

Über den Bau und die Fortpflanzung von *Pleodorina illinoisensis* Kofoid.

Von

Dr. Hugo Merton.

(Aus dem zoologischen Institut zu Heidelberg.)

Mit Tafel XXVII, XXVIII und zwei Figuren im Text.

Einleitung.

Unter den Protisten haben schon lange diejenigen Abteilungen das besondere Interesse der Botaniker und Zoologen erregt, welche ihrer Organisation nach eine Brücke zwischen den ein- und mehrzelligen Organismen herstellen. In der Klasse der Mastigophoren sind das diejenigen Formen, welche in kolonialen Verbänden auftreten, und unter ihnen wiederum jene, welche auch im vegetativen Zustand frei im Wasser umherschwimmen. Jede Zelle dieser Kolonien besitzt zwei gleichlange Geißeln und ein grünes Chromatophor, das ihnen holophytische Lebensweise ermöglicht. Diese koloniebildenden Mastigophoren gehören zu der Familie der Volvocaceen, die eine Anzahl wohlbekannter Gattungen umfaßt. Wir können unter diesen Gattungen im wesentlichen zwei Formentypen unterscheiden, nämlich die platten- und die kugelförmigen Kolonien, von welchen sich die letzteren leicht aus den ersteren ableiten lassen, wie ihre Entwicklungsgeschichte zeigt. Zu den plattenförmigen Kolonien, deren Zellen alle ungefähr in einer Ebene liegen, gehören die Gattungen *Gonium* und *Stephanosphaera* (*Platydorina* KOFOLD 99 ist erst sekundär zu einer plattenförmigen Kolonie geworden und nach KOFOLD von einer *Eudorina*-ähnlichen Form abzuleiten); die andre Gruppe, deren Kolonien eine kugelige oder ellipsoidische Form haben, umfaßt die Gattungen *Spondylomorom*, *Pandorina*, *Eudorina*, *Pleodorina* und *Volvox*. Die Zahl der Zellen, welche bei *Pandorina* in einer gemeinsamen Hülle liegen, beträgt durchschnittlich 16; sie sind so dicht zusammengelagert, daß sie sich seitlich abflachen, sind aber immerhin noch durch eine dünne Gallertschicht

voneinander getrennt; auch im Centrum der Kolonie, wo die Zellen fast zusammenstoßen, stehen sie nicht in organischem Zusammenhang. Die Kolonien von *Pandorina* sind wie die von *Eudorina* ellipsoidisch; *Eudorina* besitzt durchschnittlich 32 Zellen, die in annähernd regelmäßigen Abständen voneinander, ziemlich nahe unter der Oberfläche der Gallerte verteilt sind und einen sehr beträchtlichen Raum im Centrum der Kolonie freilassen.

Alle Volvocaceen können sich ungeschlechtlich und geschlechtlich fortpflanzen und zwar nehmen bei *Gonium*, *Stephanosphaera*, *Pandorina* und *Eudorina* alle Zellen der Kolonie gleichmäßig an der Vermehrung teil. Bei der ungeschlechtlichen Vermehrung entsteht so aus jeder Zelle durch wiederholte Längsteilungen eine Tochterkolonie; jede Mutterkolonie erzeugt also soviel Tochterkolonien, als sie Zellen enthält. Die einzelnen Tochterkolonien treten schließlich aus der Gallerthülle der Mutterkolonie hervor und wachsen zu selbständigen Kolonien aus. Die geschlechtliche Fortpflanzung, welche meist am Ende einer Vegetationsperiode auftritt, ist bei den einzelnen Gattungen sehr verschieden hoch kompliziert. Bei *Stephanosphaera* und wahrscheinlich auch bei *Gonium* werden von allen Zellen Isogameten gebildet, welche ausschwärmen. Hierauf verschmelzen je zwei der Isogameten miteinander zu einer Zygote, welche eine derbe Membran ausscheidet und in ein Latenzstadium übergeht. Diese Zygoten entwickeln sich nach einiger Zeit zu einer Kolonie, die sich später ungeschlechtlich vermehren wird. Ein solcher Generationswechsel kommt allen Volvocaceen zu; verschieden ist dagegen, wie schon bemerkt, der Verlauf der geschlechtlichen Fortpflanzung. Bei *Pandorina* sollen zwei verschieden große Arten von Gameten ausgebildet werden, die beide ausschwärmen und miteinander copulieren. Bei *Eudorina* sind die beiden Gametenformen so different geworden, daß wir sie als Eier (bzw. ovoide Gameten) und Spermatozoen (resp. spermoide Gameten) unterscheiden können, die hier sogar in verschiedenen, d. h. männlichen und weiblichen Kolonien gebildet werden. Die Befruchtung geschieht so, daß die Spermatozoenbündel sich an die weiblichen Kolonien anheften, worauf die Spermatozoen in die Gallerte eindringen und die Zellen befruchten.

Der Sprung von *Eudorina* zu *Volvox* ist ein sehr großer. Bei letzterer Gattung ist eine weitgehende Differenzierung der Zellen jeder Kolonie eingetreten, in dem sich hier propagative und vegetative Zellen entwickelt haben. Die Zahl der vegetativen Zellen wird auf etwa 12000 (KLEIN) oder gar 22000 (COHN) angegeben, während die Zahl der propagativen bei der ungeschlechtlichen Fortpflanzung neun nie

übersteigt, und auch bei der geschlechtlichen Fortpflanzung selten mehr als 40—50 Eizellen ausgebildet werden. Im Gegensatz hierzu können bis zu $\frac{2}{3}$ aller Zellen einer Kolonie Spermatozoen bilden (Spermatozyten von *Volvox aureus*.) Eine weitere Besonderheit von *Volvox* ist, daß alle Zellen dieser großen Kolonien miteinander in plasmatischer Verbindung stehen. In Anbetracht dieser Tatsachen sind die meisten Forscher nach BÜTSCHLIS Vorgang zu dem sehr berechtigten Schluß gelangt, daß *Volvox* nicht mehr als eine Kolonie vieler einzelliger Individuen, sondern richtiger als ein einheitlicher vielzelliger Organismus aufzufassen sei.

Wenn wir nunmehr die ganz kurz charakterisierten Gattungen der Volvocaceen überblicken, so sehen wir einmal, wie in dieser Formenreihe die allmähliche Ausbildung der geschlechtlichen Differenzierung vor sich gegangen ist (*Gonium* bis *Eudorina*), und ferner bei einem Vergleich von *Eudorina* und *Volvox*, wie durch weitgehende Arbeitsteilung eine Differenzierung unter den einzelnen Zellen einer Kolonie entstanden ist. Zwischen den beiden letztgenannten Gattungen müssen wir nun dem Genus *Pleodorina* seinen Platz anweisen. Die beiden Arten, welche es umfaßt, *Pl. illinoisensis* (KOFOID) und *californica* (MOTTIER) sind verschieden weit differenziert und scheinen geeignet uns die allmähliche Entstehung der Arbeitsteilung verständlich zu machen. *Pleodorina illinoisensis* besteht aus 32 Zellen, die in ähnlicher Weise angeordnet sind, wie die der *Eudorina*. Der wesentliche Unterschied von *Eudorina* besteht aber darin, daß bei *Pleodorina* die vier Zellen des vorderen Pols rein vegetativ geworden sind, demnach nur die 28 übrigen Zellen neue Kolonien bilden können. Diese Differenzierung ist bei *Pleodorina californica* noch weiter fortgeschritten. Die Kolonien dieser Art, die sich aus 128 Zellen zusammensetzen, bestehen zur Hälfte aus vegetativen Zellen, welche die vordere Hälfte der ellipsoidischen Kolonie bilden, während die hintere Hälfte von propagativen Zellen aufgebaut wird. Wir sehen also, daß bei diesen beiden Arten die Differenzierung in vegetative und propagative Zellen ausgebildet ist, daß sie aber ihrer ganzen Organisation nach mit *Eudorina* viel näher verwandt sind als mit *Volvox*.

Material und Methode.

Pleodorina californica wurde im Jahre 1893 zuerst von SHAW im Staate California entdeckt; im folgenden Jahre von MOTTIER in Indiana und von CLINTON im Illinois River und den angrenzenden stehenden Gewässern von Juni bis September gefunden. MOTTIER stellte die

neue Gattung und Art *Pleodorina californica* auf, deren wesentliche Merkmale bereits oben angeführt worden sind.

Mitte Juni 1898 fand KOFOID zuerst im Illinois und den angrenzenden Seen einen koloniebildenden Flagellaten, den er *Pleodorina illinoisensis* nannte. Zu dieser Zeit stand das Wasser des Illinois sehr hoch und überschwemmte einen Teil der angrenzenden Gelände; auch stehende Gewässer in der Nähe des Illinois wurden überflutet, und damit konnte die Fauna derselben in das Flußwasser übertreten. So beschreibt KOFOID die lokalen Verhältnisse, unter welchen er *Pleodorina* auffand. Nur 10 Tage lang konnte er den Organismus in dem Wasser feststellen; dann war er vollkommen verschwunden.

Ob *Pleodorina* noch an andern Orten in Amerika gefunden worden ist, ist mir nicht bekannt. Für Europa vermochte ich sie meines Wissens zum erstenmal Anfang Juli 1903 nachzuweisen. Ich fand sie in einem schmutzigen, abflußlosen kleinen Teich bei Handschuchsheim nördlich von Heidelberg; doch trat sie dort nur eine ganz kurze Zeit auf (s. LAUTERBORN 1904, S. 65). Seitdem wurde sie in diesem Tümpel nicht mehr gefunden, dagegen hat mir Herr Prof. LAUTERBORN mitgeteilt, daß er *Pleodorina illinoisensis* in den letzten Jahren verschiedene Male in kleinen stehenden Gewässern der bayrischen Pfalz gefunden habe. Auch in diesem Jahre fand Prof. LAUTERBORN *Pleodorina* in einem stehenden Gewässer bei Rheingönheim südlich von Ludwigshafen und seiner freundlichen Mitteilung verdanke ich es, daß ich noch einige Beobachtungen am lebenden Material anstellen konnte. Dieses Vorkommen von *Pleodorina* in der Pfalz zeigt von neuem, daß die überwiegende Mehrzahl der Protisten Kosmopoliten sind, und daß sie sich nicht für tiergeographische Spekulationen verwenden lassen.

1903 habe ich es leider unterlassen die lebenden Kolonien genauer zu untersuchen, obwohl sie fast in einer Reinkultur vorlagen. Ich hatte damals nicht die Absicht, mich eingehender mit dieser Form zu beschäftigen, weshalb ich sie denn nur in ziemlicher Menge in Sublimatessigsäure konservierte. Wesentlich mit diesem Material habe ich diesen Sommer die nachfolgenden Untersuchungen ausgeführt.

Die Entwicklungsbedingungen für die *Pleodorina* waren an der diesjährigen Fundstelle bedeutend weniger günstig, da ein ganzes Heer von Rotatorien das Gewässer bewohnte und die Pleodorinen stark dezimierte. Außer den Rotatorien fanden sich in dem Wasser *Eudorina elegans* in großer Menge, zeitweise auch *Pandorina morum*, und in vereinzelt Exemplaren *Volvox aureus*. Ganz ähnliche Angaben hat KOFOID über die Fauna seiner Fundstelle von *Pleodorina* gemacht.

Die sonstigen Protozoen, welche sich in dem Teich noch fanden, traten nicht in solchen Mengen auf, daß es mir notwendig scheint, sie hier anzuführen. Dagegen möchte ich noch hervorheben, daß das Wasser ganz grün gefärbt war durch eine Unmenge von *Closterien*, die darin vegetierten.

In diesem Jahre trat die *Pleodorina* in der zweiten Hälfte Juni zunächst in ganz vereinzelt Exemplaren auf und vermehrte sich auf ungeschlechtlichem Wege; gegen Mitte Juli wurde sie etwas häufiger, und in den letzten Tagen des Juli fand ich zuerst die geschlechtlichen Generationen, die bisher noch unbekannt waren. Acht Tage später war in dem Teich nicht mehr eine einzige *Pleodorina* zu finden; die Befruchtung hatte stattgefunden, und die daraus resultierenden Zygoten waren zu Boden gesunken.

Mit den Kulturen, die ich mir anlegte, hatte ich wenig Glück. Nach wenigen Tagen waren die Pleodorinen meist abgestorben und schon am dritten Tage traten häufig Zeichen von Degeneration auf. Diese bedauerlichen Erfahrungen, sowie die Dürftigkeit des Materials machten es mir zum Teil unmöglich, alle geeigneten Stadien der Entwicklung und Fortpflanzung aufzufinden.

Zur Konservierung verwandte ich, wie schon gesagt, in erster Linie Sublimatessigsäure mit ziemlich gutem Erfolg; außerdem benutzte ich noch das FLEMMINGSsche Gemisch und $\frac{1}{4}\%$ ige Osmiumsäure. Zur Kernfärbung eignete sich am besten DELAFIELDSEhes Hämatoxylin sowie Hämalaun. Zur Schnittfärbung leistete mir die MALLORYSEhe Dreifachfärbung sehr gute Dienste, die ja neuerdings bei Protozoenstudien mehrfach mit Erfolg angewandt worden ist. Außerdem färbte ich noch besonders mit Eisenhämatoxylin nach R. HEIDENHAIN, sowie nach WEIGERT mit Eisenchlorid-Hämatoxylin und darauf folgender Tinktion mit Pikrinsäure-Fuchsin.

