pole, da wo in der Regel die starre Vacuole liegt, eine Körnchenanhäufung erkennen lassen. Solche Dauercysten sind auf dem Wege der Umwandlung zur Sporocyste. Wenn man es gerade günstig trifft, sieht man dann, wie die pulsirende Vacuole von Zeit zu Zeit sich kontrahirt, — von einer Kontraktion zur anderen verläuft oft mehr als eine Stunde — und dann jedes Mal einen Theil der Körnchen, in denen man sofort die Harnsäure der Assimilationskörperchen wieder erkennt, nach außen wirft. Mit den Kontraktionen der pulsirenden Vacuole nimmt natürlich auch hier wieder der Körperumfang des Thieres ab. Während bei der direkten Sporocystenbildung die Thierchen mit einem Male ihre Harnsäure nach außen werfen, geschieht es hier nur ganz allmählich und desto langsamer, je mehr der Assimilationskörperchen bereits sich gelöst und ihre Harnsäure ausgeworfen haben. Wenn die letzten dunklen Harnkonkremente in den Velarraum hinausgestoßen sind, beginnt die Ausscheidung der Cyste. Die nun entstandene Sporocyste lässt sich in nichts mehr von den anderweitig und schnell entstandenen direkten Sporocysten unterscheiden. Sie hat die doppelten Hüllen und dasselbe stark opalisirende Aussehen derselben erlangt. Als Velum fungirt hier die Dauercyste.

Es ist bei diesem Vorgange einerlei, ob nur ein Thier in der Dauercyste, oder ob deren zwei oder vier in der sekundären Dauercyste (vgl. p. 572) vorhanden waren (Fig. 30).

Ich muss hier noch erwähnen, dass ich im Laufe meiner Untersuchungen viermal Dauercysten fand, welche bei ihrer Umwandlung in eine Sporocyste ein zweites Velum — vielleicht war das erste, die

frühere Dauercyste, schadhafte geworden — ausschieden, um dann doppelt geschützt, ihre Veränderungen fortzusetzen (Fig. 34). Der Inhalt der Sporocyste war in solchen Fällen durch nicht weniger als drei Hüllen geschützt.

Die Umwandlung einer Dauercyste in eine Keimcyste kann aber auch ohne Beihilfe der pulsirenden Vacuole ihren Verlauf nehmen. Es scheint sich dabei das Protoplasma im Innern der Cyste einfach zusammenzuballen; die Harnsäure wird in derartigen Fällen an ganz verschiedenen Stellen dieses Ballens nach außen gedrängt. Zwischen Velum und Protoplasmaugel sammelt sich wieder eine Flüssigkeit an, welche zweifellos mit der Vacuolenflüssigkeit identisch ist, aber hier nicht von einer Vacuole her stammt, sondern überall frei aus dem Körper austritt. Die Körpergrenzen des Thieres sind bei diesem Vorgang verschwommen; sie ließen in den von mir beobachteten Fällen keinen Kontour mehr erkennen, sondern ragten ziemlich unregelmäßig in den wassergefüllten Velarraum hinein (Fig. 32). Als mir zum ersten Male eine Cyste auf diesem Stadium zu Gesicht kam, hielt ich sie für abgestorben. Am dritten Tage aber zeigte sich, dass ich mich getäuscht hatte. Die Cyste lag nach 48 Stunden als typisch ausgeprägte Sporocyste unter dem Mikroskope. Später beobachtete ich dieselbe Erscheinung noch mehrere Male. Es wurde mir hierbei immer klarer, dass das sich kontrahirende Thier keine Membran (Pellicula BÜTSCHLI) mehr besitzen könne. Ich schloss daher damals, dass auch die übrigen in den Sporocysten verwandelten Thiere bei der Ausscheidung der inneren Cyste ihre Pellicula verlieren, was ich denn auf die oben (p. 577) angeführte Weise bestätigen konnte.

Es brauchen nicht immer alle Thiere der Theilungscyste ein und dieselbe Umwandlung einzugehen, sondern sie können sich von einander unabhängig in jede Cystenart einschließen. So kommen sehr complicirte Cysten vor, die manchmal in ihrer Entstehung schwer zu deuten sind. Ich habe folgende Komplikationen im Verlaufe meiner Untersuchungen angetroffen. Ich will die Theilthiere durch Brüche bezeichnen, so dass also  $\frac{1}{2} =$  ein aus Zweitheilung entstandenes Thier bedeutet;  $\frac{1}{2} \cdot \frac{1}{2}$  demnach zwei solcher Thiere; eine einfache Einklammerung soll bedeuten, dass sich das betreffende Thier in eine Dauercyste verwandelt hat, eine doppelte Einklammerung, dass das Thier zu einer Sporocyste geworden ist; ein Pfeil soll schließlich angeben, dass ein Thier ausgeschwärmt ist. Unter die Thiere, die sich erst sekundär getheilt haben, werde ich verbindende Striche setzen. So bedeutet z. B.  $\leftarrow \frac{1}{2} \cdot \left(\frac{1}{4}\right) \cdot \left(\left(\frac{1}{4}\right)\right)$ : das eine Theilthier einer zweitheiligen Cyste hat sich zum zweiten Male, also sekundär getheilt; die eine Theilhälfte

dieses sekundär getheilten Thieres ( $\frac{1}{4}$ ) ist zur Dauercyste geworden, die andere zur Sporocyste ( $(\frac{1}{4})$ ); das primäre Theilthier  $\frac{1}{2}$  hat sich nicht verändert und ist ausgeschwärmt ↖.

$$1) \left(\frac{1}{2}\right) \cdot \left(\frac{1}{2}\right) \text{ vgl. Fig. 25.}$$

$$2) \left(\frac{1}{4}\right) \cdot \left(\frac{1}{4}\right) \cdot \left(\frac{1}{4}\right) \cdot \left(\frac{1}{4}\right) \text{ vgl. Fig. 26.}$$

$$3) \left(\left(\frac{1}{4}\right)\right) \cdot \left(\left(\frac{1}{4}\right)\right) \cdot \left(\left(\frac{1}{4}\right)\right) \cdot \left(\left(\frac{1}{4}\right)\right) \text{ vgl. Fig. 27 und 29.}$$

$$4) \left(\frac{1}{4}\right) \cdot \left(\frac{1}{4}\right) \cdot \left(\frac{1}{8}\right) \cdot \left(\frac{1}{8}\right) \cdot \left(\frac{1}{8}\right) \cdot \left(\frac{1}{8}\right) \text{ vgl. Fig. 36.}$$

$$5) \left(\frac{1}{2}\right) \cdot \left(\frac{1}{2}\right).$$

$$6) \left(\frac{1}{4}\right) \cdot \left(\frac{1}{4}\right) \cdot \left(\frac{1}{4}\right) \cdot \left(\frac{1}{4}\right).$$

$$7) \left(\frac{1}{8}\right) \cdot \left(\frac{1}{8}\right).$$

$$8) \left(\frac{1}{2}\right) \cdot \left(\frac{1}{4}\right) \cdot \left(\frac{1}{4}\right).$$

$$9) \frac{1}{2} \cdot \frac{1}{8} \cdot \frac{1}{8} \cdot \frac{1}{8} \cdot \frac{1}{8}.$$

$$10) \left(\frac{1}{8}\right) \cdot \left(\frac{1}{8}\right).$$

Die Brüche geben hier gleichzeitig den Theil des Volumens vom ursprünglichen Thier an, welcher auf das Theilindividuum gekommen ist. Der Nenner kann nie eine ungerade Zahl sein, da bei den Colpoden (vgl. p. 565) nur Zwei- und Viertheilung vorkommt<sup>1</sup>. Wenn eine ungerade Zahl von Cysten in einer ursprünglichen Theilungscyste liegt, so sind entweder Thiere schon ausgeschlüpft, oder ein Theilthier (vgl. p. 572) ist eine sekundäre Theilung eingegangen, an welcher die anderen nicht Theil genommen haben. In solchen Fällen wird sich natürlich diese Thatsache immer an den Größenverhältnissen der eingelagerten Cysten erkennen lassen. Die Formel 7 bedeutet die sekundäre Achttheilung, sie ist aus einer viertheiligen Cyste entstanden, deren Individuen sich nochmals getheilt haben. Ich habe diesen Fall im Ganzen dreimal beobachtet, einmal nach Formel 7, zweimal nach Formel 10. MAUPAS<sup>2</sup> hat daher Unrecht, wenn er behauptet, STEIN<sup>3</sup> habe sich geirrt, es kämen achttheilige Cysten nicht vor. Sie kommen vor, entstehen aber allerdings immer erst sekundär.

