

*Vergleichende Untersuchungen  
über Morphologie und ...*

Ludwig Klein

HARVARD UNIVERSITY.



LIBRARY

OF THE

MUSEUM OF COMPARATIVE ZOOLOGY.

1641

GIFT OF

ALEXANDER AGASSIZ.

December 11, 1891.

*sep Infusoria*

*Dec 11. 1891*

BERICHTE  
DER  
NATURFORSCHENDEN GESELLSCHAFT

ZU

FREIBURG I. B.

IN VERBÜNDUNG MIT

DR. DR. F. HILDEBRAND, J. LÜROTH, J. VON KRIES, G. STEINMANN,  
E. WARBURG, A. WEISMANN, R. WIEDERSHEIM,  
PROFESSOREN AN DER UNIVERSITÄT FREIBURG

HERAUSGEBEN

VON DEM SECRETÄR DER GESELLSCHAFT

DR. AUGUST GRUBER,

PROFESSOR DER ZOOLOGIE AN DER UNIVERSITÄT FREIBURG.

FÜNFTER BAND.

ERSTES HEFT.

MIT 4 TAFELN

INHALT. VOM RATH. UEBER DIE FORTPFLANZUNG DER DIPLOPODEN (CHELO-  
SEATHEN). KLEIN, VERGLEICHENDE UNTERSUCHUNGEN ÜBER MOR-  
TALITÄT UND BIOLOGIE DER FORTPFLANZUNG BEI DER GATTUNG VOLVOX.



FREIBURG I. B. 1890.

AKADEMISCHE VERLAGSBÜCHHANDLUNG VON J. C. B. MOHR  
(PAUL EBNER),

## Inhalt.

	Seite
Ueber die Fortpflanzung der Diplopoden (Chilognathen). Von Dr. Otto von Rath. Mit Tafel 1 . . . . .	1
Tafelerklärung Seite 28.	
Vergleichende Untersuchungen über Morphologie und Biologie der Fortpflanzung bei der Gattung Volvox. Von Ludwig Klein. Mit Tafel 2—6 . . . . .	29
Tafelerklärung Seite 116	

---

Verlag von Georg Reimer in Berlin,

zu beziehen durch jede Buchhandlung.

## Natürliche Schöpfungs-Geschichte.

Gemeinverständliche wissenschaftliche Vorträge über die

**Entwicklungslehre**

im Allgemeinen und dazugehörige von

**Darwin, Goethe und Lamarck**

im Besonderen.

Von

**Ernst Haeckel.**

Achte umgearbeitete und vermehrte Auflage.

Mit dem Porträt des Verfassers und 20 Tafeln.

Preis: 10 Mark, gebd. 12 Mark 50 Pf.

Dec. 11, 1891

Sub. ...

# Vergleichende Untersuchungen über Morphologie und Biologie der Fortpflanzung bei der Gattung *Volvox*.

(*Volvox*studien III. Theil. <sup>1)</sup>)

Von

Ludwig Klein.

Mit 5 Tafeln.

## Einleitung.

In meinen früheren Arbeiten über die Gattung *Volvox* wurde in erster Linie die kleinere Art, *Volvox aureus* Ehrh., berücksichtigt, da sie ja den Ausgangspunkt meiner *Volvox*studien überhaupt bildete. Als sich im Laufe dieser Untersuchung ein eingehenderes Studium auch von *Volvox globator*, namentlich nach der biologischen Seite, der Frage nach der Geschlechtervertheilung, dem Generationswechsel etc. als dringend nothwendig herausstellte, da war theils zu einigermaßen erschöpfender Behandlung dieses interessanten Themas die Jahreszeit zu weit vorgeschritten, vor allem aber war der Hauptbetheiligte an diesen Fragen, *Volvox globator* selbst, an den von mir im letzten Spätsommer und Herbste besuchten Fundorten nicht in der wünschenswerthen Verfassung, weil hier nur ungeschlechtliche Vermehrung beobachtet werden konnte. Ich musste so beim Abschluss der grossen Arbeit diesen Theil auf das nächste Jahr verschieben und erwartete auf Grund eigener spärlicher Beobachtungen, auf Grund der in der Literatur zerstreuten gelegent-

<sup>1)</sup> Als 1. Theil ist meine in PRINGSHEIM'S Jahrbüchern Band 20 Heft 2 erschienene Abhandlung: „Morphologische und biologische Studien über die Gattung *Volvox*,“ als 2. Theil der in den Berichten der Deutschen botanischen Gesellschaft Band 7 Heft 1 enthaltene Aufsatz: „Neue Beiträge zur Kenntniss der Gattung *Volvox*,“ anzusehen.

lichen Bemerkungen<sup>1)</sup>), und ganz besonders auf Grund des von mir gefundenen, so überraschend grossen Formenreichtums von *Volvox aureus* auch hier bei genauem Zusehen und genügender Ausdehnung meiner Untersuchungen analoge Verhältnisse constatiren zu können.