Morphologie und Biologie.

Da *Pleodorina* zusammen mit *Eudorina* gefunden wurde, könnte man vermuten, daß sie nur als eine Varietät von *Eudorina* anzusehen sei. Daß eine solche Annahme sehr unwahrscheinlich ist, wird, wie ich hoffe aus meinen Ausführungen hervorgehen. Auch KOFOID hat diese Hypothese erwogen und führt eine ganze Anzahl Punkte für sie ins Feld. Der einzige, der zu ihren Gunsten zu sprechen scheint, und den ich nach eigener Beobachtung bestätigen kann, ist, daß höchst selten einmal auch die vier vegetativen Zellen sich zu teilen beginnen.

Die Größenverhältnisse der ausgewachsenen *Pleodorina illinoi-*
Zeitschrift f. wissensch. Zoologie. XC. Bd. 29

sensis sind nicht ganz konstant, vielmehr nimmt die Größe, wie mir scheint, mit der zunehmenden Zahl ungeschlechtlicher Generationen etwas ab. Als Zeichen dafür, ob eine Kolonie ausgewachsen war, diente, daß sich bei ihr, nachdem sie gemessen worden war, noch der Beginn der Teilung der Propagationszellen feststellen ließ. Die größten Kolonien, die ich messen konnte, waren 160μ lang und 130μ breit; das war gegen Ende Juni, also zu einer Zeit, da die *Pleodorina* eben aufgetreten waren. Im Juli fand ich, daß bei ihnen die Teilung schon begann, wenn sie 130μ Länge und 110μ Breite erreicht hatten. Übrigens ist das Verhältnis von Länge zu Breite durchaus kein konstantes. Die Breite bleibt häufig nur um 10μ hinter der Länge zurück. Ein Vergleich der entsprechenden Größenverhältnisse der *Eudorina* ergab, daß letztere in meinen Kulturen niemals die Größe der *Pleodorina* erreichten. Die größten Eudorinen, die ich gemessen habe, hatten nur eine Länge von 90μ bei einer Breite von 72μ ¹.

Sobald die Teilung der Propagationszellen begonnen hat, nehmen die Kolonien von *Pleodorina* (ebenso übrigens auch die von *Pandorina* und *Eudorina*) bedeutend an Volumen zu; die Gallerte quillt auf, und der Abstand zwischen den Einzelindividuen wird zunächst etwas größer. Mit der zunehmenden Entwicklung der Tochterkolonien verringert sich der Abstand zwischen diesen wieder etwas, indem die fertigen Tochterkolonien, die schon von Gallerte umgeben sind, etwa den doppelten Durchmesser ihrer Mutterzellen erreichen. Eine *Pleodorina* mit ausgebildeten Tochterkolonien war durchschnittlich 200μ lang und 180μ breit, was mit KOFOID'S Angaben gut übereinstimmt. Die größten derartigen Kolonien waren 260μ lang.

Aus dem geringen Unterschied zwischen Länge und Breite von *Pleodorina* geht hervor, daß die Gestalt der Kolonie eine nahezu kugelige ist. Das verschiedene Aussehen der einzelnen Kolonien rührt ausschließlich daher, daß der Abstand zwischen den einzelnen Zellen ein verschiedener ist. Fig. 1 stellt etwa den Durchschnittstypus dar. Wir sehen hier, daß die 32 Zellen einer Kolonie zu fünf Cyklen gruppiert sind. Zunächst liegt am vorderen Pol ein Kreis von vier kleinen Zellen, dann folgen drei Kreise von je acht großen Zellen, und den Beschluß macht wieder ein Kreis von nur vier großen Zellen. Wie schon KOFOID nachgewiesen hat, sind die vier kleinen vorderen Zellen

¹ Vielleicht daß die mir vorliegende *Eudorina*-Generation etwas unter der Normalgröße dieser Gattung stand, denn nach BÜTSCHLI soll sie eine Größe von $100-150 \mu$ erreichen.

rein vegetativ. Sie haben die Fähigkeit verloren sich zu teilen (die oben erwähnten Teilungen sind äußerst selten), dienen also nur der Fortbewegung der Kolonie, und liegen daher stets an dem Pol, welcher bei der Fortbewegung voran geht. Der Abstand der vier vegetativen Zellen unter einander, wie auch von dem nächstfolgenden Kreis von acht Zellen ist größer, als die Abstände der übrigen Zellen untereinander. Diesen Unterschied kann ich vielleicht am besten so veranschaulichen, wenn ich sage, daß am vorderen Pol eigentlich für vier große Zellen genügend Platz vorhanden ist. Da nun das Vorder- und das Hinterende von *Pleodorina* nahezu gleichmäßig gewölbt sind, so folgt daraus, daß am vorderen Pol bedeutend mehr Gallerte die Zellen umgibt, als am hinteren Pol, weshalb auch das vordere Fünftel der Kolonie viel heller erscheint als der ganze übrige Teil.

Dieser Umstand verleiht der *Pleodorina* ihr charakteristisches Aussehen, und dadurch läßt sie sich auch sehr leicht von *Eudorina* unterscheiden. Da, wie gesagt, die verschiedenen Generationen etwas verschiedene Größe erreichen, so hat es meines Erachtens nur Wert, für gewisse Beziehungen die Verhältniszahlen anzugeben. Der Abstand des vordersten Kreises von dem folgenden ist nahezu doppelt so groß, wie der Abstand der folgenden Kreise voneinander. Dagegen ist der Abstand der einzelnen Zellen voneinander in den einzelnen Kreisen verschieden; am größten bei den Zellen des äquatorialen Kreises.

Die 28 Propagationszellen, wie ich sie nennen will, welche sich aber natürlich auch an der Fortbewegung der Kolonie beteiligen, sind annähernd gleich groß. Immerhin konnte ich feststellen, daß zwischen den Zellen des vordersten und hintersten Kranzes ein Unterschied von $2\ \mu$ im Durchmesser vorhanden sein kann. Eine ausgebildete Propagationszelle hat einen Durchmesser von $19\text{--}21\ \mu$, eine vegetative Zelle, dagegen $11\text{--}12\ \mu$. KOFOID gibt für die Propagationszellen $15\text{--}25\ \mu$ und für die vegetativen $9,5\text{--}16,8\ \mu$ an; die Maximalzahlen seiner Angaben gehen, wie ersichtlich, weit über die von mir gefundenen Werte hinaus.

Da aus den gemachten Angaben hervorgeht, daß die Größenunterschiede zwischen den erwachsenen Zellen nur geringe sind, so ergibt sich von selbst, daß die Hauptgrößenunterschiede der Kolonien auf der verschiedenen Ausbildung oder Quellung der Gallerte beruhen, und daß deren Volumen entweder von der Zusammensetzung des umgebenden Mediums oder dem Ernährungszustand der einzelnen Zellen

abhängen muß. Die Gallerte ist für die koloniebildenden Flagellaten von der größten Bedeutung, wie schon daraus erhellt, daß durch sie allein die 32 Zellen zu einem Verband vereinigt werden, da ja protoplasmatische Verbindungen zwischen den einzelnen Zellen fehlen¹.

Die Bedeutung der Gallerte für Flagellaten und namentlich für die Algen ist zweifellos eine sehr große, und dementsprechend spielt sie im Leben der Organismen eine sehr vielseitige Rolle. In erster Linie dient sie als schützende Hülle und umgibt dann die Zellen häufig in dicker Schicht. Bei allen Protisten, die eine Schale, eine Hülle oder ein Skelet besitzen, kann sich nun die Teilung auf dreierlei Weise vollziehen; entweder die Hülle teilt sich zugleich mit der Zelle und jede der beiden Tochterzellen ergänzt die ihm fehlende Hälfte, oder die Zellteilung geht in der mütterlichen Hülle vor sich, und dann schlüpft die eine Zelle aus und bildet sich eine neue Hülle, die andre Zelle behält die mütterliche Hülle. Die dritte Möglichkeit wäre die, daß beide Teilprodukte die Hülle verlassen und jedes sich mit einer neuen Hülle umgibt. Wenn wir uns nun vorstellen, daß gewisse Änderungen der Bedingungen, wie etwa die Veränderung des Substrates, auf die Organismen in der Weise einwirken würde, daß wohl eine Teilung einträte, daß die Zellen aber in der gemeinsamen mütterlichen Hülle blieben, so könnte man sich vorstellen, daß auf ähnliche Weise aus vielen einzelligen Individuen ein mehrzelliges sich entwickeln könnte. Bei diesem Prozeß würden aber freilich außer diesen äußeren Ursachen auch innere mitspielen müssen, deren Natur uns vorerst noch vollkommen verborgen ist. Als Beispiel für die oben angeführte Möglichkeit der Entstehung eines vielzelligen Verbandes aus einem einzelligen Individuum möchte ich auf die Palmella-ähnlichen Stadien von *Chlamydomonas* hinweisen, die sich unter nicht immer zu erklärenden Bedingungen ausbilden können. Derartige Bildungen sind von GORASCHANKIN für *Chlamydomonas Braunii* und von DILL für *Chlamydomonas gloeocystiformis* beschrieben worden. Freilich handelt es sich hier um eine Entwicklung in etwas anderer Richtung und die Ausbildung von Geißeln ist hier unterblieben. Mit diesen Bemerkungen wollte ich nur andeuten, welch tiefgreifende Bedeutung der Gallerte beigemessen werden kann, wenn man sich darüber Rechenschaft geben will, in welcher Weise

¹ Es sei hier bemerkt, daß bei aufgetrockneten Präparaten, die nach der LÖFFLERSchen Geißelfärbung behandelt worden waren, häufig deutliche und regelmäßige Fäden von einer Zelle zur andern liefen. Das waren jedoch nur Reste der eingetrockneten Gallerte, die fadenartig zwischen den einzelnen Zellen ausgespannt war.

sich aus einem einzellebenden Mastigophoren eine »Kolonie« entwickelt haben kann.

Über die Form der Gallerte von *Pleodorina*, die an sich vollkommen durchsichtig ist und nahezu die gleiche Lichtbrechung wie Wasser besitzt, erhielt ich Aufschluß, indem ich dem Kulturwasser auf dem Objektträger etwas Tusche beimengte, oder indem ich lebende Pleodorinen in sehr verdünnte Methylenblaulösung brachte. Beide Methoden ergänzen sich schön; die erstere zeigt gewissermaßen das Negativ der Gallerte, die andre das Positiv; und zwar färbte sich besonders die äußere Hülle mit Methylenblau schön violett. Wie schon oben bemerkt, ist der Unterschied zwischen Längen- und Breitendurchmesser der Kolonien nur gering, und die Gestalt der ganzen Gallerte ist daher die einer etwas in die Länge gezogenen Kugel. Die lokalen Abweichungen von dieser Form beruhen darauf, daß die Oberfläche der Gallerte über jeder einzelnen Zelle etwas abgeflacht oder sogar etwas eingedellt ist. Am auffallendsten sind diese Dellen über den vier Zellen des hinteren Poles; zwischen ihnen wölbt sich die Gallerte bei manchen Kolonien stark hervor, so daß sie an diesen Stellen fast wie ganz flache Kuppen über die Oberfläche vorspringt (häufig bedeutend stärker als es auf Fig. 1 abgebildet ist). KOFOID spricht von pseudopodienartigen Fortsätzen am Hinterende, die er bei alten Kolonien beobachtete; so entwickelt waren die von mir beobachteten Protuberanzen nicht, daß sie zu einem solchem Vergleich hätten Anlaß geben können. Wie bei *Pandorina* und *Eudorina* kann man auch bei *Pleodorina* eine äußere festere Gallerthülle von einer centralen weichen gallertigen Masse unterscheiden. In der äußeren Hülle, die an allen Stellen einen ungefähr gleichmäßigen Durchmesser von $5-6\mu$ besitzt, unterscheidet KOFOID ein stärker lichtbrechendes Oberhäutchen von einer inneren homogenen Schicht; das erstere vermochte ich nicht zu unterscheiden. Die centrale Gallertmasse hat eine viel weichere Konsistenz; am fixierten Material läßt sich kaum etwas von ihr nachweisen. Erst nachdem die Tochterkolonien ausgebildet worden sind, ist sie viel besser sichtbar. Auf welchem Grund dies beruht, vermag ich nicht zu sagen.

Die 32 Zellen der Peripherie liegen dicht unter der äußeren Gallerthülle, sind aber noch ganz von der centralen Gallertmasse umgeben. Nur die vier vegetativen Zellen liegen etwas tiefer unter der Oberfläche als die übrigen Zellen. Senkrecht nach außen von der Berührungsstelle der Zelle und der Gallerthülle verlaufen je zwei ganz feine porenartige Kanälchen nahezu parallel zu einander in der Hülle. Durch diese Kanälchen treten die beiden zu jeder Zelle

gehörigen Geißeln. Diese beiden Kanälchen liegen so nebeneinander, daß man sie nur dann beide wahrnehmen kann, wenn man die *Pleodorina* in Polansicht betrachtet. Sie münden genau in der Mitte der erwähnten schwachen Einsenkungen nach außen.