### VIII. Die Weiterentwicklung der Sporocysten bis zur Ausbildung der elterngleichen Colpoden.

Ich habe auf den vorangehenden Seiten zu zeigen versucht, wie unsere Infusorien, die Colpoden, auf ganz verschiedenen Wegen Sporocysten

<sup>1</sup> BÜRSCHLI hat in seinem Protozoenwerke (I. c.) Taf. LXII die Fig. 8b und 8d, welche aus STEIN, »Die Infusionsthier etc.« entnommen sind, in der Tafelerklärung irrthümlich als drei- und siebentheilige Cysten bezeichnet. Sie sind nach STEIN vier- und achttheilig, nur ist jedes Mal eine »Specialcyste« (sekundäre Dauercyste) von den anderen verdeckt. »Drei oder sieben Specialcysten« gleicher Größe in einer Hülle sind bei Colpoda unmöglich.

<sup>2</sup> E. MAUPAS, »Étude des Inf.« etc. loc. cit. p. 442.

<sup>3</sup> STEIN, »Die Infusionsthier auf ihre Entw. unters.« I. c. p. 22.

cysten zu bilden im Stande sind, welche sich von den Theilungs- und Dauercysten durch ihr stark lichtbrechendes Aussehen, sowie durch den Besitz einer zweiten Schutzhülle, des Velums, schon äußerlich wesentlich unterscheiden. Ich hatte solche Cysten schon Anfangs Mai in größerer Menge aus trockenem Heu ausgewaschen, und dieselben, da ich in ihnen Colpodencysten vermuthete, in einer feuchten Kammer unter das Mikroskop gebracht. Die Cysten waren meist durch ihr Alter dunkel gefärbt, so dass ich damals die inneren Vorgänge nicht verfolgen konnte. Am dritten Tage aber zeigte sich, dass die Cysten sprüchtig wurden und Risse bekamen. Ich ließ sie von nun an nicht mehr aus den Augen, weil ich das Ausschlüpfen der jungen Colpoden aus den kleinen »Specialcysten«, das STEIN zu sehen nie Gelegenheit gehabt, beobachten wollte. Ich war daher sehr enttäuscht, als ich im Laufe des vierten Tages anstatt der erwarteten jungen Infusorien kleine rundliche Körperchen austreten sah, die sich hin und wieder nach der Art der Molekularbewegung vom Orte entfernten, dann aber zur Ruhe kamen und in Ruhe liegen blieben. Ich glaubte damals, ich habe anstatt der Colpodencysten andere Dinge, vielleicht Algen oder Pilzsporen beobachtet. Gleichwohl ließ ich unter zweien meiner Mikroskope diese rundlichen Körperchen liegen, um in Erfahrung zu bringen, was ferner aus ihnen entstehen würde; die anderen Mikroskope machte ich zur Weiterbeobachtung meiner lebenden Thierchen frei. Ich bemerkte nun an den beiden folgenden Tagen, dass genannte Körperchen nicht unbedeutend an Umfang zunahmen. Am siebenten Tage, also drei Tage nach ihrem Austritt aus der Sporocyste, hatten sie ungefähr das Dreifache ihres früheren Durchmessers erreicht, blieben nunmehr aber die kommenden Tage auf derselben Größe und zerfielen dann allmählich.

Ich hatte in der Folge das Austreten der kleinen Körperchen bald vergessen und stellte nie wieder Auswaschungsversuche von Heu an, nachdem sie mich, wie ich damals glaubte, einmal irregeführt hatten. Ich schlug nun andere Wege ein, um das Ausschlüpfen der jungen Colpoden beobachten zu können. Am 9. Juni legte ich zu diesem Zwecke ein Präparat, in welchem sich viele Colpoden befanden, auf einen mit feuchtem Fließpapier belegten und mit einer Glasglocke überdeckten Teller und ließ es hier langsam austrocknen. Am 11. Juni war es ausgetrocknet. Unter das Mikroskop gebracht, zeigte sich nun eine große Anzahl von Colpodencysten verschiedenen Aussehens, von ausgetrockneten Bakterienhaufen umgeben, in dem Präparate (Fig. 38). Ich ließ nun diese Cysten 14 Tage vollständig trocken, aber staubgeschützt auf dem Teller liegen.

Am 25. Juni Morgens 11 Uhr brachte ich sie wieder unter das

Mikroskop und leitete ihnen mittels der oben beschriebenen Capillarröhren Nährwasser zu. Am 26. Juni, also am folgenden Tage, schlüpften einige wenige vollausgebildete Colpoden aus den gekörneltten Cysten, die ich als Dauercysten beschrieben habe, aus. Die stark opalisirenden Cysten dagegen, die Sporocysten, blieben in Ruhe liegen, hatten sich aber merkwürdig verändert. Ihr Glanz hatte abgenommen, sie waren hellgrau geworden, dagegen zeigten sich 10 bis 12 kleine stark lichtbrechende Körperchen, die wie Öltröpfchen aussahen, auf der Innenmasse der Cyste vertheilt. An den beiden folgenden Tagen, am 27. und 28. Juni, wuchsen diese anfänglich äußerst kleinen Körperchen auf das Doppelte ihres ursprünglichen Durchmessers an, während der Inhalt der Cyste, welchem sie immer aufgelagert waren, ein immer helleres und wässeriges Aussehen erlangte. Am 28. Juni Mittags platzten einige Cysten; im Laufe des Nachmittags und des kommenden Vormittags folgten die anderen. Ich sah nun wieder dieselben stark opalisirenden Körperchen austreten, welche ich schon im Mai aus den, aus dem Heu stammenden, Cysten hatte auswandern sehen. Nun war ich sicher, dass diese Körperchen wirklich mit den Colpoden im Zusammenhange stehen mussten, da ja sonst keine Infusorien im Präparate gewesen waren. Entweder waren sie Keime von Colpoden selbst, was ich damals noch nicht glaubte, oder sie waren Keime von Schmarotzern; das Letztere schien mir das Wahrscheinlichere, ich dachte vor Allem an die durch J. VAN REES bekannt gewordenen Schmarotzer<sup>1</sup>, auch an Chytrideen und Saprolegnien. Ich beobachtete von jetzt ab diese Körperchen Tag für Tag bis zum 1. Juli. Sie wuchsen wieder an, starben aber ab, als sie eine bestimmte Größe erreicht hatten. An einem der groß gewordenen Körperchen glaubte ich eine amöbenartige Bewegung wahrgenommen zu haben; ich konnte aber damals nicht konstatiren, ob dies nicht eine Vorerscheinung des Zerfalls gewesen war, der kurz darauf eintrat.

In Wiederholung des Versuchs isolirte ich am 5. Juli aus einem Heuaufgusse, der Mitte Juni gemacht worden war, eine große Menge Colpoda cucullus, vertheilte sie auf 12 Objekträger und legte diese zur langsamen Austrocknung — wenn das Austrocknen zu rasch vor sich geht, zerfallen die Thierchen — wie früher auf einen, mit feuchtem Fließpapier belegten und mit einer Glocke überdeckten Teller. Auf einen zweiten derartigen Teller brachte ich fünf Uhrschälchen, die ebenfalls aus demselben Heuaufgusse mit einer ansehnlichen Zahl von Colpoda cucullus besetzt worden waren. Ich ließ nun diesmal meine

<sup>1</sup> J. VAN REES, »Über einige Fälle von Parasitismus bei Infusorien.« Diese Zeitschrift. Bd. XXXI.

Präparate und Uhrschälchen drei Wochen lang ausgetrocknet in Ruhe liegen. Erst am 26. Juli und an den drei folgenden Tagen legte ich die ausgetrockneten Präparate nach und nach auf meine Mikroskope und leitete ihnen Nährwasser zu. Ich will nun, ohne Mikroskope und Präparate des Weiteren zu bezeichnen, die Beobachtungen mittheilen, welche ich in der Folge zu machen Gelegenheit hatte. Gleichzeitig will ich aber alle Erscheinungen, die ich erst späterhin bei erneuten Beobachtungen zu erkennen vermochte, des Zusammenhanges wegen und der Kürze halber hier mit einfügen, ohne sie in Betreff der Beobachtungszeit aus einander zu halten.