Diese Erwartung wurde nun freilich durch die Ergebnisse meiner diesjährigen *Volvox*studien aufs gründlichste getäuscht, dagegen veranlassten mich regelwidrige Vorgänge bei der Spermatozoenbildung zu einer vergleichenden Untersuchung der Partheno- und Androgonidienentwicklung beider Arten, besonders in den späteren Stadien, die bisher keine Berücksichtigung fanden. Ausserdem gelang es mir in diesem Jahre schlechterdings nicht mehr, *Volvox*culturen im Grossen in den von mir im verflossenen Jahre mit so ausgezeichnetem Erfolge benutzten Bassins des hiesigen zoologischen Institutes anzulegen, so oft und so reichliches Material hier auch eingebracht wurde. Dieses Missgeschick veranlasste mich zunächst, den natürlichen Fundorten von vornherein grössere Aufmerksamkeit zu schenken, als ich ursprünglich im Sinne hatte, und da mir bei diesen Excursionen *Volvox aureus* gleichfalls stets in die Hände gerieth, studirte ich auch hier den kleinen *Volvox* vom beginnenden Frühjahr an nochmals gründlichst, was mir um so werthvoller war, als sich derselbe in diesem Jahre im Grossen und Ganzen sehr beträchtliche Abweichungen von seinem vorjährigen Verhalten im Freien wie in den zoologischen Bassins gestattete, Abweichungen, die nicht nur meine Kenntnisse über ihn beträchtlich erweiterten, sondern mich auch zu einer ganz anderen Auffassung des Generationswechsels und der Bedingungen der Geschlechtervertheilung führten.

Die Excursionen wurden Ende April begonnen und bis in den Anfang December fortgesetzt; sie erstreckten sich auf sieben verschiedene Fundorte in der Freiburger Gegend: die Hanflöcher von Hochdorf, Hugstetten, Buchheim, Gottenheim und Holzhausen, und je einen Sumpf bei Hugstetten und Alt-Breisach; von letzterem Orte versorgte mich ausserdem Herr Pharmaceut HERBST von Alt-Breisach wiederholt mit Material; ferner erhielt ich im November mehrmals *Volvox* aus Hanflöchern bei Baden-Baden durch Herrn Lehramtspracticanten SCHMIDLE und ausser diesen beiden Herren bin ich noch ganz besonders Herrn Dr. KLEBAHN in Bremen zu grossem Danke verpflichtet, der zwei ihm bekannte

---

<sup>1)</sup> *Volvox*studien I. p. 192 ff.

Volvoxlokalitäten Bremens auf meine Bitte vom Frühjahr bis zum Winter beobachtete und mir so ein sehr werthvolles Controllmaterial für meine hiesigen Beobachtungen zur Verfügung stellte.

Schon die ersten in diesem Frühjahr unternommenen Excursionen zeigten mir, dass meine bisherigen Vorstellungen von dem Wechsel der Geschlechtervertheilung und vom Generationswechsel bei *Volvox* nicht haltbar waren, so gut sie auch fundamentirt schienen, und deshalb habe ich die experimentelle Behandlung des Themas, abgesehen von einigen am Schlusse zu erwähnenden Vorversuchen, einstweilen bei Seite gelassen, denn einer derartigen, an und für sich zwar sehr reizvollen, aber auch sehr schwierigen Untersuchung muss doch nothwendigerweise ein auf umfassendster und breitester Beobachtungsbasis ruhendes Bild vom Verhalten des *Volvox* im Freien und im natürlichen Wechsel der äusseren Verhältnisse mit besonderer Berücksichtigung der etwaigen Veränderungen des Wohnortes als Grundlage und als Ausgangspunkt vorausgehen. Zuerst muss man genau wissen, wie weit denn eigentlich hier die Variationen überhaupt gehen und ob und inwiefern sie sich von äusseren bezw. lokalen Einflüssen abhängig erweisen. Mit diesem einstweiligen Verzicht ist natürlich kein dauernder Verzicht auf die experimentelle Behandlung der biologischen Fragen ausgesprochen; ich behalte mir eine solche für das, vielleicht auch die nächsten Jahre vor und hoffe, ihre Resultate in dem letzten, dem voraussichtlich wichtigsten und interessantesten Theile meiner *Volvox*studien mittheilen zu können.