Sonderbarerweise sind unsre Kenntnisse über den feineren Bau der Volvocineenzellen, soweit sie nicht an lebendem Material ausgeführt werden konnten (abgesehen von *Volvox*), noch recht dürftig. Ich hielt es daher für nötig, mich auch über den Bau von *Gonium*, *Pandorina*, *Eudorina* und *Volvox* soweit zu orientieren, um beurteilen zu können, ob diese Organismen alle in gleicher Weise gebaut sind. Im Prinzip ist das sicherlich der Fall; namentlich *Pandorina*, *Eudorina*, und *Pleodorina*, die ziemlich ähnlich gebaut sind, während *Gonium* und *Volvox* abweichenderen Bau zeigen. Immerhin läßt sich auch noch bei den drei erstgenannten Gattungen auch auf dem Schnitt an dem Bau der Zellen ohne weiteres erkennen, welche Gattung vorliegt.

Die propagativen Zellen von *Pleodorina* sind im Leben bedeutend dunkler grün als die vier vegetativen. Zunächst kann man an ihnen nur erkennen, daß sich im Centrum der Zellen eine hellere Partie findet, in deren Mitte ein kugeliger Körper liegt, um den in einiger Entfernung eine große Anzahl kleiner Körner liegen (Fig. 3 *rk*), die etwa an der Grenze der hellen centralen Partie mit der äußeren grüngefärbten sich finden. In letzterer beobachtet man gleichfalls stärker lichtbrechende Kugeln in verschiedener Zahl, die meist von einem feinen Saum umgeben sind. Diese drei verschiedenen Gebilde, die (abgesehen von Stigma und Geißeln) bei der Betrachtung der Zellen zunächst auffallen, will ich nun im Zusammenhang mit den im Leben z. T. nicht wahrzunehmenden Strukturen behandeln. Die im Centrum der Zelle liegende Kugel ist nicht, wie man vermuten möchte, der Kern sondern einzig und allein dessen Binnenkörper (*bk*). Im lebenden Zustand ist er nur in den propagativen Zellen gut wahrzunehmen (Fig. 1 u. 3, *bk*); in den vegetativen ist er nur selten sichtbar. Von den Grenzen des eigentlichen Kernes ist am lebenden Objekt nichts zu sehen. Am konservierten Material sieht man, daß der ansehnliche Binnenkörper ungefähr im Centrum des Kernes liegt. Er färbt sich mit Kernfarbstoffen sehr intensiv und enthält jedenfalls das ganze Chromatin des Kernes. In seinem Innern findet man bei ausgewachsenen Zellen stets eine kleine Vacuole, die fast immer etwas exzentrisch liegt (Taf. XXVIII, Fig. 7, 8, 9 u. 12). Bevor der Kern sich zur Teilung anschickt, wird die Vacuole immer größer; d. h. der Auflösungsprozeß des Binnen-

körpers, dessen Substanz zur Bildung der Chromosomen verwandt wird, geht von innen nach außen vor sich.

Der übrige Kernraum ist ziemlich hell, und das feine Netzwerk, welches ihn durchsetzt, färbt sich nur schwach. Es ist häufig so angeordnet, daß es aussieht, als ob zwei Wabenschichten den Kern umgäben (Fig. 12); dann liegen einige Körnchen in der Zwischenwand zwischen Binnenkörper und Kernmembran; dadurch erscheint die Zwischenwand etwas kräftiger und umgibt kranzartig den Binnenkörper. Die Kernmembran ist sehr fein; die Figuren geben sie größtenteils der Deutlichkeit wegen etwas zu grob wieder.

Bevor ich die Bauverhältnisse des Cytoplasmas bespreche, will ich zunächst auf die Körnchen eingehen, die, wie schon bemerkt, ungefähr an der Grenze des centralen hellen Plasmas und der peripheren grün gefärbten Zone der Zellen in beträchtlicher Anzahl liegen; sie sind identisch mit den von BÜTSCHLI beschriebenen »roten Körnchen«. An den lebenden Zellen sind sie als etwas stärker lichtbrechende Körnchen verschiedener Größe wahrzunehmen; ihre Verteilung ist eine ungleichmäßige, und bei genauem Zusehen läßt sich feststellen, daß sie an einer kleinen Stelle bis an die Oberfläche der Zelle herantreten. Das ist nämlich da der Fall, wo das centrale Plasma als ein schmaler Fortsatz bis zum äußeren Pol der Zelle zieht, wo die Geißeln entspringen und in dessen Nähe das Stigma liegt. Die roten Körnchen finden sich in den propagativen und vegetativen Zellen, in letzteren aber in geringerer Anzahl.

Nach den Angaben von LAUTERBORN (96) suchte ich die Körnchen mit Methylenblau und Neutralrot vital zu färben. Die Pleodorinen, die ich zu diesem Zweck in ein Uhrsälchen brachte, dem ich einen Tropfen einer Methylenblaulösung zusetzte, zeigten während 3 Tagen keine Veränderung, und nichts färbte sich in den Zellen. Erst als dieselben abstarben und etwas zu zerfallen begannen, trat eine schwache violette Färbung der Körnchen ein. Diese Beobachtung stimmt mit den Erfahrungen überein, die SCHUBOTZ bei *Amoeba proteus* gemacht hat, da er die sogenannten Eiweißkugeln, die sich wie die roten Körnchen verhalten, nur dann zu tingieren vermochte, nachdem er sie durch Zerquetschen der Amöbe isoliert hatte. Dagegen ließen sich die Körner auch bei *Pleodorina* leicht mit Neutralrot vital färben, so daß sich ein Kranz roter Körner schön von dem Grün der Zellen abhob. Da sich in der gleichen Kultur *Eudorina* und *Pandorina* vorfanden, so konnte ich gleichzeitig auch an ihnen die Wirkung des Neutralrots untersuchen, und zwar mit dem Ergebnis, daß sich bei *Pandorina* die Körnchen ebenso

leuchtend rot färbten wie bei *Pleodorina*; dagegen blieb bei *Eudorina* alles ungefärbt. Die Bestandteile des Kernes blieben bei allen drei Gattungen nach 48stündiger Einwirkung der Methylenblaulösung vollkommen farblos. Viel länger als die angegebene Zeit waren die Pleodorinen in den Uhrschälchen nicht am Leben zu erhalten. Schon nach 40 Stunden rückten die einzelnen roten Körnchen häufig näher zusammen, und bald darauf konnte ich sehen, daß sie sich zu kleinen Klumpen zusammenballten, ohne indes miteinander zu verschmelzen. Die Körner hatten dann schon einen mehr schwarzroten Ton. Die Pleodorinen bewegten sich aber noch lebhaft. Die Zahl der Körner habe ich nicht festgestellt, glaube aber, daß sie in den propagativen Zellen verschiedener Individuen ungefähr in gleicher Menge vorhanden sind. Bei der Teilung der Zellen treten keine Veränderungen an ihnen auf, und sie verteilen sich etwa gleichmäßig auf beide Tochterzellen. In jeder Zelle einer jungen Tochterkolonie, welche noch nicht ausgeschlüpft ist, findet man ungefähr zwei große und drei bis vier kleinere Körner. Die größten Körner haben höchstens einen Durchmesser von $1\ \mu$, sind also durchschnittlich viel kleiner wie die sogenannten Eiweißkugeln der Sarcodinen. In jungen Kolonien, deren Einzelzellen einen Durchmesser von $8-9\ \mu$ hatten, sind etwa zwölf Körner verschiedener Größe in den Zellen vorhanden; es läßt sich also schon daran eine Vermehrung derselben feststellen.

An Pleodorinen, die in Sublimat-Essigsäure fixiert worden waren und nachher mit DELAFIELDSchem Hämatoxylin behandelt wurden, färbten sich die Körnchen leuchtend rot, im Gegensatz zu den Kernen, die sich blaviolett färbten. Die Färbung der Körnchen gelingt aber durchaus nicht immer, wie schon BÜTSCHLI (96) festgestellt hat. Auf Schnitten gelang die Tinktion niemals. Wie ein Vergleich der Fig. 11 und 12 ergibt, von welchen 11 die Körnchen (*rk*) bei Vitalfärbung, 12 dagegen in konserviertem Zustand wiedergibt, muß man entweder annehmen, daß die Körnchen bei der Konservierung kolossal zusammengeschrumpft und zum Teil aufgelöst worden sind, oder daß sie in kleinere Teile zerfallen sind. Aus welchem Grund SASSI, der neuerdings eine Anzahl Flagellaten auf die roten Körnchen hin untersucht und mit den gleichen Methoden behandelt hat wie ich, bei *Pleodorina* nur sehr wenige rote Körner, und die nahe der Oberfläche feststellen konnte, vermag ich mir nicht zu erklären.

Wie aus meinen Beobachtungen hervorgeht, haben die im Cytoplasma vorhandenen roten Körnchen nichts mit den in den letzten Jahren häufig gefundenen, außerhalb des Kernes vorkommenden Chro-

matinelementen zu tun. Wenigstens ließen sich keine Veränderungen in dem Auftreten und der Verteilung der Körnchen feststellen, die in irgendwelchem Zusammenhang mit Vorgängen im Kern gestanden hätten. Auch die Angaben von BÜTSCHLI über diese Gebilde bei Amöben, Flagellaten, Diatomeen und Cyanophyceen (90, 96, 02) und von LAUTERBORN an Diatomeen sprechen für diese Annahme. Die Körnchen besitzen namentlich im Pflanzenreich eine große Verbreitung; sie finden sich, wie schon BÜSCHLI feststellte (1890), bei vielen Algen und sind bei Pilzen sehr häufig.

ARTHUR MEYER (04) hat neuerdings die Körner auf ihre chemische Beschaffenheit hin untersucht; er faßt sie unter der Bezeichnung Volutin zusammen, welches sich aus sauren oder gesättigten Verbindungen der Nukleinsäuren mit irgend einer Base zusammensetzen soll. Das Volutin hält MEYER für einen Reservestoff der Zellen.

Über den Zelleib und die Chromatophoren bei *Pleodorina* äußert sich KOFOID folgendermaßen: »The greater part of the cell contents consists of what seems to be one large chromatophore, which occupies all of the cell except the centrally placed nucleus with its enveloping protoplasm, and a slender column passing from this region to the anterior end of the cell.« (S. 279). Diese Angaben stimmen im allgemeinen mit dem, was ich beobachten konnte, überein; über die feineren Verhältnisse bin ich allerdings in der Lage einige nähere Angaben machen zu können. Was zunächst den Bau des Cytoplasmas angeht, so umgibt dasselbe, wie KOFOID ganz richtig sagt, allseitig den Kern in mäßig dicker Schicht. Auf einer Seite, die immer nach der Oberfläche der Kolonie gerichtet ist — darauf habe ich schon oben bei der Verteilung der »roten Körnchen« hingewiesen —, zieht sich das centrale Plasma zu einem schmalen Strang aus, der bis zur Oberfläche der Zelle emporsteigt (Fig. 7). Diese Stelle ist nun aber nicht die einzige, an welcher das Protoplasma bis an die Zelloberfläche tritt. Vielmehr existieren eine ganze Anzahl ähnlicher, nur meist viel feinerer Verbindungen, zwischen Centrum und Peripherie (Fig. 7), die aber häufig deshalb, weil sie nicht in gerader Richtung verlaufen, auch sich mehrfach verästeln, oft nur schwer wahrzunehmen sind. So bilden diese plasmatischen Züge vielfach ein ganzes Netzwerk (Fig. 8), um in der Peripherie einer feinen plasmatischen Hülle, dem Periplast, welcher die ganze Zelle oberflächlich begrenzt, zu endigen. Ob es sich bei letzterem um eine besonders differenzierte Zellmembran handelt, wie KOFOID angibt, will ich dahingestellt sein lassen. An den lebenden Zellen zeigt die oberflächlichste Schicht eine etwas stärkere Licht-

brechung. Diese Erscheinung erklärt sich aber wahrscheinlich durch die veränderten Lichtbrechungsverhältnisse an der Grenze von Plasma und Gallerte.

Diese feine Verteilung des Plasmas ließ sich nur an konserviertem Material feststellen; aus ihr kann man schon ohne weiteres schließen, daß die Bauverhältnisse des Chromatophors doch etwas kompliziertere sind, als man vermuten möchte und wie angegeben worden ist. Darüber konnte ich einiges schon am Lebenden beobachten.

Früher war man der Ansicht, daß die Chlamydomonaden und Volvocineen in ihrem ganzen Plasma die grüne Farbe enthalten, denn die Zellen schienen von allen Seiten gleichmäßig grün zu sein. Durch BÜTSCHLI (83) und SCHMITZ (82) wurde festgestellt, daß auch diese Familien ein vom Plasma wohlunterscheidbares Chromatophor besitzen, das nur dadurch, daß es fast der ganzen Oberfläche der Zelle dicht anliegt, schwer zu erkennen ist. Es läßt sich von einem scheibenförmigen Chromatophor herleiten, das infolge starken Wachstums sich in der Zelle umbiegen mußte, bis es schließlich becherartig einen großen Teil der Zelle erfüllte. So sind auch die Chromatophoren von *Eudorina* und *Pleodorina* zu verstehen (das Chromatophor von *Pandorina* scheint etwas abweichend gebaut zu sein), die entsprechend der kugeligen Gestalt der Zellen hohlkugelig gekrümmt sind.