Ich kann dies um so eher thun, als ich Alles, was ich mittheilen werde, mehrmals und deutlich gesehen habe. Auch hat Herr Professor Dr. GÖRTE die Güte gehabt, den wahren Sachverhalt meiner Angaben an meinen Präparaten zu prüfen, so dass ich mich in allen wesentlichen Punkten der folgenden Beobachtung auf seine Zustimmung berufen darf.

Die Weiterentwicklung der stark lichtbrechenden und, wie wir durch die Färbungsversuche (p. 578) erfahren haben, vollständig homogenen Sporocyste bis zum Austritte der kleinen Körperchen, erfolgt sehr unregelmäßig; schneller bei kleinen, langsamer bei großen, früher bei dünnwandigen, später bei dickwandigen Cysten. Sie wird dadurch eingeleitet, dass der stark lichtbrechende Glanz des Cysteninhaltes abnimmt und sich bei den kleineren Cysten auf acht bis zehn, bei den selteneren großen Sporocysten auf 20 bis 30 kleine Körperchen konzentriert. Diese Körperchen will ich nunmehr als »Sporen« bezeichnen, den übrigen Cysteninhalt aber, in welchem sie eingebettet liegen, will ich »den Sporoblast« nennen. Die Sporen liegen nun wie kleine Öltröpfchen der Oberfläche des Sporoblasten auf. In der Profilsansicht scheinen sie von dem Sporoblasten gleichsam abgeschnürt zu werden (Fig. 41), wenigstens kann ich mich nicht erinnern, jemals im Innern der Sporoblasten Sporen gesehen zu haben. In dieser Lage wachsen sie bis zu einer Größe von 0,00152—0,00304 mm innerhalb derselben Cyste an. Der Sporoblast ist dann fast durchsichtig wässerig geworden, und die Cystenwand zeigt Sprünge und Risse, welche dem Austreten der Sporen keine Schwierigkeiten mehr in den Weg legen. Der Austritt erfolgt in der Regel derart, dass der Sporoblast mit seiner aufgelagerten Sporen einfach aus den Spalten der Cyste hervorquillt. Der Sporoblast zerfällt alsdann bald in dem umgebenden Wasser und giebt so die Sporen frei; oder aber die Sporen wandern, wie von Molekularbewegung ergriffen, aktiv aus den Spalten der Sporocyste aus. In allen Fällen aber bleibt der Sporoblast zurück und zerfällt (Fig. 42 bis 44).

Es kann bei dem Austritte der Sporen vorkommen, dass das Velum die Sporocyste noch unverletzt umgiebt. In solchen Fällen werden dann die Keimchen zwischen Velum und Sporocystenwand so lange zurückgehalten, bis ersteres zerfällt (vgl. Fig. 43). Die ausgetretenen Sporen bleiben nun während ihres nächstfolgenden Wachsthumts meist in Ruhe liegen oder sie unterbrechen ihre Ruhe hier und da durch eine oscillirende Bewegung, welche sie an einen anderen Ort trägt. Doch habe ich solche Bewegungen auf diesem Stadium nie länger als höchstens eine oder eine halbe Stunde andauern sehen. Das Aussehen der Sporen ist immer noch das von stark lichtbrechenden Öltröpfchen; eine eigene Membran lässt sich nicht erkennen, eben so wenig wie ein Kern.

Die Sporen sind von ihrem ersten Auftreten auf dem Sporoblasten an absolut unfärbbar. Ich habe die Sporocysten unter der feuchten Kammer mehrere Stunden lang mit Karminessigsäure und anderen Reagentien behandelt, ohne auch jemals nur einen Schein von Färbung bei den Sporen zu erzielen. Der Sporoblast färbt sich dagegen, wenn die Sporen größer geworden sind, intensiver und schneller als vorher (p. 578). Nach längerem Einwirken von Osmiumsäure wird er fast vollständig schwarz, während die Sporen gänzlich ungetrübt und lichtbrechend bleiben; der Anblick einer solchen mit Osmiumsäure behandelten Sporocyste ist dann der einer durchlöcherten schwarzen Kugel.

Das Verhalten der Keimchen den Farbstoffen gegenüber ändert sich auch dann nicht, wenn sie ausgetreten sind; sie erweisen sich selbst den stärksten Färbemitteln gegenüber als vollständig indifferent. Anders ist es dagegen, wenn sie in ihrem freien Zustande größer geworden sind. Die Keimchen wachsen ja, wie ich bei Erwähnung meiner Beobachtungen im Mai bereits angedeutet habe, nachdem sie die Cyste verlassen haben; und zwar ist ihr Wachsthum ganz eigenartig. Fast macht es den Eindruck, als löse das Wasser, in welchem sie sich jetzt befinden, das kondensirte Plasma der Spore wieder auf. Es entsteht nämlich am Rande der stark lichtbrechenden Spore eine blässere Zone, die sich ständig vergrößert, und die ich die »Umbildungszone« nennen will<sup>1</sup>. Diese Umbildungszone (Fig. 45 und 46) verbraucht nun die stark lichtbrechende Substanz mehr und mehr, bis diese zu einem Punkt zusammengeschrumpft ist und schließlich ganz verschwindet. In Folge des Umbildungsvorganges haben die Sporen eine Größe von 0,01064 — 0,01216 mm erreicht; sie sehen nunmehr fast

<sup>1</sup> GÖRTE hat ähnliche Umbildungserscheinungen bei der Bildung des Nervensystems der Batrachier beobachtet: GÖRTE, »Entwicklungsgeschichte der Unke. p. 278. Leipzig 1875.

milchweiß aus und haben ihre Anfangs mehr oder weniger rundliche Gestalt mit einer unregelmäßig polygonalen vertauscht, welche sich hin und wieder zu ändern scheint; eine Spore, die des Morgens eine annähernd fünfeckige Gestalt zeigte, hat am Nachmittage ein beinahe dreieckiges Aussehen erlangt u. s. f.

Sobald derartige Gestaltveränderungen eintreten, ist für die Erhaltung der Spore der kritische Moment gekommen. In denjenigen Mikroskopen, welche nicht genügend mit Luft versorgt waren, starben und zerfielen die Sporen auf diesem Stadium alle in kurzer Zeit<sup>1</sup>; in dem ZEISS'schen Instrument aber, welches mit einer Luftleitung (vgl. p. 554) ausgestattet war, blieben sie am Leben. An diesen sah ich dann, dass die Gestaltveränderungen mehr und mehr zunahmen, bis ich eine deutliche Pseudopodienbildung wahrnehmen konnte, die keinen Zweifel mehr zuließ, dass aus den Sporen Amöben geworden waren. Außer den Pseudopodien bewiesen auch ein oder zwei pulsirende Vacuolen, welche allmählich in den groß gewordenen Sporen auftraten und in unregelmäßigen Zeitabschnitten zu pulsiren begannen, dass ich wirklich echte Amöben vor mir hatte.

Alle Arten von Farbstoffen wurden von den Amöben leicht angenommen; es ließen sich in ihnen mehr oder weniger deutlich zwei bis vier Kerne nachweisen, ohne dass bei der Kleinheit der Objekte eine besondere Kernstruktur zu beachten gewesen wäre. Sie stellen sich bei der Immersionsvergrößerung VII von SEIBERT (Oc. II) als einfache rothe Punkte dar. Auf welche Weise die Kerne in der zur Amöbe auswachsenden Spore entstehen, darüber kann ich nichts mittheilen, weil die Kerne am lebenden Thiere nicht sichtbar sind.

Ich habe in den Figuren (Fig. 49 *a—p*) verschiedene zu Amöben ausgewachsene Colpodensporen abgebildet. Ihre Pseudopodien sind von wechselnder Gestalt, meist spitz, wenn sie in Ruhe liegen oder nur langsam auf den Objektträger hin kriechen, sie werden öfters aber auch breit und lappig (Fig. 9), wenn die Thiere Nahrung (Bakterien) aufnehmen oder wenn sie sich schneller vom Orte bewegen wollen. Außerdem aber vermögen sie ein sehr langes flagellumartiges Pseudopodium aus ihrem Körper auszuschicken, durch dessen Schwingungen sie sehr schnell von einer Stelle zur anderen schwimmen können (Fig. 49 *n, m, p*). Sie sind in diesem Zustande von kleinen Monaden nicht zu unterscheiden. Sie vermögen ferner auch sich mit diesem Flagellum an Bakterienhaufen oder an den Objektträger festzusetzen

<sup>1</sup> Diese Mikroskope wurden dann täglich frisch mit dem in den Uhrsälchen reservirten Material versorgt. Die Uhrsälchen waren wieder mit Nährwasser gefüllt worden und wimmelten in Folge dessen von Colpodasporen aller Stadien.