Im September dieses Jahres ist von OVERTON<sup>1)</sup> eine Untersuchung über *Volvox* erschienen, die unabhängig von meinen Arbeiten angestellt wurde und die meine Resultate auch nicht mehr berücksichtigt, weil die Abhandlung schon niedergeschrieben war, als meine *Volvox*studien erschienen. OVERTON gibt, von der Weiterentwicklung der Parthenogonidien abgesehen, in seiner Arbeit im Wesentlichen, was er auf Grund seiner Beobachtungen und seines Beobachtungsmaterials geben konnte, vor allem eine sehr gründliche Morphologie der Zelle, der Kernverhältnisse etc., ein Punkt, in welchem ich ausser Bestätigungen meiner Resultate sehr gerne eine dankenswerthe beträchtliche Erweiterung unserer Kenntnisse anerkenne. Auf einige Differenzpunkte untergeordneter Natur, wie

---

<sup>1)</sup> E. OVERTON, Beiträge zur Kenntniss der Gattung *Volvox* (Botanisches Centralblatt 1889, Nr. 29—36; daraus S.-A. als Züricher Dissertation).

die Continuität der „Verbindungsfäden“, die Zweizahl der contractilen Vacuolen in den Protoplasten von *Volvox globator* etc. gehe ich hier nicht weiter ein, da diese Dinge in meinen Studien bereits zur Genüge erörtert sind. Die Discussion einiger Differenzen in biologischen Fragen soll bei den entsprechenden Abschnitten vorliegender Arbeit eingefügt werden und nur einen Punkt, die Frage nach der systematischen Stellung von *Volvox*, möchte ich hier in der Einleitung noch herausgreifen, weil die vorliegende Schrift der Hauptsache nach ein weiterer Ausbau des wichtigsten Theiles meiner früheren Studien, des biologischen sein soll und sich darum später eine geeignete Stelle nicht leicht mehr findet.

Der alte Streit, ob Pflanze oder Thier, der meines Erachtens von BÜTSCHLI endgültig entschieden ist <sup>1)</sup>, wird auch hier wieder berührt. OVERTON findet zunächst ganz richtig, dass *Volvox* seine natürlichste Stelle unter den Flagellaten findet. Um so mehr ist man überrascht, dass er sodann die ganze Flagellatengruppe anstatt zu den Protozoen zu den Algen stellt, weil zahlreiche hierher gehörige Formen gefärbte Chromatophoren besitzen. Die Bedeutung dieser Gebilde ist nun unleugbar mehr in den Vordergrund getreten, seitdem SCHMITZ <sup>2)</sup> und SCHIMPER <sup>3)</sup> es höchst wahrscheinlich gemacht haben, „dass die Chromatophoren und die ihnen homologen Gebilde sich ausschliesslich, ebenso wie der Kern, durch Theilung, niemals durch Neubildung vermehren“. Mit vollem Recht betont darum OVERTON die grosse morphologische Bedeutung dieser Gebilde: „Es wird unwahrscheinlich, dass die Chromatophoren in verschiedenen divergirenden Entwicklungsreihen plötzlich auftreten, wie dies geschehen sein müsste, wenn die gefärbten Formen von den farblosen abstammen; unverhältnissmässig geringer ist die Schwierigkeit, wenn man die Annahme macht, dass an den verschiedenen Phylen die farblosen Formen aus den gefärbten hervorgegangen sind (wie dies thatsächlich bei den Phanerogamen stattgefunden).“

Soweit stimme ich vollkommen bei, nicht aber dem Schlusse, zu welchem OVERTON durch diese Erwägungen geführt wird: „Der Besitz von eigenen Chromatophoren dürfte genügen, um einen Organismus als Pflanze zu bezeichnen, während der Mangel

<sup>1)</sup> BÜTSCHLI, Protozoa p. 804; cf. L. KLEIN, *Volvoxstudien* I. p. 201.

<sup>2)</sup> SCHMITZ, *Die Chromatophoren der Algen*.