Während nun das Chromatophor bei *Eudorina* aus einer ununterbrochenen Schicht besteht, findet man bei *Pleodorina* noch gewisse Abweichungen, wie es die obigen Angaben über das Cytoplasma schon vermuten lassen. Das Chromatophor stellt nämlich nicht eine kompakte Masse dar, sondern ist von zahlreichen Spalten und kleinen Löchern durchsetzt, durch welche das Cytoplasma hindurchtritt. Es war nicht leicht, diese Verhältnisse genauer festzustellen; am lebenden Material ließ sich wohl einiges davon sehen; erst am konservierten verschaffte ich mir jedoch Klarheit über den Bau des Chromatophors, nachdem ich $\frac{1}{4}\%$ ige Osmiumsäure zur Konservierung angewandt hatte. Nach Sublimatfixierung ließ sich von dem Chromatophor als solem gar nichts erkennen; nur die Verteilung der Pyrenoide, welche ja stets innerhalb des Chromatophors liegen, konnte über die Verteilung desselben einigen Aufschluß geben.

An der lebenden Zelle von *Pleodorina* sieht man, daß das Chromatophor nicht homogen ist, sondern daß es eine lamellöse Struktur besitzt; je eine Anzahl radiär gerichteter Lamellen liegen näher zusammen und sind von den benachbarten durch schmale helle Räume, oft durch vacuolenartige Bildungen getrennt (Fig. 3). Präparate, welche nach

MALLORY gefärbt sind, bestätigen, daß das Chromatophor aus feinen Lamellen besteht, die so orientiert sind, daß sie mit ihrer Schmalseite senkrecht zur Oberfläche stehen; sie sind voneinander entweder durch feine Spalten getrennt, oder zwei bis vier stehen miteinander im Zusammenhang; dann liegt in einer solchen Gruppe meist ein Pyrenoid. Der Bau der Chromatophoren wird noch klarer, wenn man sie auf einem tangentialen Flächenschnitt betrachtet (Fig. 10). Man sieht dann, daß die Lamellen gar nicht so regelmäßige Formen haben, wie man nach dem Längsschnitt vermuten möchte, daß sie sogar häufig miteinander anastomosieren und, was schon auf den Längsschnitten zu sehen war, daß die Pyrenoide immer an solchen Stellen liegen, wo mehrere Lamellen miteinander verschmolzen sind. Die zahlreichen Anastomosen zwischen den einzelnen Balken des Chromatophors werden nach der Zelloberfläche zu immer häufiger. Das Chromatophor ist demnach wohl aufzufassen als eine zusammenhängende Kugelschale, die von zahlreichen radiären Spalten durchsetzt ist, so jedoch, daß das dadurch gebildete lamellenartige Balkenwerk des Chromatophors untereinander anastomosierend zusammenhängt und gar oft einen Knotenpunkt bildet, in dem je ein Pyreneid liegt.

Diese Eigentümlichkeiten des Chromatophors der propagativen Zellen von *Pleodorina* scheinen übrigens nicht vereinzelt dazustehen. Auch der von GOROSHANKIN beschriebene *Chlamydomonas reticulatum* besitzt ein Chromatophor mit tiefen Spalten; ebenso enthält der von SCHMIDLE beschriebene *Chlamydomonas Kleinii* ein Chromatophor mit längsdurchbrochenen Wänden. Hervorzuheben ist noch, daß ich den geschilderten Bau des Chromatophors nur bei den propagativen Zellen von *Pleodorina* feststellen konnte, bei den vegetativen scheint das Chromatophor nicht von Spalten durchbrochen zu sein, hat aber sonst dieselbe Form und ist nur etwas dünner.

Fast alle Flagellaten mit Chromatophoren zeigen in denselben auch ein oder mehrere Pyrenoide. Unter den Volvocaceen enthält jedes Chromatophor bei *Gonium* und *Volvox* regelmäßig ein Pyrenoid, bei *Stephanosphaera* regelmäßig zwei, während *Pandorina*, *Eudorina* und *Pleodorina* deren meist eine große Zahl beherbergen. In den lebenden erwachsenen propagativen Zellen von *Pleodorina* finden sich in dem Chromatophor 7—12 Pyrenoide (Fig. 1 u. 3). Ihre Zahl scheint sich kurz vor der Teilung stark zu vermehren, denn ich sah viele Kolonien, deren Zellen noch bedeutend mehr Pyrenoide enthielten (Fig. 7), welche dann meist verschieden groß waren. Ob die Pyrenoide solcher Stadien alle durch Teilung entstanden sind, oder ob sie sich selb-

ständig bilden, kann ich nicht bestimmt angeben. Ich vermute eher, daß letzteres der Fall ist, schon deshalb, weil sie so verschieden groß sind. Dagegen habe ich sicher beobachtet, daß die Pyrenoide sich in den heranwachsenden Zellen junger Kolonien durch Teilung vermehren. Die Zellen eben ausgeschlüpfter Tochterkolonien enthalten fast ausnahmslos nur ein Pyrenoid; zuweilen findet sich daneben noch ein kleineres. Mit zunehmendem Wachstum der Zellen treten dann Teilungen der Pyrenoide ein (Fig. 13c), die in der Weise geschehen, daß das sonst etwa kugelige Pyrenoid sich etwas in die Länge streckt und dann durchschnürt.

Jedes Pyrenoid wird, wie das ja allgemeine Regel ist, von einem Amylumherd umgeben, der als ein auf allen Seiten gleichmäßig breiter, heller Ring erscheint. Dieser Ring ist immer ganz kompakt auch bei kleinen Pyrenoiden, und eine Zusammensetzung aus einzelnen Körnchen nie zu erkennen. Die Blaufärbung dieser Stärkehülle durch Jodlösung läßt sich an grünen Pleodorinen nur schwer erkennen, weil die grüne Farbe des Chromatophors zu sehr prävaliert. Führt man dagegen die Reaktion aus, nachdem man das Chlorophyll mit Alkohol ausgezogen hat, so tritt die Färbung deutlich hervor. Noch besser, wie mit Jodtinktur allein, gelingt sie mit der A. MEYERSCHEN Jodjod-Kaliumlösung (100 ccm Wasser 0,5 g J.-K., und 1 g J.). Besonders deutlich ist die Stärkehülle auch an fixierten Zellen, die man in Wasser untersucht, zu erkennen; sie erscheint hier wegen des Aufquellens der Stärke viel breiter (Fig. 13a—c). Schließlich sei noch bemerkt, daß sich die Pyrenoide, wie das schon vielfach angegeben worden ist, am besten mit Säurefuchsin und Erythrosin färben ließen; sie besitzen zu diesen Farbstoffen eine große Affinität.

Abgesehen von den Amylumherden um die Pyrenoide konnte ich bei *Pleodorina* keine Stärke im Chromatophor auffinden. Dagegen ließen sich bei *Volvox globator* außer der Pyrenoidstärke noch eine erhebliche Zahl Stärkekörnchen nachweisen, die als Stromastärke zu bezeichnen wären. Diese Stromastärke fehlt in den vegetativen Zellen der vorderen Halbkugel, oder ist in denselben nur ganz spärlich vorhanden, dagegen liegen mehrere solche Stärkekörner in den Zellen der hinteren Halbkugel von *Volvox*¹.

¹ Die vegetativen Zellen von *Volvox* haben je ein Pyrenoid. Nur hier und da fand ich bei ungeschlechtlichen Kolonien, deren Tochterkolonien schon in Entwicklung begriffen waren, größere vegetative Zellen mit zwei Pyrenoiden; ich vermute, daß es sich hier um den Beginn der vielfach bestrittenen nachträg-

Über d. Bau u. die Fortpflanzung von *Pleodorina illinoisensis* Kofoid. 461

Ein interessantes Organoid vieler Flagellaten, namentlich solcher, welche Chromatophoren enthalten, bildet das Stigma, über dessen physiologische Bedeutung noch wenig bekannt ist. Die morphologischen Ergebnisse, welche ich bei den Volvocaceen machen konnte, können vorerst auch noch keine näheren Anhaltspunkte geben für seine Bedeutung. Schon viele Autoren (KLEIN, RYDER, OVERTON, KOFOID, MAAS u. a.) haben auf die interessante Tatsache hingewiesen, daß bei *Volvox* nicht alle Zellen einer Kolonie gleichgroße Stigmen enthalten, sondern daß die des vorderen Pols ein sehr viel größeres Stigma besitzen, als die Zellen der hinteren Hälfte der Kolonien. Die gleichen Verhältnisse finden sich bei *Pandorina*, *Eudorina*, *Platydorina* und *Pleodorina*.

Wie schon KOFOID festgestellt hat, enthalten die vier vegetativen Zellen von *Pleodorina* die bei weitem größten Stigmen. Die Stigmen der vordersten propagativen Zellen sind etwa um ein Drittel kleiner, und die der darauffolgenden Zellkränze sind um so kleiner, je näher sie dem hinteren Pol liegen; die Stigmen der vier hintersten propagativen Zellen sind so klein und durchsichtig, daß sie nur schwer aufzufinden sind. Die großen Stigmen haben eine kräftig rotbraune Farbe, wie sie bei den Stigmen allgemein verbreitet ist. Je kleiner sie werden, um so heller gefärbt sind sie, so daß schließlich aus der rotbraunen Farbe eine ganz hellgelbe wird. (Auf Fig. 1 sind diese Farbenunterschiede nicht angegeben.) BÜTSCHLI und KLEBS haben darauf hingewiesen, daß zwischen den Stigmen und den Chromatophoren Beziehungen zu bestehen scheinen. Auch scheint es nicht ausgeschlossen, daß die Substanz des Stigmas durch irgendwelche Umsetzungen aus dem Chromatophor entsteht. Ich fand nämlich bei *Pleodorina* zuweilen einzelne Zellen, welche im Zerfall begriffen waren; diese enthielten meist eine ganze Anzahl Körperchen von genau der gleichen rotbraunen Farbe, wie sie dem Stigma eigen ist; die grüne Farbe des Chromatophors war nur noch zum Teil vorhanden. Die Reaktionen, welche ich nebenbei an den Stigmen vorgenommen habe, bestätigen nur die bisherigen Angaben. Nach Alkoholbehandlung waren die Stigmen vollständig verschwunden; mit Jod färbten sie sich schwarz, ebenso mit Überosmiumsäure. Die Stigmen liegen dicht unter der Zelloberfläche, vielleicht sogar etwas derselben angepreßt; von außen betrachtet sind sie rund, von der Seite gesehen nach außen abgeflacht, so daß sie ungefähr halbkugelig sind (Fig. 3a). An den vier Stigmen der vegetativen Zellen lichen Teilungen vegetativer Zellen handelt. Kernteilungen habe ich jedoch keine beobachtet, aber Zellen mit zwei Stigmen und zwei Paar Geißeln.

habe ich den Eindruck gewonnen, daß sie in der Mitte etwas ausgehöhlt seien, also etwa becherartig gestaltet.

Unsre Kenntnisse von dem Bau der Stigmen (FRANZÉ) scheinen den Schluß zuzulassen, daß es sich hier um Lichtrezeptionsorgane handelt. Dem widersprechen aber die Versuche von ENGELMANN an *Euglena*, der den experimentellen Nachweis erbrachte, daß nicht das Stigma selbst, sondern eine Stelle vor demselben in der farblosen Körper Spitze besonders lichtempfindlich ist. Dieser Versuch, wie andre Erwägungen, auf die ich hier nicht weiter eingehen will, scheinen zu dem Schluß zu berechtigen, daß dem Stigma bei dem Prozeß der Lichtrezeption nicht die wesentlichste Bedeutung zukommt. Auch die Lage des Stigmas ist, wie ich beobachtete, nicht nur bei *Pleodorina*, sondern auch bei *Pandorina*, *Eudorina* und *Volvox* eine sehr auffallende. Daß das Stigma bei den Volvocaceen und Chlamydomonadinen nicht dicht an der Geißelbasis liegt, ist bekannt; aber wo dasselbe genauer liegt, ist bisher nicht näher angegeben worden. Ein Blick auf Fig. 1 zeigt, daß die Stigmen nicht, wie man vermuten sollte, an den Stellen der Zellen liegen, welche nach dem Vorderende der Kolonie zeigt, vielmehr liegen sie stets in einem gewissen Abstand hinter der Geißelbasis, sind also stets dem Licht abgewandt. Die Stigmen liegen in den einzelnen Zellen genau an den einander entsprechenden Stellen. Da aber die Zellen in dem ganzen Verband verschieden orientiert sind, indem die Geißeln jeweils senkrecht durch die kugelige Gallerthülle hindurehtreten und immer von der Stelle der Zelle entspringen, welche am nächsten der Oberfläche der Kolonie liegt, so kommen die Stigmen, wenn man die *Pleodorina* als Ganzes betrachtet, an verschiedenen Stellen zu liegen. Denkt man sich durch eine Kolonie fünf Ebenen gelegt, welche die Zellen eines jeden Kreises äquatorial halbieren, so findet man, daß alle Stigmen auf den südlichen Halbkugeln der Zellen liegen (den vorderen Pol der Kolonien als Nordpol angenommen). Diejenigen der vier vegetativen Zellen liegen dicht am Äquator, die der vier hintersten propagativen Zellen ungefähr am Südpol und die Stigmen der übrigen Zellenkreise in den entsprechenden dazwischenliegenden Zonen. In welcher Weise diese Lageverhältnisse der Stigmen, die bei den übrigen Volvocaceen entsprechende sind, sich mit dem Lichtrezeptionsprozeß in Beziehung bringen lassen, läßt sich vorderhand nicht feststellen. Solange experimentelle Untersuchungen noch ausstehen, wird man besser auf eine Erklärung verzichten. Irgend eine besondere Bedeutung muß den Stigmen jedenfalls zukommen, und daß sie in einer, wenn auch nicht direkten Beziehung zur Lichtperzeption stehen, dafür spricht auch ihre

verschiedenartige Ausbildung innerhalb der Kolonie, nämlich ihre symmetrische Anordnung um die Längsachse der Kolonie und ihre zunehmende Größe gegen das Vorderende. Das Verhalten der Stigmen bei der Teilung der Zellen soll in dem Abschnitt über die ungeschlechtliche Fortpflanzung besprochen werden.