(Fig. 50 a, b, c) und schaukeln sich dann oft unter Krümmungen dieses Stieles lange Zeit im Kreise herum, oder sie wiegen sich auf demselben wie ein Pendel hin und her; dann lassen sie wieder los und strudeln von dem Orte ihrer Anheftung sehr behende weg (Fig. 50 d), oder sie schicken aus ihrem kugeligen Körper wieder Pseudopodien aus und werden wieder zu einer Amöbe (Fig. 50 c). So können sie vom Amöbenzustand in den Flagellatenzustand übergehen und umgekehrt. Der Flagellatenzustand ist also keine neue Stufe in ihrer Entwicklung, es handelt sich hier um eine Metamorphose, welche sie in diesem Stadium scheinbar beliebig oft und auf beliebig lange Dauer eingehen können.

In den hervorgehobenen Punkten haben unsre Thierchen sehr viel Ähnlichkeit mit Cercomonaden, am nächsten scheinen sie den von STEIN (Organism. der Infusionsthierie III. Taf. I. Abth. V. Fig. 8—10, 11—13) abgebildeten *Cercomonas lobata* Dry und *Cercomonas obesa* Stein zu stehen; sie bleiben aber hinter diesen in ihrer Größe bedeutend zurück. Im Übrigen hat STEIN diese Larvenzustände der Colpoden jedenfalls auch schon beobachtet, ohne jedoch ihre Bedeutung erkannt zu haben. Denn, als er im April 1848 denselben Heuaufguss, welcher ihm das Material zu seiner Untersuchung über *Colpoda cucullus* (eigentlich *C. Steinii*) geliefert hatte, nach einem Monat wieder erneuert hatte, fand er in Gesellschaft von *Vorticella microstoma* häufig noch sehr viel kleinere Thierchen, welche einen äußerst feinen, aber durchaus nicht kontraktilen Stiel und einen runden, ovalen Körper besaßen, an dem weder ein Mund noch ein Wirbelorgan, noch überhaupt irgend eine Bewimperung wahrzunehmen war. Diese Thierchen schwankten um ihren Befestigungspunkt langsam pendelartig hin und her, rissen sich aber häufig von dem Körnchenhaufen, an welchem sie festsaßen, los und schwammen ziemlich behende davon<sup>1</sup>.

Unsere monadenartige Colpodenlarven wachsen bei ausgiebiger Bakteriennahrung sehr rasch auf 0,0152—0,01672 mm heran. Sie zeigen dann einen einzigen Kern, der selbst am lebenden Thiere deutlich sichtbar ist. Er ist kugelig und besitzt einen hellen breiten Kontour; er hat also hier schon die Form, welche er bei *Colpoda Steinii*

<sup>1</sup> Vgl. »Die Infusionsthierie auf ihre Entwicklungsgeschichte untersucht von FRIEDRICH STEIN.« p. 15 und 26. Leipzig 1854. Was das zahlreiche Auftreten der *Vorticella* in dem STEIN'schen Heuaufgusse anbelangt, so war es durch den erhöhten Fäulnisgrad des zum zweiten Male übergossenen Heues bedingt, dieser war auch Ursache davon, dass nur noch wenige Colpoden zur Ausbildung kamen. Die Vorticellen kommen in sehr faulem Wasser noch gut fort, die Colpoden dagegen nicht.

Maup. zeitlebens behält<sup>1</sup>. Es sind demnach die ursprünglichen zwei bis vier Kerne durch einen einzigen Kern ersetzt worden. Wie diese Reduktion der Kernzahl vor sich geht, ob alle vier Kerne zu einem einzigen sich vereinigen, ob bloß zwei mit einander verschmelzen und die beiden anderen ausgestoßen werden, oder ob schließlich nur ein Kern persistirt und die anderen zu Grunde gehen, ist mir gänzlich dunkel geblieben. Doch scheint die auffallende Größe des einen Kerns im Vergleich zur Kleinheit der vorher konstatierten vier Kerne darauf hinzuweisen, dass hier die Kerne in der That mit einander verschmolzen sind.

Sobald die Colpodenlarve einkernig geworden ist, kehrt sie seltener in ihren amöbenartigen Zustand zurück, sie ruht oft lange Zeit, auf ihrem Stielchen festsitzend, ohne jede Bewegung. Schließlich schwärmt sie fort, ruht dann wieder längere Zeit, oft zwei bis drei Stunden, ohne zu schaukeln oder zu pendeln und wiederholt dies, die Geduld des Beobachters oft auf eine harte Probe stellend, in großen Zeiträumen sehr oft. Endlich aber zieht sie ihr Stielchen und alle Pseudopodien ein und liegt nun, zu einer vollständigen Kugel zusammengeballt, regungslos da; nur das Schlagen der pulsirenden Vacuole, die jetzt immer in der Einzahl vorhanden ist und deren Pulsationen immer regelmäßiger werden, zeigt, dass noch Leben in dem runden Protoplasmaballen ist. Der milchweiße Hauch, der über die Monade ausgebreitet war, beginnt nun mehr und mehr zu schwinden; die Körnchen des Protoplasmas werden im selben Grade immer deutlicher sichtbar, so dass die Struktur der Kugel immer größere Ähnlichkeit mit dem der Ciliaten erlangt, auch eine Pellicula lässt sich jetzt mehr oder weniger deutlich erkennen; sie ist aber noch außerordentlich dünn und scheint erst in der Folge dicker zu werden. Nach fünf bis sechs Stunden etwa bemerkt man kleine Schwankungen an dem zusammengekuugelten kleinen Thierchen; es scheint sich bald von rechts nach links, bald umgekehrt um seine Achse zu drehen. Wenn man nunmehr das Mikroskop genau auf die Peripherie des Thierchens einstellt, gewinnt man den Anblick, als ob seine Oberfläche von einem leichten Wellenschlage ergriffen wäre; wie ein wogendes Kornfeld sinkt sie und hebt sie sich in ständigem Wechsel. Diesem Wogen der Oberfläche verdankt das Thierchen seine eben beobachtete Bewegung. Das Wogen verkündet die Bildung der Cilien, welche jetzt in allmählichem Verlaufe vor sich geht. Bald sind die Wimpern deutlich sichtbar, sie schwingen rasch und versetzen das Thierchen in eine schnelle

<sup>1</sup> Vgl. »Contribution à l'étude morphologique et anatomique des infusoires ciliés« par E. MAUPAS. I. c. p. 444.

Achsendrehung. An demjenigen Pole der Achse, wo bei dem ausgebildeten Infusor die längeren Stirnrandwimpern stehen, sind die Wimpern besonders stark und dicht gehäuft, sie fehlen aber an keiner Körperstelle. In diesem Zustande (Fig. 52) kann es davonstrudeln; in den weitaus häufigsten Fällen aber bleibt es am Platze, um eine zweite Veränderung zu erfahren, die es erst zu einer richtigen Colpoda werden lassen soll. Diese Veränderung tritt wenige Minuten später ein, nachdem die Cilien gebildet worden sind. Es sinkt nämlich, etwa 30° unterhalb der längeren Stirnwimpern, die Körperoberfläche etwas ein, während gleichzeitig unterhalb dieser Einstülpung ein dicker Wulst entsteht (Fig. 53). Der Wulst zerspaltet sich sehr schnell in einzelne Wimpern und bildet so einen Peristomwimpernbüschel. Aus der Einsenkung aber ist das Peristom geworden. Wir haben nun ein kugliges, mit einem Peristom ausgestattetes Ciliat vor unseren Augen entstehen sehen. Wenn wir dieses jetzt noch einige Minuten oder eine Stunde etwa unter dem Mikroskop verfolgen — es ist dies nicht schwer, weil sich die Thierchen bei ihrer Weiterbewegung stets um sich selbst drehen und in Folge dessen nur mit geringer Geschwindigkeit vom Orte wegkommen — so sehen wir bald, wie es sich allmählich in die Länge streckt und vollständig das Aussehen einer kleinen Colpoda erlangt (vgl. Fig. 53—56). Der Peristomwimpernbüschel ist eine larvale Bildung, die den Colpoden im Laufe des Wachstums und der fortdauernden Theilung verloren geht; bei ausgewachsenen Colpoden ist er niemals anzutreffen, wie dies STEIN schon richtig erkannt hat<sup>1</sup>.