<sup>3)</sup> SCHIMPER, *Untersuchungen über die Chlorophyllkörper und die ihnen homologen Gebilde* (Pringsheim's Jahrbücher XVI. 1885).



an Chromatophoren erwiesenermassen ja doch kein Kriterium für Thiernatur abgibt.“ Der Nachsatz ist richtig, der Vordersatz aber discutabel. OVERTON erkennt die Einheitlichkeit der Flagellaten an: „Die Gruppe der Flagellaten (BÜTSCHLI), wenn gleich die meisten der hierher gerechneten Lebewesen wohl wirklich als nahe verwandt anzusehen sind, ist eine solche, deren extreme Glieder weiter von einander abstehen, als von gewissen Repräsentanten anderer Gruppen des biologischen Reiches.“ Die nahe Verwandtschaft der Phytomastigoden zu den Palmellaceen ist ja unbestritten! Eines aber übersieht OVERTON bei dieser Versetzung der gesammten Flagellaten unter die Algen, den Umstand nämlich, dass wir dann hier eine entschieden zoologische Gesellschaft mitbekommen würden, die zahlreichen Formen nämlich, welche sich thierisch ernähren, also feste Nahrungsstoffe aufnehmen und, was die Hauptsache ist, ein besonderes Organ für diese Nahrungsaufnahme, eine Mundöffnung besitzen (*Bodo caudatus* und *angustus*, *Petulomonas*, *Peranema*, *Anisonema* etc. etc.). Diese Formen haben aber sicherlich unter den Pflanzen nichts zu suchen; will man darum die Flagellaten, was unnatürlich wäre, nicht gewaltsam in eine chromatophorenführende und chromatophorenfreie Reihe zerreißen, dann lässt man sie unbeschadet der unzweifelhaften nahen Verwandtschaftsbeziehungen der Phytomastigoden zu ächten Algen am besten da stehen, wohin sie BÜTSCHLI gestellt hat, bei den Protozoën als gemeinsamen Ausgangspunkt beider organischen Reiche, bei dem sich pflanzliche und thierische Charaktere aufs innigste durchdringen; nur so sind Formen wie *Chromulina* (*Chrysomonas* St.) *flavicans* zu verstehen, welche sich trotz des Besitzes von Chromatophoren in pflanzlicher und thierischer Weise zugleich ernähren!<sup>1)</sup>

---

### 1. Abschnitt.

#### Die bei den Colonien von *Volvox globator* EHR. beobachteten Combinationen in der Zusammensetzung aus reproductiven und Arbeits-Individuen (fertilen und sterilen Zellen).

Ich beginne meine Schilderung mit dem Ausgangspunkte meiner diesjährigen Studien, der Geschlechtervertheilung bei *Volvox globator*, wobei ich vorausschicken möchte, dass sich

---

<sup>1)</sup> BÜTSCHLI, Protozoa p. 866.  
Berichte V. Heft 1.

meine Angaben auf ein ungemein reiches Material von allen Fundorten mit Ausnahme von Gottenheim und Holzhausen stützen und die Zeit vom April bis December umfassen.

In meiner ersten Arbeit <sup>1)</sup> führte ich eine Reihe von Combinationen, wesentlich auf Grund der in der Literatur vorgefundenen Nachweise an, auf die ich aber heute noch weniger Gewicht legen möchte wie früher; ich wenigstens habe trotz bestem Willen gegen meine Erwartung nur rein ungeschlechtliche und monöcische Geschlechtscolonieen, die fast ausnahmslos proterandrisch waren, finden können, wozu noch als einmalige, später näher zu beleuchtende Beobachtung das reichliche Auftreten von rein weiblichen Colonieen in einem Bassin des hiesigen zoologischen Institutes im November vorigen Jahres kommt <sup>2)</sup>. Da ausserdem diese zwei (bezw. drei) einzigen Combinationen auch in sich eine weit geringere Variation zeigten, als sie in den einzelnen Combinationen von *Volvox aureus* aufzutreten pflegt, und auch die bei Bremen (KLEBAHN), Göttingen (FALKENBERG) und Baden-Baden (SCHMIDLE) gesammelten Colonieen nur diese beiden erkennen liessen, so halte ich die Möglichkeit resp. Wahrscheinlichkeit, noch weitere Combinationen von *Volvox globator* zu finden, bei der schwachen Neigung desselben zur Variation für äusserst gering, ohne sie jedoch völlig in Abrede stellen zu wollen. Nirgends dürfte es gefährlicher sein, als gerade bei *Volvox locale* negative Resultate zu verallgemeinern, das zeigt am instructivsten OVERTON'S Arbeit, wo der biologische Theil eine Reihe von derartigen Irrthümern aufweist, die man übrigens Niemand zum Vorwurf machen darf, solange er keinen genügenden Ueberblick über den Formenreichtum von *Volvox* erlangt hat.