Ebenso wie *Volvox* und viele andre Flagellaten ist *Pleodorina* auf eine bestimmte Lichtintensität abgestimmt. Eingehendere Untersuchungen habe ich darüber nicht angestellt. Die Pleodorinen wurden in mäßig großen Kulturschalen gehalten, die in der Nähe eines Fensters standen, jedoch so, daß sie nie von direktem Sonnenlicht bestrahlt wurden. In diesen Gefäßen sammelten sich die Pleodorinen auf der dem Licht zugekehrten Seite an, woraus hervorzugehen scheint, daß die Helligkeit auch hier noch für sie eine suboptimale war.

Jede Zelle besitzt, wie bekannt, zwei Geißeln, welche getrennt durch die Gallert-hülle treten und dicht bei einander entspringen. KOFOID bildet ein feines Basalkörperchen an der Basis jeder Geißel ab; es gelang mir nicht diese Elemente aufzufinden, womit ich aber ihre Existenz nicht bezweifeln will, da sie ja sonst bei den Flagellaten eine ziemlich allgemein verbreitete ist. Bei *Gonium* konnte ich sie deutlich nachweisen und fand ferner, daß zwei feine Fäden (Rhizoplasten) von den Basalkörperchen bis zur Kernoberfläche zu verfolgen sind. Die beiden Geißeln von *Pleodorina* sind recht fein und konservieren sich schlecht. Ihre Länge beträgt nach KOFOID 40 μ . Wie ich vermuten möchte, bestehen die Geißeln aus einem basalen, etwas festeren Teil und einem distalen sehr elastischen, denn ich sah wiederholt, daß noch ein kleines Basalstück der Geißel außerhalb der Gallerte nicht an der Bewegung beteiligt war (Fig. 3). Die distalen Teile der Geißeln sind ständig in so schneller Bewegung, daß sich die Art derselben nur schwer feststellen läßt. Soviel ich beobachten konnte, führen die Geißeln kreisende Bewegungen aus. Aus der Summe der Schraubenbewegungen der Geißeln jeder einzelnen Zelle resultiert die Gesamtbewegung der Kolonie, welche eine um die Längsachse der Kolonie rotierende Vorwärtsbewegung ist. Dabei bleibt unaufgeklärt, auf welche Weise die abwechselnden Rechts- und Linksdrehungen zustande kommen. Wahrscheinlich beruht sie doch auf der Rechts- bzw. Linksdrehung der Geißeln jeder Zelle. Weiter fragt es sich nun, ob tatsächlich alle Geißeln einer Kolonie im gleichen Sinn rotieren, darauf muß ich zunächst noch die Antwort schuldig bleiben. Betonen möchte ich jedoch, daß ich nie eine Rückwärtsbewegung der Pleodorinen beobachtete. KOFOID hat die Art der Fortbewegung von *Pleodorina* genauer untersucht und kam

zu dem Ergebnis, daß dabei die Rotationsbewegung von rechts nach links, und zwar um die Haupt- und Längsachse der Kolonie bedeutend über die umgekehrte Richtung prävaliert. Diese Bewegungsrichtung soll auch bei *Pandorina* und *Eudorina* die vorherrschende sein.

Zum Schluß gedenke ich noch der contractilen Vacuolen. KOFOID konnte sie nicht auffinden, und auch ich nahm anfänglich an, daß sie *Pleodorina* fehlten. Deutlich bemerkte ich sie zuerst an lebenden Teilungsstadien. Jede Zelle besitzt zwei Vacuolen, wie es für die Volvocaceen die Regel ist. Sie liegen dicht unter der Oberfläche, ziemlich nahe der Geißelbasis, kontrahieren sich im allgemeinen alternierend, und zwar während der Periode der Teilungen in ziemlich kurzen Intervallen. Sofort nach jeder Teilung findet man in jeder Tochterzelle zwei Vacuolen (Fig. 19). Gut wahrzunehmen waren die contractilen Vacuolen sonst nur noch an ganz jungen Kolonien, sowie an solchen, deren Zellen gerade vor der ersten Teilung standen. Dagegen habe ich sie in mittelgroßen und erwachsenen Kolonien nie sicher auffinden können; ob sie hier überhaupt fehlen, oder ob sie infolge irgendwelcher Schwierigkeiten, wie wahrscheinlicher, nicht wahrzunehmen sind, bleibt dahingestellt.

Ungeschlechtliche Vermehrung.

Wie schon erwähnt wurde, gelang es nicht, die Pleodorinen längere Zeit zu züchten, infolgedessen vermochte ich auch nicht isolierte Exemplare zu verfolgen. Dagegen waren an den Kulturen doch einige Beobachtungen über die Lebensdauer der einzelnen Kolonien und ihre ungeschlechtliche Vermehrung zu machen, die erwähnenswert erscheinen.

Den Abschluß einer Vegetationsperiode bildet bei den Volvocaceen die Zygote. Nach der Copulation treten im Innern des Verschmelzungsproduktes Stoffumlagerungen auf und Reservestoffe werden aufgespeichert; nach außen umgibt sich die Zygote mit einer undurchlässigen, derben Membran und kann in dem Ruhestadium, in welches sie damit eintritt, längere Zeit verbleiben. Die Zygoten sind die einzigen Dauerstadien, welche von den Volvocaceen bekannt sind und ihnen die Möglichkeit geben Zeiten zu überdauern, in welchen die für ihre Existenz und Entwicklung notwendigen Bedingungen fehlen.

Pleodorina bildet ebenfalls Zygoten am Schluß einer Vegetationsperiode. Gestalten sich die Existenzbedingungen minder günstig, so platzt die Zygote, ihr Inhalt tritt heraus und beginnt sich zu teilen und es entstehen Kolonien, die sich auf ungeschlechtlichem Wege

vermehrten. Dieser Vorgang wurde bisher nur bei *Volvox* beobachtet (KIRCHNER); man darf jedoch annehmen, daß er den übrigen Gattungen ebenfalls zukommt.

Durchschnittlich waren die Kolonien von *Pleodorina* in den Kulturen auf dem gleichen Entwicklungsstadium; zu gleicher Zeit traten die einzelnen Kolonien in das Stadium der ungeschlechtlichen Vermehrung, und auch die Periode der geschlechtlichen Fortpflanzung fiel ungefähr in eine bestimmte Zeit. Dies gleichzeitige Auftreten der Vermehrungsvorgänge kann wohl nur daher rühren, daß die Zygoten, aus welchen sich die Pleodorinen entwickelt haben, entweder zu gleicher Zeit »gekeimt« haben, oder daß sich alle Pleodorinen in der Kultur von einer Zygote herleiteten. Die Dauer des Wachstums einer Kolonie währt ziemlich lange, und soweit ich das annähernd angeben kann, verstreichen fünf bis sechs Tage, bis eine Kolonie herangewachsen ist und sich zu erneuter Teilung anschickt. Diese verhältnismäßig lange Zeit, welche zwischen den einzelnen Teilungsperioden verstreicht, wird verständlich, wenn man bedenkt, daß in diesem Fall nicht wie bei der Zweiteilung eines einzelligen Individuums die Tochterzellen die Hälfte des Volumens des mütterlichen Organismus erhalten, sondern nur der 32. Teil einer Mutterkolonie zur Bildung einer Tochterkolonie verwandt wird. Mithin wird hier auch das Wachstum der einzelnen Zellen und damit der ganzen Kolonie bis zu völliger Entwicklung längere Zeit beanspruchen.

Die Dauer des Wachstums einer Kolonie währt zu den verschiedenen Zeiten einer Vegetationsperiode auch verschieden lang, wie schon daraus hervorgeht, daß die in Teilung tretenden Zellen der Kolonien durchaus nicht zu allen Zeiten die gleiche Größe besitzen. Auch bei *Pleodorina* läßt sich, ebenso wie bei vielen Protozoen, eine mit der Häufigkeit der Teilungen geringe Abnahme des Volumens der ausgebildeten Zellen nachweisen.

Die Teilung der Zellen kündigt sich damit an, daß der Kern mit dem ihn umgebenden Plasma nach der Oberfläche der Zelle wandert (Fig. 14, 15), und zwar zur Geißelbasis. Auch an lebenden Zellen läßt sich dieser Vorgang gut beobachten, d. h. man kann erkennen, daß der Binnenkörper sich der Oberfläche der Zelle nähert, und indem das Chromatophor ihn nicht mehr allseitig umgibt, tritt er etwas deutlicher hervor. Den weiteren Vorgang der Kernteilung konnte ich nur an konserviertem Material feststellen. Die verschiedenen Bilder auf den Schnittserien habe ich in eine Reihenfolge gebracht, wie sie mir am plausibelsten zu sein schien, ohne sie jedoch als ganz sicher

anzusehen. Schon bevor der Kern seine Wanderung beginnt, scheint er etwas an Volumen zuzunehmen, dann rückt er an die Oberfläche, und hier vollziehen sich die weiteren Vorgänge. Der Binnenkörper, welcher bei ausgewachsenen Zellen immer eine kleine Vacuole enthält, wird nunmehr allmählich aufgelöst, was man daran sieht, daß die Vacuole immer größer wird. Weiterhin fand ich Kerne, in welchen der Binnenkörper sich in zwei gleiche Teile gespalten hatte, die einander gegenüber der Kernmembran ziemlich dicht anliegen (Fig. 16). Man könnte ja annehmen, daß diese Bilder auch den Schluß der Kernteilung vorstellen; dagegen scheint aber zu sprechen, daß bei der Caryokinese der Kern sich meist in die Länge zieht (Fig. 21), worauf die Durchschnürung eintritt. Auf Fig. 16 hat aber der Kern noch eine vollkommen runde Form. Die beiden Teile des Binnenkörpers zerfallen dann weiter in kleinere Stücke (Fig. 17), indem sich kleinere Brocken von ihnen ablösen. In welcher Weise sich aus diesem Stadium die Spindelform bildet, kann ich nicht angeben. Wahrscheinlich vollzieht sich ihre Bildung wie der gesamte Verlauf der Kernteilung sehr schnell, denn obwohl ich sehr viele Kolonien, die in Teilung begriffen waren, konserviert habe, so waren darunter Kernteilungsbilder recht selten.

Der weitere Vorgang der Kernteilung ist aus den Fig. 18, 21 und 30 zu ersehen. Die Kernmembran scheint auch hier während der Caryokinese erhalten zu bleiben (Fig. 30). Die Zahl der Chromosomen konnte nicht sicher ermittelt werden; es scheinen etwa zwölf vorhanden zu sein, welche die Gestalt von dicken kurzen Stäbchen besitzen; sie färben sich mit Kernfarbstoffen sehr intensiv, mit der MALLORYSchen Färbung dunkelblau. Diese Chromosomen liegen je einer der äußerst feinen Spindelfasern auf. Letztere vereinigen sich an den beiden Polen der Spindel; ein Centrosom ließ sich jedoch nicht nachweisen. Bei *Volvox* ist der Teilungsvorgang offenbar höher entwickelt, wenn HARTMANN'S Angabe zutrifft, daß hier Centrosomen vorhanden sind und die Chromosomen schleifenförmige Gestalt besitzen. Der Kernteilungsvorgang bei *Pleodorina* geht dann weiter, indem die Chromosomen sich teilen und die Teilprodukte nach den Polen der Spindel wandern (Fig. 21), um sich hier zusammenzuballen. Auf diesem Zeitpunkt beginnt auch die Zelle sich in der Mitte ringförmig einzuschnüren, und kurz darauf sind beide Prozesse, die Zell- und die Kernteilung, beendet. Letzteres Stadium ist auf Fig. 20 wiedergegeben. Die Kerne liegen noch dicht nebeneinander, und die beiden neugebildeten Binnenkörper auf den einander zugekehrten Kernseiten. Wie also aus diesem Stadium, und auch aus Fig. 19 zu ersehen ist, welche ein

Achtzellenstadium wiedergibt, treten die Kerne zwischen jeder Teilung in ein Ruhestadium ein

Im morphologischen Teil habe ich schon darauf hingewiesen, daß die beiden contractilen Vacuolen während der Periode der ungeschlechtlichen Teilung besonders deutlich sind und sich in verhältnismäßig kurzen Intervallen kontrahieren. Ich vermute, daß sich dieselben bei der Teilung der Zellen durchschnüren und nicht durch Neubildung entstehen; wenigstens sprechen verschiedene Bilder, die ich an fixiertem Material beobachtet habe, für diese Auffassung. Die Pyrenoide dagegen haben sich schon in der Mutterzelle, bevor die erste Teilung begonnen hat, vermehrt und verteilen sich in ungefähr gleicher Zahl auf die beiden Teilprodukte. Das Chromatophor wird bei jeder Zellteilung einfach halbiert. Bei *Volvox* findet, wie ich beobachtete, auch während der Teilung der Zellen noch eine Teilung des Pyrenoids statt, wie das in Anbetracht der großen Zahl von Zellen, welche hier aus einer hervorgehen, auch kaum anders denkbar ist.