*Colpoda Steinii* verweilt oft recht lange in seinem kugeligen, durch das Peristombüschel außerdem gekennzeichneten Jugendstadium; man sieht oft recht ansehnliche Thiere, die dasselbe noch nicht verlassen haben (Fig. 57). Ich habe mich in der Litteratur umgesehen, ob nicht etwa solche kugelige Jugendcolpoden als eine besondere Art beschrieben sind, es ist mir aber derart nichts bekannt geworden. Vielleicht hat man sie wegen ihrer kugligen Gestalt für Colpoden gehalten, die im Begriffe stehen, sich zu encystiren. Dies wäre aber durchaus irrig, sie theilen sich und encystiren sich nach meinen Beobachtungen — ich habe sie oft sehr lange unter dem Mikroskope verfolgt — niemals ohne vorher die gewöhnliche Colpodagestalt angenommen zu haben.

Werfen wir nunmehr einen kurzen Rückblick auf die mitgetheilten Beobachtungen, so waren wir im Stande, Folgendes zu ermitteln:

Die Assimilationskörperchen lassen zwei Bestandtheile unter-

<sup>1</sup> FRIEDRICH STEIN, »Die Infusionsthierchen auf ihre Entwicklungsgeschichte untersucht, p. 17.

scheiden: eine äußere hellere Zone, die Assimilationszone, und einen central gelegenen dunkleren Theil, in welchem ich Harnsäure nachgewiesen habe. Diese Harnsäure wird als Endprodukt des Stoffwechsels aufgespeichert und wird nach Auflösung der Assimilationszone im Entoplasma durch die Vacuole nach außen gestoßen. Der Assimilationsprocess geht nur unter Zutritt von sauerstoffhaltigem Wasser vor sich. Athmung und Assimilation sind zu einem Prozesse vereinigt.

Fernerhin mussten wir drei Arten von Cysten unterscheiden: 1) die Theilungscyste, 2) die Dauercyste und 3) die Sporocyste.

1) Die Theilungscyste ist durch eine Öffnung ihrer Wandung, durch die Anwesenheit von Nahrungsbällen im Entoplasma, durch das ungestörte Weiterpulsiren der Vacuole und den Theilungsvorgang charakterisirt.

2) Die Dauercyste zeigt keine Öffnung, sie enthält keine Nahrungsbällen, die Vacuole pulsirt nicht weiter, sondern kommt entweder in ihrer Systole oder in ihrer Diastole zum Stillstande. Eine Theilung findet nicht statt.

3) Die Sporocyste ist zum Unterschiede von den beiden andern Cystenarten durch zwei (bisweilen drei) Hüllen geschützt. Ihr Inhalt lässt von der ursprünglichen Organisation der Colpoden gar nichts mehr erkennen. Die Assimilationskörperchen zerfallen, ihre Harnsäure wird ausgestoßen; die Sarkode ist durch den Verlust von wässriger Substanz, des Vacuolenwassers, auf das Achtfache verdichtet worden; der Kern ist nicht mehr nachweisbar, und selbst die Körperwandung fehlt allem Anscheine nach.

Diese verschiedenen Cysten konnten sich unter besonderen Umständen in der Weise in einander verwandeln, dass:

- 1) die Theilungscyste zur Dauercyste und Sporocyste,
- 2) die Dauercyste zur Sporocyste werden konnte, während
- 3) die Sporocyste von jeder Umwandlung in eine andre Cystenart ausgeschlossen ist.

Die Umwandlung der Dauercyste zur Sporocyste konnte auf zwei Arten geschehen, entweder konnten die Harnsäurekrümel der Assimilationskörperchen und die wässrige Flüssigkeit durch die Vacuole langsam ausgestoßen werden, oder beide traten an allen Stellen der Körperperipherie allmählich in den Velarraum hinaus.

Von der Sporocyste haben wir keinerlei Umwandlungen in andere Cystenarten kennen gelernt. Es ist dies sehr begreiflich, weil wir aus der vollständigen Rückbildung der Organisation, welche das Thier bei seiner Umbildung zur Sporocyste erfahren hat, auf ein Ende seines individuellen Lebens schließen können.

### Schematische Übersicht über die Veränderungen, welche die Colpoden bei den verschiedenen Cystenbildungen erfahren

		I. Theilungscyste	II. Dauercyste	III. Sporocyste
Erstes Anzeichen		Die mehr oder weniger geradlinige Bewegung wird häufig von Rotation unterbrochen.	Die Thiere jagen mit großer Hast durch das Gesichtsfeld des Mikroskops.	Die Thiere meist noch hastiger als bei der Dauercystenbildung.
		Die Nahrungsballen bleiben im Innenkörper des Thieres.	Die Nahrungsballen werden ausgestoßen.	Die Nahrungsballen werden ausgestoßen.
Während der Ausscheidung der Hüllgelatine und ihrer Erstarrung		Rotation um die Körperlängsachse oder Ruhe; daher: Pulsirende Vacuole immer an derselben Stelle, dadurch Öffnung in der Cystenwand.	Rotation um ständig wechselnde Achsen, daher: Pulsirende Vacuole kommt immer an einer anderen Stelle zur Entleerung; dadurch keine Öffnung in der Cystenwand.	Rotation um ständig wechselnde Achsen, daher: Pulsirende Vacuole an wechselnder Stelle, dadurch keine Öffnung in der Cystenwand.
	Während und nach der Erstarrung der Cystenwand	<p>Rotation Cilien</p> <p>Vacuole</p> <p>Körpervolumen</p> <p>Assimilationskörperchen</p>	<p>Rotation um vollständig wechselnde Achsen. Die Cilien schwinden.</p> <p>Vacuolentempo nimmt rasch ab, und wird = 0, wenn die Cystenwand ganz erhärtet ist und kein Wasser mehr in den Infusorienkörper eindringen kann.</p> <p>Das Körpervolumen ändert sich nicht.</p> <p>Die Assimilationskörperchen bleiben unverändert im Innenkörper des Thieres.</p> <p>Ende der Dauercystenbildung</p>	<p>Rotation um ständig wechselnde Achsen. Die Cilien bleiben bestehen.</p> <p>Vacuolentempo unverändert; da aber keine Öffnung in der Cystenwand vorhanden ist, durch welche Ersatzwasser in den Infusorienkörper eindringen kann, nimmt das Körpervolumen des Thieres ab, und es entsteht demgemäß ein Zwischenraum zwischen Cyste (= Velum) und dem Tier, in welchen das Vacuolenwasser ausgestoßen wird.</p> <p>Die Assimilationskörperchen geben ihre Assimilationszone an das Entoplasma ab; ihre Harnsäure tritt zu einem Ballen zusammen und wird von der Vacuole in den Velarraum ausgestoßen.</p>
Weitere Veränderungen		Schwund der Cilien vollendet: Hauptpause, Circulation der Nahrungsballen und Assimilationskörperchen. Bildung der Theilwände und Theilkerne, Neubildung der Vacuolen in den Theilthieren.		Verminderung des Körpervolumens auf $\frac{1}{3}$ des ursprünglichen Umfanges.  Zerfall und Auflösung des Kernes, Schwinden der Pellicula.

## Die versch. Cystenbildungen u. die Entwicklungsgesch. der holotr. Infusoriengatt. Colpoda. 595

	I. Theilungscyste	II. Dauercyste	III. Sporocyste
Weitere Veränderungen	Neubildung der Cilien. Ausschwärmen von zwei oder vier Theilthieren durch die Cystenöffnung.		Vollständiges Homogenwerden des verdichteten Protoplasmas. Ausscheidung einer zweiten Cystenwand, der eigentlichen Sporocystenwand.
Äußere Erkennungszeichen	Cystenwand einfache von wechselnder Stärke, mit Öffnung von einem Pole. Mehrere Theilthiere (zwei bis vier) in der Cyste. Mit Nahrungsbällen. Mit Assimilationskörperchen. Die pulsirende Vacuole schlägt im gewöhnlichen Tempo.	Cystenwand einfach, meist dick, ohne Öffnung. Ein Thier in der Cyste. Ohne Nahrungsbällen. Mit Assimilationskörperchen. Die pulsirende Vacuole in dilatirtem Zustande am oberen Cystenpole, oder zusammengefallen und dann nicht sichtbar. Pulsirt nicht.	Mit doppelten Cystenwänden (Velum und Sporocystenwand) ohne Öffnung. Vollständig homogener opalisirender Inhalt. Ohne Nahrungsbällen. Ohne Assimilationskörperchen. Die pulsirende Vacuole fehlt gänzlich.
Zweck	Schutz während der Bildung von zwei bis vier Theilthieren.	Schutz vor Austrocknung.	Sporenbildung.
beobachtete Zeitdauer	2—12 Stunden.	4—4 Stunden.	1/2—1 Stunde.