Sphärosiraformen, unzweifelhaft oder auch nur zweifelhaft zu *Volvox globator* gehörig, konnte ich nie entdecken; auch keine ihnen nahestehenden Formen der monöcischen Colonieen, in deren die gewöhnliche Zahl der Spermatozoencolonieen (Antheridien), die gewöhnlich 3—5, oft auch nur 1—2 betrug, nur selten überschritten wurde und in den extremsten Fällen (November 89 von Baden-Baden) als Maximum in antheridienreichen Colonieen nur 15 bei 25—40 Eiern betrug.

Ebenso wenig fanden sich Spermatozoencolonieen oder verein-

---

<sup>1)</sup> Studien I. p. 192.

<sup>2)</sup> Studien I. p. 194, Studien II. p. 44.

zelte Eier jemals in ungeschlechtlichen Colonieen vor; was endlich das von OVERTON behauptete Vorkommen ungeschlechtlich erzeugter Tochterkugeln in Geschlechtscolonieen anlangt, so findet sich nur einmal in meinem Tagebuch (25. Mai) eine derartige Angabe vermerkt: „*V. globator*, grosse Kugel mit zahlreichen Eiern, einigen Spermatozoidenbündeln und einer grossen Tochtercolonie.“ Spätere Erfahrungen lassen mich jedoch dieser ganz vereinzelt Notiz wenig Gewicht beilegen, und ich citire sie überhaupt nur, weil OVERTON das Gleiche angibt. Ich fand nämlich im Sommer an dem damals ziemlich von Parasiten heimgesuchten Material von Alt-Breisach eine ganze Colonie von *Volvox aureus* in einer grossen ungeschlechtlichen Kugel von *Volvox globator*, die hinten ein grosses Loch hatte, das sich bei dichter Zusammenlagerung zahlreicher Colonieen auf dem Objectträger wieder ziemlich geschlossen hatte. Beiläufig sei hier bemerkt, dass ich auch sonst mancherlei mehr oder minder harmlose, zufällig hereingerathene Gäste in wenig verletzten Colonieen auffand: ziemlich häufig eine kleine *Euglena* und kleine Baccillariaceen, ab und zu *Euglena sanguinea*, grosse Oscillarien und einmal auch *Pandorina morum*. Ebenso einfach erklärte sich schliesslich ein räthselhaftes Bild, das mich anfangs in grosse Erregung versetzt hatte: 5 junge Colonieen von *Volvox aureus* scheinbar in einer unverletzten grossen Geschlechtscolonie von *Volvox globator*, der schlagendste Beweis für die Zusammengehörigkeit beider Formen zu einer Species! In Wirklichkeit lag aber der grosse *Volvox globator* nur auf den kleinen Kugeln von *Volvox aureus*; ähnliche Fälle wurden noch einige Male gefunden, da grosse Kugeln von *Volvox globator* zumeist eine sehr geringe Festigkeit besitzen und bei dichter Lagerung der Colonieen auf dem Objectträger leicht von unter ihnen liegenden festeren jungen Kugeln eingedrückt werden. Endlich kann bei OVERTON auch eine Verwechslung mit jungen hohlkugeligen Spermatozoidencolonieen, die später zu schildern sind, unterlaufen sein; seine Angaben sind leider so allgemein gehalten, dass sich nichts Bestimmtes daraus entnehmen lässt<sup>1)</sup>. „Ähnliche Beobachtungen (über gemeinsames Vorkommen von Parthenogonidien und Eizellen wie bei *Volvox aureus*) haben wir auch bei *V. globator* gemacht, ohne die Verhältnisse ins Einzelne zu notiren.“

Ohne ein derartiges gemeinsames Vorkommen von Partheno-

<sup>1)</sup> l. c. Diss. p. 25.

gonidien und Eizellen in der gleichen Colonie von *Volvox globator* direct in Abrede stellen zu wollen, weil mich meine bisherigen Erfahrungen über die Variationen von *Volvox aureus* wie gesagt sehr vorsichtig gemacht haben, und weil ich es in einem solchen Falle für thöricht halte, eine bestimmt, wenn auch nur nebenbei, ausgesprochene Behauptung lediglich darum zu beanstanden, weil ich die ihr zu Grunde liegende Beobachtung nicht bestätigen konnte trotz vieler Tausende von Colonien, die ich von verschiedenen Fundorten und zu den verschiedensten Zeiten unter dem Mikroskop gehabt, so möchte ich doch auf die Möglichkeit einer Täuschung im obigen Sinne ausdrücklich hingewiesen haben.