Seine peripherische Lage behält der Kern durch alle weiteren Teilungen bei, so daß man in jeder Zelle einen hellen Pol von dem durch das Chromatophor grün gefärbten Zelleib unterscheiden kann. Durch die allmähliche Einkrümmung der plattenförmigen jungen Kolonie, welche schon auf dem Vierzellenstadium beginnt, erhalten die Zellen auf dem 16- und 32-Zellenstadium eine schwach birnförmige Gestalt, die namentlich an den in der Mitte der Platte liegenden Zellen stärker ausgeprägt ist. Der etwas spitzere Pol ist derjenige, in welchem der Kern liegt.

Auf den Modus der Zellteilung als solchen will ich nur ganz kurz eingehen, denn einmal hat schon KOFOID etwas darüber berichtet und die verschiedenen Stadien der Kolonieentwicklung abgebildet, außerdem verläuft die Entwicklung ursprünglich ganz ebenso, wie sie für die übrigen Volvocineen schon eingehend von verschiedenen Autoren beschrieben wurden (s. GOROSHANKIN, GOEBEL, BÜTSCHLI, KLEIN u. a.).

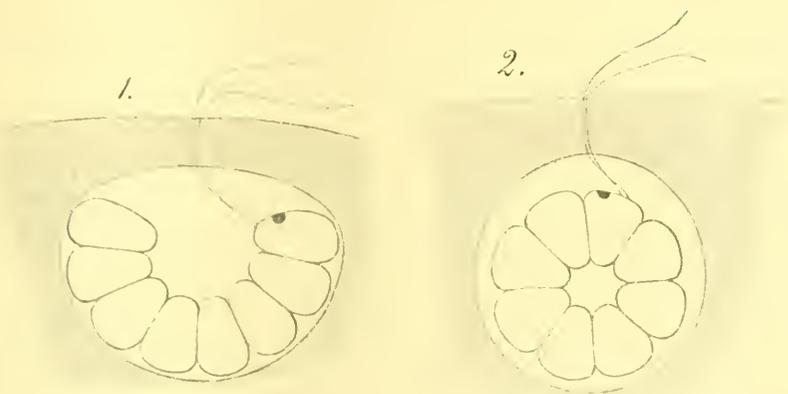
Wie bei der Mehrzahl der Flagellaten finden auch bei den Volvocaceen ausschließlich Längsteilungen statt. Die beiden ersten Teilungsebenen stehen senkrecht zu einander, und die Linie, in der sie sich schneiden ist die Hauptachse der Mutterzelle, die außerdem auch durch die Geißeln und die Anordnung der übrigen Organoide gekennzeichnet ist. Durch diese beiden Schnittflächen wird die Mutterzelle in vier Zellen geteilt, die jedoch nicht genau in einer Ebene liegen, sondern eine schon ganz schwach gekrümmte Scheibe bilden. Durch die nun folgende Teilung der vier Zellen entsteht das bekannte Kreuz, welches

bei allen kugelförmigen Volvocaceen in gleicher Weise hervortritt. Es wird dadurch charakterisiert, daß vier Zellen bis zum Centrum der Zellplatte reichen, während die andern vier nicht so weit reichen und die Ecken zwischen den Kreuzzellen ausfüllen (Fig. 19). Das 16-Zellenstadium (Fig. 34a u. b) kommt dadurch zustande, daß einmal die vier Kreuzzellen sich durch pericline Wände in vier centrale und vier periphere Zellen teilen, während die Eckzellen sich durch anticline Wände in je zwei Zellen teilen. Daß die Teilungsebene je einer Eckzelle mit der Teilungsebene der benachbarten Kreuzzelle gleichläuft, wie es GOROSHANKIN für *Eudorina* angibt, konnte ich nicht beobachten.

Leider hatte ich zu selten Gelegenheit bei *Pleodorina* die Entstehung des 32-Zellenstadiums (Fig. 35a u. b) zu beobachten, als daß ich damit die Angaben GOROSHANKINS und GOEBELS für *Eudorina* näher vergleichen könnte. Nach diesen Autoren entsteht das 32-Zellenstadium, nicht, wie man erwarten möchte, durch Teilung aller Zellen des 16 Zellenstadiums; vielmehr so, daß sich die vier centralen Zellen unverändert erhalten, die vier Eckzellen (d. h. die äußere Teilzelle der beiden ursprünglichen Eckzellen des 16-Zellenstadiums) sich in je drei Zellen und die acht Randzellen, welche zu je zwei zwischen den Eckzellen liegen, sich zu 16 teilen. Auf diesem etwas komplizierten Wege soll das 32-Zellenstadium zustande kommen (s. BÜTSCHLI S. 773 ff.). Wenn die Bildung des 32-Zellenstadiums auf diesem Wege vor sich geht, die Zahl der Teilungen für die Zellen des 16-Zellenstadiums also eine verschiedene ist, schließlich aber 32 gleichgroße Zellen aus der Teilung hervorgehen, so bliebe nur die Möglichkeit, daß die Zellen des 16-Zellenstadiums verschieden groß sein müßten, je nachdem sie ungeteilt bleiben, sich in zwei oder drei Zellen spalten. Bei *Pleodorina* ist das nun durchaus nicht der Fall; sowohl die Zellen des 16- als auch des 32-Zellenstadiums sind sämtlich annähernd gleich groß und auch bei der Tochterkolonie, welche sich schon kugelförmig geschlossen hat, sind alle Zellen gleich groß. An letzteren ist also auch noch kein Größenunterschied zwischen propagativen und vegetativen Zellen ausgeprägt. Ich möchte nach meinen Beobachtungen noch kein endgültiges Urteil über die Entstehung des 32-Zellenstadiums abgeben und muß die Frage daher vorerst offen lassen. Vielleicht daß gerade die inneren oder auch die äußeren Vorgänge bei dieser letzten Teilungsfolge es verständlich machen könnten, wie die Bildung der vier vegetativen Zellen zu verstehen ist.

Wie ich feststellen konnte, sind es die vier centralen Zellen der 32-Zellenplatte aus welchen die vegetativen Zellen hervorgehen (Fig. 35a die vier mit * versehenen Zellen); dies ließ sich folgendermaßen fest-

stellen. Ich komme damit zugleich noch auf einige Vorgänge während des Zellteilungsprozesses zu sprechen. Wie schon KOFOID nachwies, geht das Stigma bei der Zellteilung immer auf eine der Tochterzellen über. Es teilt sich nicht und wird zunächst in den Zellen auch nicht neu gebildet. Auf dem 16- oder 32-Zellenstadium fand ich, daß es fast ausnahmslos in einer der Randzellen der Zellenplatte liegt, und wenn sich dann die Zellenplatte immer stärker wölbt, bis sie sich schließlich zur Hohlkugel schließt, dann liegt das ursprüngliche Stigma an dem Pol, welcher der Oberfläche der Mutterkolonie zugewandt ist (Textfig. 1 u. 2), und das ist zugleich auch die Stelle, wo die Blase



Textfig. 1.

Textfig. 2.

32-Zellenstadium von *Pleodorina*: 1, offen; 2, geschlossen.

sich geschlossen hat. Wie sich gleich ergeben wird, ist der Verschlusspol der hintere Pol der Tochterkolonie, und demnach müssen also die vegetativen Zellen am entgegengesetzten Pol liegen, und zwar liegen da die vier centralen Zellen der 32-Zellenplatte.

Die Pleodorinen behalten ihre Beweglichkeit bis zu dem Augenblick, in welchem die Tochterkolonien aus der mütterlichen Hülle austreten. Daraus geht hervor, daß die Geißeln der Mutterzellen bis zu diesem Moment erhalten bleiben müssen, was tatsächlich zutrifft. Ebenso wie das Stigma immer einer Zelle verbleibt, so gilt das auch für die Geißeln. Es scheint sogar meist dieselbe Zelle zu sein, welche das mütterliche Stigma und die Geißeln besitzt. Allerdings läßt sich das nur selten sicher feststellen, denn die Geißeln sind sehr fein und ihr Verlauf in der »Bruthöhle«, wie ich den Hohlraum bezeichnen will, in welcher die Tochterkolonie ausgebildet wird, ist oft nicht mit

Sicherheit zu erkennen. Die »Bruthöhle« ist einfach die etwas erweiterte Höhle der centralen Gallerte, welche ursprünglich von der Mutterzelle ganz ausgefüllt wurde. Schon nach der ersten Teilung entsteht in der ersten Teilebene eine kleine Lücke zwischen den Tochterzellen und der Gallerte, welche sich mit zunehmender Teilung immer mehr vergrößert, indem auch gleichzeitig der ganze Raum sich erweitert, so daß schließlich die Tochterkolonie frei in der Bruthöhle schwebt, aufgehängt an den beiden Geißeln der Mutterzelle, welche jetzt nur einer der Tochterzellen angehören. Die Tochterkolonien können sich also nicht, wie angegeben worden ist, frei in der mütterlichen Gallerte herumbewegen, sondern sie sind in ihrer Bruthöhle und durch die Geißeln an eine bestimmte Stelle in der Mutterkolonie fixiert; die Tochterkolonien können aber in der Bruthöhle selbst, wenn sie ihre eignen Geißeln ausgebildet haben, hin und herpendelnde Bewegungen machen.

Wenn wir bei *Volvox* die Entstehung einer »Parthenogonie« verfolgen, so finden wir, daß sie schon auf dem Vierzellenstadium zu einer etwas gekrümmten Platte sich entwickelt, auf dem Acht- und 16-Zellenstadium die Einkrümmung ausgeprägter wird; wenn man die *Volvox*-Kolonien auf diesen Stadien im Querschnitt betrachtet, so bemerkt man, daß die Schicht der vegetativen Zellen an den Stellen, wo eine Tochterkolonie entsteht, sich etwas eingestülpt hat. Die Ausbildung der Tochterkolonien (Textfig. 1 u. 2) vollzieht sich bei *Pleodorina* ungefähr auf die gleiche Weise; es fehlt hier eben die große Anzahl vegetativer Zellen, wodurch bei *Volvox* das Bild einer Invagination zustande kommt. Aber die sich entwickelnden Tochterkolonien sind alle so orientiert, daß sie mit der Öffnung ihrer Grube der Oberfläche der Kolonie zugekehrt sind. Und genau dasselbe gilt, wie wir unten sehen werden, für die Microgametocyten.

Es wurde schon oben erwähnt, daß die einzelnen Zellen einer Zellenplatte mit ihrem hellen Pol der Oberfläche der Mutterkolonie zugekehrt sind. In diesem ungefärbten Teil der Zelle liegt der Kern, im entgegengesetzten das Chromatophor mit dem Pyrenoid. Kurz nachdem sich nun die Zellenplatte zur Kugel geschlossen hat, findet in jeder Zelle eine Umlagerung der Elemente statt, denn bald darauf finden wir, daß der helle Pol nicht dem Hohlraum der Tochterblase zugekehrt ist, sondern nach außen zu gerichtet ist (Fig. 5). Entsprechend findet man auf den Schnitten, daß nun das Pyrenoid in jeder Zelle in dem inneren und der Kern in dem äußeren Teil der Zellen liegt (Fig. 23).

Das Stadium, auf welchem die Zellen der Tochterkolonie dichtgedrängt nebeneinander liegen und eine kugelförmige Blase bilden, währt nur ganz kurze Zeit. Bald vergrößert sich die Blase etwas, die einzelnen Zellen runden sich ab, und zwischen ihnen tritt Gallerte auf, welche auch eine Hülle um die Tochterkolonie bildet. Auf diesem Stadium nimmt die junge Kolonie dann bald ihre definitive eiförmige Gestalt an.