GOETTE hat diesen Zustand der Sporocyste vor ihrer Weiterentwicklung zuerst bei *Actinosphaerium* erkannt und denselben für alle Monoplastiden angenommen<sup>1</sup>.

Ich bin in der Lage, diese Ansicht durch eine weitere Beobachtung zu stützen. Im Anfange des December hatte ich eine größere Anzahl von *Stylonichia* sp. in einem Uhrschildchen isolirt und sie der allmählichen Austrocknung ausgesetzt. Am 2. Tage konnte ich die Sporocystenbildung dieser Thiere beobachten. Neben vielen Dauercysten, welche an ihren dilatirten Vacuolen erkennbar waren, bemerkte ich zwei *Stylonichien* in Ruhe am Platze liegen, welche auffallend lange Cilien zeigten; ich fasste sie schärfer ins Auge und bemerkte dann auch bald, wie ihr Körpervolumen mit den Pulsschlägen der Vacuolen abnahm, während die Cilien ihre ursprüngliche Größe nicht geändert hatten, so dass sie hierdurch weitaus länger als gewöhnlich erschienen. Auch die Harnsäure der Assimilationskörperchen trat bald im Körper zusammen und wurde ins äußere Wasser ausgestoßen (Fig. 60).

<sup>1</sup> ALEXANDER GÖTTE, »Über den Ursprung des Todes.« p. 57. Hamburg und Leipzig 1883.

Nachdem sich das Thier kuglig kontrahirt und seine Cilien pseudopodienartig eingezogen hatte, schied es eine einfache Cyste aus. Der Kern zerfiel hierauf in der stark opalisirenden Cyste in ungleich große Theilstücke, welche alsbald nicht mehr nachweisbar waren. Ich kann weitere Details nicht angeben, weil der ganze Vorgang bei sehr schwacher Vergrößerung (HARTNACK Oc. II. Obj. 4) wegen der Größe des Uhrschildchens verfolgt werden musste. Das Wesentliche der Sporocystenbildung, die Ausscheidung der wässerigen Substanz, das Zerfallen der Assimilationskörperchen, das Verschwinden des Kerns konnte aber zweifellos festgestellt werden. Dass bei *Stylonichia* die Velumbildung fortfällt, hängt vielleicht damit zusammen, dass diese Thiere auch bei ihrer Theilung keine Cyste ausscheiden; auch EVERTS hat bei seinen Vorticellencysten<sup>1</sup> nur eine Cystenwand beschrieben.

ALLMANN<sup>2</sup>, der ebenfalls das Auftreten der Sporen in Vorticellencysten gesehen, aber die Weiterentwicklung derselben zu ausgewachsenen Vorticelliden nur vermuthet und nicht verfolgt hat, beobachtete dagegen auch bei den Vorticellen Sporocysten mit zwei Hüllen. Vielleicht kommt beides neben einander vor und die zweihülligen Cysten stellen eine Art Rückschlag dar; vielleicht aber auch war das Velum bei den EVERTS'schen Cysten bei seiner leichten Zerstorbarkeit zu Grunde gegangen.

Ich glaube, dass die Weiterentwicklung der Colpodasporen, wie ich sie im Vorstehenden mitgetheilt habe, durch die Beobachtungen, welche EVERTS an *Vorticella microstoma* gemacht hat, eine erwünschte Bestätigung erfährt. Die Entstehung der Sporen als einfache Zerfallprodukte des Kerns muss ich EVERTS gegenüber allerdings, wie schon hervorgehoben, auf das entschiedenste zurückweisen. In beiden Fällen treten aber erstens kleine Kügelchen (Sporen) aus der Cyste aus, welche bei Colpoda den Kern und jede Pellicula vermissen lassen und auch bei *Vorticella* nach EVERTS »keinerlei Differenzirungen zeigen«. Zweitens nehmen dann, hier wie dort, die Sporen unter Umbildungserscheinungen an Umfang zu — bei Colpoda geht diese Umbildung an der Peripherie der Spore vor sich (Umbildungszone). Bei *Vorticella* vollzieht sie sich nach EVERTS' Angaben an verschiedenen Punkten des Innenkörpers der Spore. Bei beiden Infusorienarten zeigen die Sporen drittens Bewegungserscheinungen. Sie werden bei Colpoda zu Amöbo-

<sup>1</sup> EVERTS giebt als Bildungsdauer seiner Cysten zwei bis drei Tage an; [sie scheinen also indirekt gebildet worden zu sein, worauf auch die vorangehende Theilung der Thiere zu deuten scheint.

<sup>2</sup> Report of the forty-second meeting of the British association for the advancement of science. Report 1872, p. 130. London 1873.

flagellaten, die sich erst später in jugendliche Colpoden umwandeln. Bei *Vorticella* zu »*Trichodina*« (?) EVERTS, welche in ähnlicher Weise zu Vorticellen werden.

Die Entwicklung der Colpoda zeigt, wie mir scheint, dass das biogenetische Grundgesetz auch für die Entwicklungsgeschichte der Monoplastiden Geltung hat:

1) das kernlose Sporenstadium, darauf 2) der vielkernige, dann 3) der einkernige Amöboflagellatenzustand, 4) schließlich die jugendliche Colpoda selbst.

Dass ein vielkerniges Stadium dem einkernigen Zustande vorausgeht, spricht dafür, dass in der That, wie BÜRSCHLI<sup>1</sup> schon geglaubt hat, die vielkernigen Amöben ursprünglicher als die einkernigen Amöben und letzere von den ersteren abzuleiten sind. Der Umstand, dass sich die Amöben spontan in flagellatenähnliche Thiere umwandeln können, beweist aber aufs Neue, wie eng verwandt die Amöben mit den Flagellaten sind.

Die Colpoden stellen jedenfalls eine sehr ursprüngliche Ciliatenform dar. Schon der Bau des Kerns, der bei *Colpoda Steinii* zeit lebens bläschenförmig bleibt und ganz das Aussehen eines Flagellatenkernes hat, weist im Gegensatz zu dem Bau anderer Infusorienkerne auf die Flagellaten hin; auch die Theilung in Cysten dürfte vielleicht eine von dieser Monoplastidengruppe her ererbte Eigenthümlichkeit sein. Ich glaube daher, dass wir aus der Entwicklungsgeschichte der Colpoden uns den Weg konstruiren können, auf welchem die »holotrichen Ciliaten« aus den Flagellaten hervorgegangen sind. Gerade die Larvenform der Amöboflagellate scheint diesen Übergang zu vermitteln.

In der Art wie die Sporen gebildet werden, zeigen die Colpodasporencysten viele Anknüpfungspunkte an die Gregarinen und Coccidien. Auch hier verschwindet nach den Angaben der meisten Forscher zuerst der Kern. Eine doppelte Hüllenbildung ist öfters beobachtet worden. Auch bei der Sporenbildung (Sporulation) der Gregarinen wird keineswegs der ganze encystirte Plasmaballen verbraucht. Der größere Theil des encystirten Leibes bleibt wie der Colpodasporoblast nach dem Auswandern der Sporen dem Zerfalle überlassen zurück. Die wenigen Fälle, wo der gesammte Inhalt der Sporocyste<sup>2</sup> in Sporen zu zerfallen scheint, sind noch viel zu wenig bekannt, um hier in Betracht kommen zu dürfen.

Die Pseudonavicellenbildung der Gregarinen ließe sich vielleicht

<sup>1</sup> BÜRSCHLI, »Beiträge zur Kenntnis einiger Flagellaten und einiger verwandter Organismen.« Diese Zeitschr. Bd. XXX. p. 277.

<sup>2</sup> z. B. bei den Monocysten der Regenwürmer. Komplete Sporulation SCHNEIDER.

so erklären, dass bei den Gefahren des parasitischen Lebens, welches die Gregarinen führen, die Spore eine frühe Theilungsfähigkeit erlangt hat, welche unter der besonderen Modifikation der Pseudonavicellenbildung auftritt und der Gattung eine größere Erhaltungsmöglichkeit sichert. Auch EVERTS hat »bei *Vorticella* Theilungen im *Trichodina-stadium*« beobachtet, vielleicht ist diese Theilung mit der Pseudonavicellenbildung aus einer Wurzel entsprungen.