Kurz nach dem sich die Tochterblase geschlossen hat, spitzen sich die hellen, nach außen gerichteten Pole der Zellen etwas zu, und zwei feine glashelle Stäbchen werden aus ihnen gleichsam herausgeschoben. So entstehen die Geißeln, die, nachdem sie eine gewisse Länge erreicht haben, langsam hin und her pendelnde Bewegungen machen. Erst zu dieser Zeit treten in den Zellen die Stigmen auf, und ihre Lage in den Zellen bildet ein weiteres Merkmal dafür, welcher Pol der vordere der Tochterkolonie wird. Diese typische Anordnung der Stigmen (worauf im morphologischen Teil eingegangen wurde) läßt feststellen, daß der vordere Pol der Tochterkolonie dem Centrum der Mutterkolonie zugekehrt ist (Fig. 5). Die Unterschiede in der Größe der Stigmen sind auf diesem Stadium zwar noch ganz minimal.

Während dieser Periode, die am lebenden beobachtet wurde, finden zweifellos auch im Kern verschiedene Vorgänge statt, welche zum Teil mit der Bildung der Geißeln in Zusammenhang stehen dürften. Wegen der außerordentlichen Kleinheit des Objektes war es mir trotz eifriger Bemühens nicht möglich diese Vorgänge aufzuklären. Ich muß mich hier darauf beschränken auf die Fig. 23—27 zu verweisen. Vielleicht werden sich diese Bilder durch die Kenntnis der Vorgänge bei geeigneteren Objekten später verstehen lassen. Zu diesen Figuren sei nur kurz folgendes bemerkt. Das Netzwerk in den Zellen (Fig. 23) habe ich nur in ganz wenigen Fällen mit der HEIDENHAINschen Eisenhämatoxylinmethode nachweisen können. Die Fig. 24 u. 25 beziehen sich auf Tochterkolonien, die noch nicht ausgeschlüpft waren, und ich vermute, daß die verschiedenen Kernbilder mit der Bildung der Geißeln (bzw. der Entstehung der Blepharoplasten) in Zusammenhang zu bringen sind. Die Fig. 26 u. 27 stammen von jungen freilebenden Tochterkolonien, wo der Kern noch seine exzentrische Lage hat und die chromatinhaltigen Elemente noch nicht zu einem einheitlichen Binnenkörper zusammengetreten sind. Erst nachdem die Zellen einen ungefähren Durchmesser von 9μ erreicht haben, findet man in dem Kern den für die ausgebildeten Zellen typischen Binnenkörper, worauf der Kern bald in das Centrum der Zelle wandert.

Geschlechtliche Fortpflanzung.

Wie wir aus den Untersuchungen KLEINS wissen, können die beiderlei Sexualprodukte bei *Volvox* sowohl in ein und derselben, als auch in verschiedenen Kolonien ausgebildet werden. Bei *Eudorina* gibt es nur getrenntgeschlechtliche Kolonien, d. h. solche, deren sämtliche generative Zellen entweder nur Ei- oder Samenmutterzellen werden. Im Jahre 1858 hat CARTER eine *Eudorina* beschrieben, deren vier vordere Polzellen sich zu Spermatozoenplatten ausbilden, während die 28 übrigen Zellen der Kolonie zu Eizellen wurden. Diese Beobachtung wurde seitdem nicht bestätigt. Ich erwähne sie hier, weil man vielleicht vermuten möchte, daß dieser Fall auch für *Pleodorina* zutreffen könnte, daß sich nämlich aus den vier kleinern Polzellen Spermatozoen, aus den übrigen Eizellen entwickelten. Wie jedoch die Untersuchung der geschlechtlichen Kolonien von *Pleodorina* ergibt, trifft dieses Verhalten hier nicht zu.

Zunächst sei hervorgehoben, daß die vier kleineren vorderen Zellen von *Pleodorina* auch bei der geschlechtlichen Fortpflanzung ihre vegetative Funktion beibehalten. Nachdem die Microgameten ausgeschwärmt sind, sinkt die Gallerthülle mit den vier vegetativen Zellen zu Boden. Das gleiche galt für die weiblichen Kolonien, die Gallerthülle mit den 28 befruchteten Eiern, welche sich zu Zygoten umbilden, zerfällt dann, und die vegetativen Zellen sterben ab.

Über die geschlechtliche Fortpflanzung bei *Pleodorina* kann ich mich ganz kurz fassen, denn abgesehen von dem eben erwähnten Verhalten der vorderen Zellen, scheinen die Verhältnisse genau dieselben zu sein wie bei *Eudorina*. Auch bei *Pleodorina* gibt es männliche und weibliche Kolonien. Die letzteren unterscheiden sich kaum merkbar von den ausgewachsenen ungeschlechtlichen Kolonien, nur daß die Eizellen (Macrogameten) vielleicht eine Spur größer werden, als die propagativen Zellen der ungeschlechtlichen Kolonien. Ob vor der Copulation ein Reifungsprozeß an den Macrogameten sich vollzieht, möchte ich bezweifeln. Alle Eizellen, die ich daraufhin untersuchte, zeigten keinerlei Veränderung des Kernes. Derselbe lag, genau wie bei den propagativen Zellen der ungeschlechtlichen Kolonien, im Centrum der Zellen.

Der Verlauf der Kernteilung bei der Bildung der Microgameten entspricht völlig dem, was oben bei der ungeschlechtlichen Vermehrung beschrieben wurde. Das ergibt sich auch aus den Kernbildern der Figuren 31 u. 33; Fig. 31 stellt eine Microgametocyte vor der ersten

Teilung dar. Auf Fig. 33 sieht man rechts eine Microgametocyte, auf dem Zweizellenstadium: die Kerne haben sich schon zu Spindeln umgebildet und schicken sich zu erneuter Teilung an. Auch bei der Bildung der Microgameten treten die Kerne zwischen jeder Teilung in ein Ruhestadium ein.

Aus einer Microgametocyte entstehen 64 oder 128 Microgameten; letzteres scheint häufiger der Fall zu sein. Sie sind immer zu einer Platte angeordnet, die mehr oder weniger stark gebogen ist, indem ihre Wölbung gegen das Centrum der Kolonie gekehrt ist, genau so wie das oben für die ungeschlechtlichen offenen 32-Zellenstadien beschrieben wurde. Die Verteilung der Organoide in den einzelnen Microgameten ist so, daß in dem Teil, der der Höhlung der Platte zugekehrt ist, das Chromatophor liegt (Fig. 6), welches hier eine gelblichgrüne Farbe besitzt. Das Chromatophor nimmt etwa die Hälfte des Volumens des Microgameten ein und enthält ein Pyrenoid (Fig. 33). Die andre Zellhälfte ist hell und durchsichtig; hier liegt der Kern, in welchem 3—5 Chromatinkörner zu sehen sind (Fig. 32, 33). An der Spitze des hellen Poles oder nahe demselben liegt das kleine Stigma, und dicht dabei entspringen die beiden Geißeln der Microgameten (Fig. 2). An der Grenze der gefärbten und ungefärbten Hälfte liegen einige Körnchen, die wahrscheinlich zu den »roten Körnchen« gehören. Nachdem sich die Microgameten aus der Platte losgelöst haben, scheint sich die Lage der einzelnen Elemente etwas zu verändern. Genau so wie bei der ungeschlechtlichen Vermehrung gehen das Stigma und beide Geißeln der Microgametocyte auf einen Microgameten (Fig. 2 u. 6) der Mutterzelle über, an welchen in diesem Fall die ganze Microgametenplatte aufgehängt ist. Infolge der Geißelbewegungen jedes Microgameten flottiert die ganze Zellenplatte in der Mutterkolonie hin und her. Das 32-Zellenstadium, welches auf Fig. 6 abgebildet ist, und dessen Microgameten ganz normal ausgebildet sind, stammte aus einer Kultur, die ich schon mehrere Tage lang in einer Schale gehalten hatte. Ob derartige Zahlendifferenzen von 32—128 Microgameten auch unter normalen Bedingungen existieren können, muß ich dahingestellt sein lassen.

Sind die Microgameten voll ausgebildet, so verlassen die ganzen Platten die mütterliche Hülle, schwimmen herum und heften sich schließlich an einer weiblichen Kolonie an. Nunmehr lösen sich die einzelnen Microgameten aus dem Verband los, dringen in die Gallerte der weiblichen Kolonie ein und bewegen sich tastend in derselben herum. Haben sie eine Eizelle erreicht, so kriechen sie noch

längere Zeit auf deren Oberfläche herum, worauf erst die Copulation eintritt.

Bald nach der Befruchtung beginnt sich die Eizelle zur Zygote umzubilden. Die dunkelgrüne Farbe des Chromatophors schwindet zusehends, die Zelle wird bald hellgelb, und wenn die Zygote fertig ausgebildet ist, so hat sie eine gelbbraune Farbe. Gleichzeitig mit diesem Farbenwechsel scheidet die befruchtete Eizelle eine Membran aus, welche in wenigen Tagen eine ziemliche Stärke erreicht; sie ist an ihrer Oberfläche ganz glatt. Von der Undurchlässigkeit dieser Hülle bekam ich dadurch eine Vorstellung, daß es mir nicht gelungen ist, den Inhalt der Zygoten, wenn dieselben nicht angeschnitten waren, zu färben.

Auf einem Schnitt durch eine Zygote sieht man, daß gleichzeitig mit den Veränderungen, die in dem Chromatophor stattgefunden haben, auch die Pyrenoide ihre Gestalt verändern. In den Eizellen hatten sie, ebenso wie in den propagativen Zellen der ungeschlechtlichen Kolonien eine kugelige Form. Nunmehr sind sie größer geworden, haben eckige Umrisse und die sie umgebende helle Zone, welche von der nicht färbbaren Stärkehülle ausgefüllt wird, hat sich bedeutend verbreitert (Fig. 28). Das ganze Plasma hat ein vacuoläres Aussehen, und demselben sind fetthaltige Reservestoffe eingelagert. Der Kern der Zygoten ist verhältnismäßig klein; in seinem Bau zeigt er keine wesentlichen Veränderungen.

Zum Schluß dieser Arbeit spreche ich meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. BÜTSCHLI, für die wertvolle Anregung und liebenswürdige Teilnahme meinen herzlichsten Dank aus. Ebenso erlaube ich mir, Herrn Prof. SCHUBERG für seine vielfache freundliche Hilfe meinen besten Dank abzustatten.

Heidelberg, Oktober 1907.

Literaturverzeichnis.

- 83—87. O. BÜTSCHLI, Mastigophora. BRONNS Ordnungen und Klassen des Tierreichs. I. 2. Abt.
 90. — Über den Bau der Bakterien u. verw. Organismen. Leipzig 1890.
 96. — Weitere Ausführungen über den Bau der Bakterien und Cyanophyceen.
 02. — Bemerkungen über Cyanophyceen und Bakteriaceen. Arch. f. Protistenk. Bd. II. S. 41—59.

Über d. Bau u. die Fortpflanzung von *Pleodorina illinoisensis* Kofoid. 475

58. H. J. CARTER, On Fecundation in *Eudorina elegans* and *Cryptoglena*. Ann. mag. nat. hist. Bd. II. S. 237—253.
94. G. CLINTON, *Pleodorina* in Illinois. Botan. Gazette. Bd. XIX. S. 383.
75. F. COHN, Die Entwicklungsgeschichte der Gattung *Volvox*. Festsehr. z. GÖPPERTS 50 jährig. Doktorjubiläum. Breslau.
95. O. E. DILL, Die Gattung *Chlamydomonas* und ihre nächsten Verwandten. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXVIII.
82. TH. W. ENGELMANN, Über Licht und Farbenperception niederster Organismen. PFLÜG. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. XXIX. S. 387.
82. K. GOEBEL, Grundzüge der Systematik und speziellen Pflanzenmorphologie.
90. GOROSHANKIN, Beiträge zur Kenntnis der Morphologie und Systematik der *Chlamydomonaden*. I. *Chlamydomonas Braunii* (Gorosh.).
91. — Desgl. *Chlamydomonas Reinhardi* (Dangeard) und seine Verwandten.
75. — Genesis im Typus der palmellenartigen Algen. Mitt. d. Kais. Ges. naturf. Freunde in Moskau.
04. M. HARTMANN, Die Fortpflanzungsweisen der Organismen, Neubenennung und Einteilung derselben, erläutert an Protozoen, *Volvocineen* und *Dicymiden*. Biol. Centralbl. Bd. XXIV. 1904.
79. O. KIRCHNER, Zur Entwicklungsgeschichte von *Volvox minor* (Stein). COHN'S Beitr. zur Biologie der Pflanzen. Bd. III. Heft 1. S. 99 ff.
92. G. KLEBS, Flagellatenstudien. Diese Zeitschr. Bd. LV. S. 265—445.
89. G. KLEIN, Morphologische und biologische Studien über die Gattung *Volvox*. PRINGSHEIMS Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XX. 2.
90. — Vergl. Untersuchungen über Morphologie und Biologie der Fortpflanzung bei der Gattung *Volvox*. Ber. d. naturf. Ges. Freiburg i. B. Bd. V. 1.
98. C. A. KOFOID, Art. V. Planeton Studies. II. On *Pleodorina illinoisensis*, a new species of the planeton from the Illinois Rivers. Bull. Illinois State Labor. Nat. Hist. Bd. V. S. 273—293.
99. — Art. IX. Planeton Studies. III. On *Platydorina*, a new genus of the family *Volvoeidae*, from the Planeton of the Illinois-River. Bull. Illinois River State Labor of Nat. Hist. Bd. V.
96. R. LAUTERBORN, Untersuchungen über Bau, Kernteilung und Bewegung der Diatomeen. Leipzig.
04. — Beitr. zur Fauna und Flora des Oberrheins und seiner Umgebung. II. Faunist. und biolog. Notizen. Mitt. d. Polichia. Naturw. Verein. d. Rheinpfalz. Jahrg. 1904. S. 65.
04. A. MEYER, Orientierende Untersuchungen über Verbreitung, Morphologie und Chemie des *Volutins*.
94. D. M. MOTTIER, *Pleodorina* in Indiana. Botan. Gazette. Bd. XIX. S. 383.
04. F. OLTMANN'S, Morphologie und Biologie der Algen. Jena 1904.
93. W. SCHMIDLE, Über den Bau und die Entwicklung von *Chlamydomonas Kleinii* n. sp.
82. FR. SCHMITZ, Die Chromatophoren der Algen. Bonn.
94. W. R. SHAW, *Pleodorina* a new genus of the *Volvocineae*. Botan. Gazette. Bd. XIX. S. 279—283.
05. H. SCHUBOTZ, Beiträge zur Kenntnis der *Amoeba blattae* (Bütschli) und *Amoeba Proteus*. (Pall). Arch. f. Protistenkunde Bd. III. S. 1—46.

Erklärung der Abbildungen.

Gemeinsame Bezeichnungen.

<i>bk</i> , Binnenkörper;	<i>n</i> , Kern;
<i>chr</i> , Chromatophor;	<i>pyr</i> , Pyrenoid;
<i>chs</i> , Chromosom;	<i>rk</i> , rote Körnehen;
<i>ctp</i> , Cytoplasma;	<i>sp</i> , Kernspindel;
<i>g</i> , Geißel;	<i>st</i> , Stigma;
<i>gl</i> , Gallerte;	<i>sth</i> , Stärkehülle;
<i>glh</i> , Gallerthülle;	<i>vk</i> , contractile Vacuole;
<i>km</i> , Kernmembran;	<i>z</i> , Zygote;
<i>mct</i> , Microgametocyt;	<i>zp</i> , propagative Zelle;
<i>mik</i> , Microgamet;	<i>zv</i> , vegetative Zelle.

Tafel XXVII.

Nach lebenden Präparaten gezeichnet.

Fig. 1. Ausgewachsene Kolonie. Vergr. 640.

Fig. 2. Microgametocyte von der Fläche gesehen (64-Zellenstadium).
Vergr. etwa 1500.

Fig. 3. Propagative Zelle. Vergr. 1500.

Fig. 3a. Stigma bei noch stärkerer Vergrößerung.

Fig. 4. Vegetative Zelle. Vergr. 1500.

Fig. 5. Junge Tochterkolonie, die noch von der mütterlichen Gallerte
umgeben ist. Vergr. 1500.

Fig. 6. Microgametocyte von der Seite gesehen, aus 32 Zellen bestehend.
Vergr. 1500.

Tafel XXVIII.

Nach konservierten Total- und Schnittpräparaten gezeichnet (ausschl.

Fig. 11, 34 u. 35). Vergr. 1500.

Fig. 7. Schnitt durch eine propagative Zelle. Verschiedene feine cyto-
plasmatische Fäden treten bis an die Peripherie der Zelle. Der nach oben gerich-
tete stärkere Strang ist der Plasmahals, welcher stets nach der Oberfläche der
Kolonie zu gerichtet ist. Sublimat-Essigs. WERGERTS Eisenhämatoxylin.

Fig. 8. Desgl. Sublimat-Essigs. MALLORYSche Färbung.

Fig. 9. Desgl. Die lamellöse Anordnung des Chromatophors ist deut-
lich zu sehen. $\frac{1}{2}$ ige Osmiumsäure, MALLORYSche Färbung.

Fig. 10. Desgl. Oberflächlicher Schnitt. $\frac{1}{2}$ ige Osmiumsäure, MAL-
LORYSche Färbung.

Fig. 11. Propagative Zelle, nach dem Leben gezeichnet. Die roten Körn-
chen (*rk*) sind mit Neutralrot dargestellt worden.

Fig. 12. Desgl. mit Sublimat-Essigs. fixiert. Die roten Körnehen mit
DELAFIELDSCHEM Hämatoxylin gefärbt.

Fig. 13 a—c. Drei Zellen von in Sublimat-Essigs. konserviertem Material
in Wasser betrachtet.

Über d. Bau u. die Fortpflanzung von *Pleodorina illinoisensis* Kofoid. 477

Fig. 14. Propagative Zelle; die Zelle bereitet sich zur Teilung vor und der Kern rückt an die Oberfläche. Sublimat-Essigs. Hämalaun.

Fig. 15. Desgl. Sublimat-Essigs. Hämalaun.

Fig. 16. Schnitt durch zwei Zellen eines Vierzellenstadiums. Jede Zelle enthält zwei Binnenkörper. Sublimat-Essigs. Hämalaun.

Fig. 17. Desgl. Der Binnenkörper zerfällt in kleine Stücke. Sublimat-Essigs. MALLORYSche Färbung.

Fig. 18. Vierzellenstadium, Flächenschnitt. Jede Zelle befindet sich auf dem Stadium der Caryokinese. Sublimat-Essigs. MALLORYSche Färbung.

Fig. 19. Achtzellenstadium; die contractilen Vacuolen sind zum Teil nach den Beobachtungen an lebenden Teilungsstadien eingezeichnet. Sublimat-Essigs. Hämalaun.

Fig. 20. Zwei Zellen kurz nach der Teilung. Die Binnenkörper liegen an den einander zugekehrten Seiten der beiden Kerne. Sublimat-Essigs. Hämalaun.

Fig. 21. Drei Zellen eines 16-Zellenstadiums in Teilung begriffen. Sublimat-Essigs. MALLORYSche Färbung.

Fig. 22. Drei Zellen eines 16-Zellenstadiums. Das Chromatin der Kerne ist netzförmig angeordnet. Sublimat-Essigs. MALLORYSche Färbung.

Fig. 23. Querschnitt durch eine junge Tochterkolonie. In jeder der Zellen ist ein fädiges Netzwerk sichtbar. Sublimat-Essigs. Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN.

Fig. 24. Stück einer Tochterkolonie, die noch nicht ausgeschlüpft ist (Totalpräparat). Sublimat-Essigs. DELAFIELDS Hämatoxylin.

Fig. 25. Schnitte durch Zellen einer eben gebildeten Tochterkolonie; Kerne in verschiedenen Stadien. Sublimat-Essigs. DELAFIELDSches Hämatoxylin.

Fig. 26 u. 27. Stück einer freilebenden Tochterkolonie. Sublimat-Essigs. DELAFIELDSches Hämatoxylin. (Fig. 26 ist aus einem Totalpräparat, Fig. 27 aus einem Schnitt.)

Fig. 28. Schnitt durch eine Zygote. Sublimat-Essigs. MALLORYSche Färbung.

Fig. 29. Zygote in toto. Die oberflächliche Hülle besteht aus Gallerte. Sublimat-Essigs. MALLORYSche Färbung.

Fig. 30. Kernteilungsfigur; die erste Teilung aus einer ungeschlechtlichen Teilungsreihe. Vergr. ungefähr 2000. Sublimat-Essigs. MALLORYSche Färbung.

Fig. 31. Spermatoocyte vor der ersten Teilung. Sublimat-Essigs. MALLORYSche Färbung.

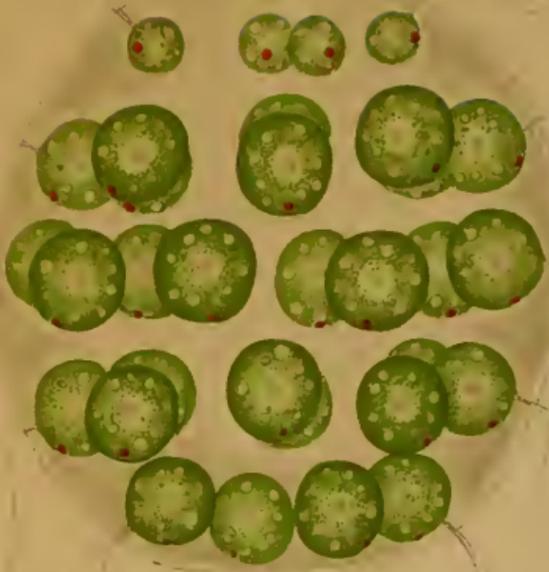
Fig. 32. Fertig ausgebildete Spermatoocyte, aus 128 Zellen bestehend. Sublimat-Essigs. DELAFIELDSches Hämatoxylin.

Fig. 33. Schnitt durch eine Kolonie mit Spermatoeyten verschiedener Stadien. Sublimat-Essigs. MALLORYSche Färbung.

Fig. 34a und b. 16-Zellenstadium nach dem lebenden gezeichnet, a, von oben, b, von der Seite gesehen.

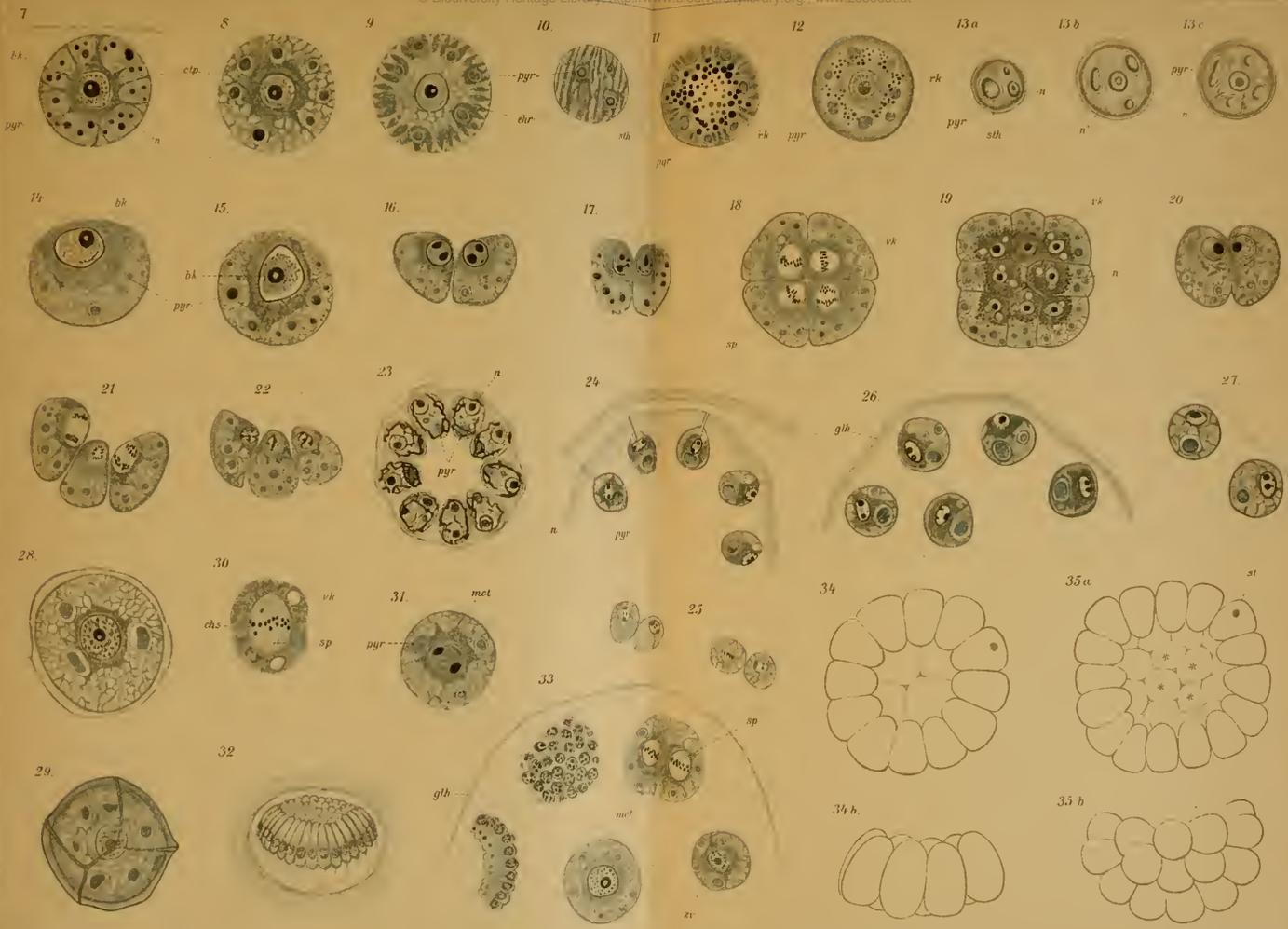
Fig. 35a und b. 32-Zellenstadium. Desgl. wie in Fig. 34.

1



2





ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1908

Band/Volume: [90](#)

Autor(en)/Author(s): Merton Hugo

Artikel/Article: [Über den Bau und die Fortpflanzung von Pleodorina illinoisensis Kofoid 445-477](#)