Selbst die Entstehung der Colpodasporen auf der Oberfläche des encystirten Plasmaballens hat große Ähnlichkeit mit derjenigen von *Monocystis* und *Stylorhynchussporen*, von denen BÜTSCHLI sagt: »dass sie als helle durchsichtige Plasmaperlen von der Oberfläche hervorsprossen«<sup>1</sup>. Auch Kerne sind, wie bei den Colpodasporen, von den weitaus meisten Gregarinen sporen trotz aller Bemühungen, wenigstens in der ersten Zeit, noch nicht nachgewiesen worden. Die Weiterentwicklung der Gregarinen sporen ist in noch keinem einzigen Falle mit genügender Sicherheit nachgewiesen worden, doch scheinen manche, wie unsere Colpodasporen, sich zuerst in Amöben zu verwandeln<sup>2</sup>.

Gewiss würden sich auch bei den anderen Monoplastidengruppen noch zahlreiche Anknüpfungspunkte an die im Vorstehenden mitgetheilte Entwicklungsgeschichte der Colpoden auffinden lassen. Ich will mich aber damit begnügen, auf die möglichen Verwandtschaftsbeziehungen zwischen Flagellaten und Gregarinen und den holotrichen Infusorien hingewiesen zu haben, zumal alle sicheren Beobachtungen über die Entwicklungsgeschichte anderer Monoplastiden nicht über die Bildung von Schwärmzellen hinausgehen.

Conjugationszustände habe ich während der langen Reihe meiner Untersuchungen über die Colpoden nicht angetroffen. Einmal traf ich eine Cyste mit zwei Thieren an, deren Wand eine ringförmige Einbuchtung erkennen ließ. Vielleicht war sie von zwei an einander gelagerten Thieren, welche in Conjugation begriffen waren, ausgeschieden worden. Die Thiere verließen bald darauf, nachdem ich sie aufgefunden hatte, die Cyste, so dass ich nicht entscheiden konnte, ob die Cyste nicht bloß eine anormale Theilungscyste war. Jedenfalls ist die Conjugation kein nothwendiges Postulat für die Fortpflanzung der Colpoden, sonst hätte sie mir sicher bei meinen zahlreichen Beobachtungen öfters zu Gesicht kommen müssen.

Zum Schlusse ist es mir eine angenehme Pflicht, meinem hochgeschätzten Lehrer, Herrn Prof. Dr. ALEXANDER GOETTE für das große In-

<sup>1</sup> O. BÜTSCHLI, l. c. p. 543.

<sup>2</sup> O. BÜTSCHLI, l. c. p. 533.

teresse, welches er für meine Beobachtungen ununterbrochen an den Tag legte, sowie für die durch Rath und That erwiesene Beihilfe bei den manchmal anstrengenden Untersuchungen meinen aufrichtigen Dank auszusprechen.

Straßburg i. E., den 30. Januar 1888.

### Erklärung der Abbildungen.

Sämmtliche Abbildungen, mit Ausnahme von Fig. 38 und 58—63, sind unter 450facher Vergrößerung dargestellt; Fig. 38 ist etwa 250mal vergrößert, die Fig. 58 bis 63 aber wurden unter Vergrößerung HARTNACK, Oc. II, Obj. IV entworfen.

Die Abbildungen Fig. 14—24 und 51—57 beziehen sich auf Colpoda Steinii, die anderen auf Colpoda cucullus. Die letzten Fig. 58—63 stellen die Sporocystenbildung von Stylonichia sp. dar.

#### Bedeutung der Buchstaben.

*A*, Assimilationskörperchen;

*D*, Dauercystenwand;

*G*, gelatinöse Masse, welche zur Cystenwand erhärtet;

*H*, Harnsäurekrümel;

*K*, Keimchensporen;

*N*, Nahrungsballen;

*Oe*, Öffnung der Theilungscyste;

*Sp*, Sporoblast;

*Th*, Theilungscystenwand;

*V*, pulsirende Vacuole;

*Ve*, Velum;

*xx*, Körperlängsachse, um welche zu Anfang der Bildung der Theilungscyste die Rotation erfolgt.

#### Tafel XXXVI.

Fig. 1. Eine normale Colpoda cucullus mit Nahrungsballen (*N*) und Assimilationskörperchen (*A*).

Fig. 2. Bildung einer ovalen Theilungscyste; das Thier rotirt um seine Körperlängsachse *xx*, die pulsirende Vacuole (*V*) bleibt dadurch an ein und derselben Stelle und bewirkt durch ihre Expulsionen die Bildung einer Öffnung (*Oe*) in der ausgeschiedenen Cystenwand (*G*).

Fig. 3. Bildung einer runden Theilungscyste, das Thier hat sich kugelig kontrahirt, sonst wie Fig. 2.

Fig. 4. Theilungscyste mit vier Theilthieren. Die Theilthiere sind nach dem Tetraeder geordnet, das vierte Theilthier wird von den anderen verdeckt.

Fig. 5. Eben so, doch die Theilthiere anders gelagert.

Fig. 6. Eine ovale zweitheilige Cyste; in der Mitte die blasse Zone, welche der Bildung der Theilwand vorausgeht.

Fig. 7. Eben so, Theilthiere mit großen Nahrungsbällen im Innern.

Fig. 8. Schematische Darstellung der Bahnen, in welchen die Assimilationskörperchen während der Hauptpause cirkuliren.

Fig. 9 und 10. Ausschlüpfen der Theilthiere aus den Öffnungen der Theilungscysten.

Fig. 11. Ein Thier, welches vor der Dauercystenbildung seine Nahrungsbälle ausstößt.

Fig. 12. Eine Dauercyste, die pulsirende Vacuole (*V*) ist in Dilatation am oberen Cystenpole sichtbar.

Fig. 13a. Eine kleine Dauercyste mit dilatirter Vacuole (*V*).

Fig. 13b. Eine kleinere Dauercyste, die pulsirende Vacuole ist zusammengesunken und deshalb nicht sichtbar.

Fig. 14—24. Direkte Sporocystenbildung.

Fig. 14. Ein Thier, welches seine Nahrungsbälle ausgeworfen hat.

Fig. 15. Das Thier hat sich zu einer Kugel kontrahirt.

Fig. 16. Die äußere Hülle (*Velum*) ist ausgeschieden worden. Die Assimilationskörperchen (*A*) haben ihre helleren Zonen zum Theil schon an das Entoplasma abgegeben, ihre Harnsäure beginnt sich in Häufchen zu sammeln.

Fig. 17—20. Durch die Thätigkeit der pulsirenden Vacuole vermindert sich das Körpervolumen des Thierchens mehr und mehr; das Thier rotirt in der von ihm ausgestoßenen Vacuolenflüssigkeit.

Fig. 21. Die Harnsäurekrümel der Assimilationskörperchen haben sich zu einem Ballen vereinigt und werden von der pulsirenden Vacuole nach außen geworfen.

Fig. 22. Die pulsirende Vacuole ist verschwunden, das stark verdichtete Thier beginnt die eigentliche Sporocystenwand auszuscheiden.

Fig. 23. Die Cilien sind eingezogen worden; die Sporocystenwand ist erhärtet.

Fig. 24. Fertige Sporocyste. *Ve*, Velum; *C*, Sporocystenwand; *H*, die ausgestoßene Harnsäure.

Fig. 25—37. Sekundäre Umwandlung verschiedener Cystenarten.

Fig. 25. In eine Dauercyste verwandelte Theilungscyste. Die Trennung der Theilthiere war bei der Umwandlung in eine Dauercyste noch nicht vollendet. *Th*, ursprüngliche Wand der Theilungscyste; *D*, später entstandene Hülle der Dauercyste, welche die Öffnung (*Oe*) verschließt. Die Vacuolen (*V*) in Dilatation.

Fig. 26. Desgleichen. Die Theilung des Thieres war bei der Umwandlung schon durchgeführt; in Folge dessen hat jedes Theilthier eine eigene Dauercystenwand (*D*) ausgeschieden.

Fig. 27 und 29. Umwandlung von Theilungscysten in Sporocysten.

Fig. 27 und 28. Die Theilthiere trennten sich (Fig. 27) erst im Laufe der Umwandlung; daher nur ein gemeinsames Velum (*Ve*).

Fig. 29. Die Theilthiere waren während der Umwandlung bereits getrennt. Jedes Thier hat ein eigenes Velum (*Ve*) gebildet.

Fig. 30—32. Sekundäre Umwandlung von Dauercysten in Sporocysten.

Fig. 30. Eine sekundäre Dauercyste wandelt sich in eine Sporocyste um. Die Dauercystenwand fungirt als Velum. Die pulsirenden Vacuolen stoßen allmählich in langen Zwischenzeiten die Harnsäurekrümel der Assimilationskörperchen aus.

Fig. 31. Eben so, späteres Stadium; das Körpervolumen des Thieres hat sich schon bedeutend verringert.

Fig. 32. Die Umwandlung geschieht ohne Beihilfe der pulsirenden Vacuole;

die wässerige Flüssigkeit und die Harnsäurekrümel treten an allen Stellen der Körperperipherie aus, welche keine Pellicula mehr erkennen lässt.

Fig. 33. Sporocyste eines Thieres, welches vorher mit Karmin gefüttert worden war (mit der Camera lucida gezeichnet). Das Thier hatte erst eine ovale Theilungscyste (*Th*) ausgeschieden, theilte sich aber nicht, sondern verwandelte sich in eine Sporocyste, das sekundäre Velum (*Ve*) enthält noch die rothgefärbte Vacuolenflüssigkeit. *H*, ausgestoßener Harnsäureballen.

Fig. 34. Eine Sporocyste mit zwei Vela (*Ve*, und *Ve*,).

Fig. 35. Eine sich zur Sporocyste umwandelnde Theilungscyste hat ein zweites Velum (*Ve*,) ausgeschieden.

Fig. 36. Eine ursprüngliche Theilungscyste mit vier Theilthieren, von denen sich zwei nochmals getheilt und alle Thiere sich mit Dauercysten sekundär umkleidet haben.

Fig. 37. Wie Fig. 27; im Innern der Sporocysten sind schon Sporen gebildet; das Velum ist geplatzt; die Sporocysten treten aus.

Fig. 38. Eine Zusammenhäufung verschiedener Cystenarten, wie sie sich öfters in meinen Präparaten fand.

Fig. 39—57. Die Entwicklung der Colpoden aus den Sporocysten.

Fig. 39. Eine Sporocyste, welche ihr Velum verloren hat.

Fig. 40. Eine Sporocyste mit unversehrtem Velum. *K*, Sporen.

Fig. 44. Die Sporen (*K*) scheinen von den Sporoblasten abgeschnürt zu werden.

Fig. 42—44. Austritt der Sporen (*K*) und Zerfall der Sporoblasten (*Sp*).

Fig. 45 und 46. Wachsthum der Sporen durch Größerwerden der Umbildungszone (*U*).

Fig. 47. Die lichtbrechende Substanz der Spore ist auf ein Minimum reducirt.

Fig. 48. Erste Gestaltveränderungen der Sporen; sie zeigen nach Behandlung mit Färbemitteln zwei bis vier punktförmige Kerne (*n*).

Fig. 49 und 50. Amöboflagellatenzustand der Colpodasporen.

Fig. 51. Eine zusammengekegelte Amöboflagellate in Ruhe liegend.

Fig. 52. Dasselbe Thier; die Cilien beginnen sich zu bilden, die Kugel beginnt langsam zu rotiren.

Fig. 53. Bildung des larvalen Peristomwimperbüschels. *P*, Peristomeinsenkung; *W*, Wulst, aus welchem der Wimperbüschel entsteht.

Fig. 54—56. Umbildung der Larve zur fertigen Colpoda.

Fig. 57. Ein Thier, welches auf einem larvalen Stadium stehen geblieben ist.

Fig. 58—63. Die Sporocystenbildung von *Stylonichia* sp.

Fig. 58. Beginn der Auflösung der Assimilationskörperchen.

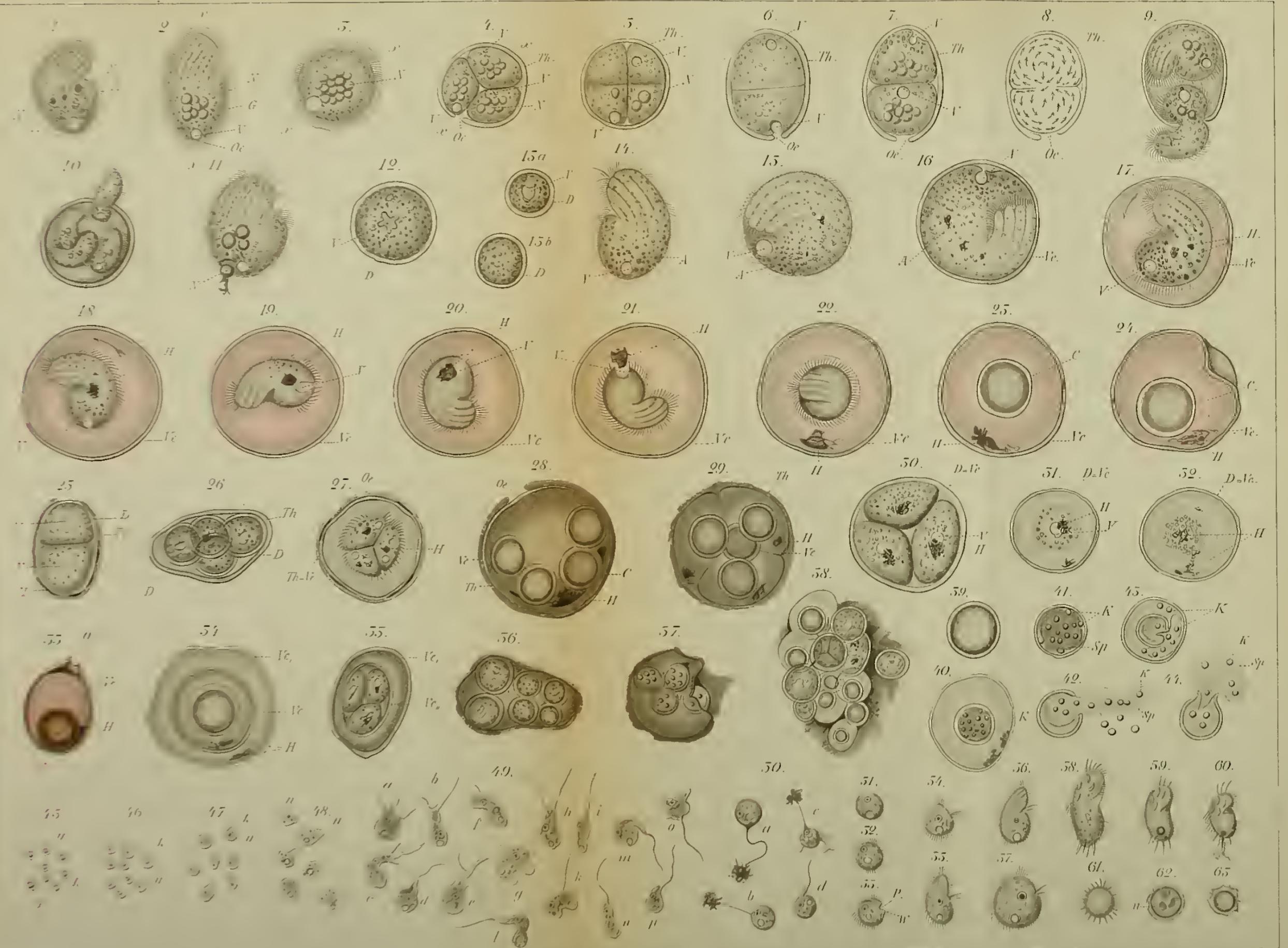
Fig. 59. Die Harnsäurekrümel der Assimilationskörperchen haben sich zu einem Ballen vereinigt.

Fig. 60. Auswurf des Harnsäureballen.

Fig. 61. Das Thier hat sich kugelig kontrahirt; die Cilien erscheinen durch die Volumenabnahme des Thieres auffallend lang.

Fig. 62. Die Cilien sind eingezogen worden; die Sporocystenwand ist ausgeschieden worden. Der Kern ist vor seiner gänzlichen Auflösung in Theilstücke (*n*) zerfallen.

Fig. 63. Fertige Sporocyste von *Stylonichia* sp.



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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie](#)

Jahr/Year: 1888

Band/Volume: [46](#)

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

Artikel/Article: [Die verschiedenen Cystenbildungen und die Entwicklungsgeschichte der holotrichen Infusoriengattung Colpoda 549-601](#)