Die Einwände, welche ich früher gegen die Zugehörigkeit der von EHRENBURG beschriebenen und abgebildeten Sphärosiren zu *Volvox aureus* gemacht habe und die mich bestimmten, sie eventuell zu *Volvox globator* zu ziehen, bestehen heute nicht mehr, nachdem ich auch den Formenkreis der Sphärosiren als einen viel grösseren erkannt habe; die gleichmässige Vertheilung der Spermatozoidenbündel über die ganze Fläche lässt sich ungezwungen so erklären, dass EHRENBURG eine Sphärosira vom hinteren Pole aus gezeichnet hat.

Die Deutung der STEIN'schen Fig. 2 auf Tafel XVIII<sup>1)</sup> hat mir lange Zeit viel Kopfzerbrechen gemacht. Die nächstliegende Erklärung, wie ich sie früher gegeben<sup>2)</sup>, schien mir nicht haltbar, weil ich nie etwas derartiges finden konnte, die Figur für nicht naturgetreu, sondern für combinirt oder vielleicht nur aus der Erinnerung gezeichnet anzusehen, ist zwar sehr bequem, allein auch sehr bedenklich, weil aus den oben angeführten Gründen ein solch negativer Beweis immer auf recht schwachen Füßen steht. Endlich gab mir der bei Baden-Baden im November gesammelte *Volvox globator* in Verbindung mit dem Breisacher Material vom August des Räthsels Lösung an die Hand: STEIN's Zeichnung ist der Hauptsache nach und seine Erklärung dazu ist vollkommen correct, wir haben hier in der That eine proterandrische monöcische Colonie vor uns, deren Androgonidien sich mit sehr ungleicher Schnelligkeit entwickelt haben; auch die beiden grössten, mehr an vegetative Tochtercolonien erinnernden, über das gewöhnliche Mass der Spermatozoidenbündel erheblich hinausgehenden

<sup>1)</sup> STEIN, Organismus der Flagellaten.

<sup>2)</sup> Studien I. p. 194.

Gebilde entsprechen nach Bau und Grösse völlig meinen Figuren (cf. Fig. 19—22).

Die vegetativen, von mir untersuchten Colonieen, und ihre Zahl ist Legion, zeichneten sich im Allgemeinen durch grosse Gleichmässigkeit gegenüber dem viel variableren *V. aureus* aus; die Grösse der Einzelzellen schwankt zwar, offenbar durch die Ernährungsverhältnisse beeinflusst, nicht unbeträchtlich (2—7.5  $\mu$ ), vergl. Fig. 11 (noch lange nicht die kleinsten) und Fig. 12, allein die amöbenähnliche Oberflächenansicht kommt ihnen stets zu, solange die Colonieen, wie ich schon früher hervorgehoben, vollkommen gesund sind. Wie schnell und leicht übrigens dieser freiheitsliebende Organismus sich zu verändern im Stande ist, mag folgendes Beispiel, eines von vielen, veranschaulichen: Am 22. August in Breisach gesammeltes, nicht sehr reichliches Material wurde sofort nach der Rückkehr aus den grossen Sammelgläsern, die nur knapp zwei Stunden verschlossen waren, in flache Glasgefässe gebracht; die Colonieen waren tadellos angekommen, allein schon am Mittag des folgenden Tages zeigten die noch lebhaft beweglichen, noch vollkommen phototactischen Colonieen im Innern grosse Veränderungen: die vegetativen Zellen waren rundlich und stark angeschwollen 8.5, 10—12.5  $\mu$ , der Chromatophor lag, von der Oberfläche gesehen, als sehr schmaler, in der Mitte etwas verdickter Halbmond an der Seite der Zellen, Stigma und Zellkern parietal am Chromatophor, die „Verbindungsfäden“, von der Dicke wie bei *Volvox aureus*, waren in ungefärbtem Zustande theilweise kaum zu sehen, wichen aber nach Jodwasserbehandlung in der Mitte sehr merklich aus einander, die contractilen, erheblich vergrösserten Vacuolen waren sehr thätig, die Tochtercolonieen schon auffallend weit im Zerfall vorgeschritten. Dies passirte an mit aller Sorgfalt behandeltem Material, wie denn beide Arten im Sommer gegenüber Frühjahr und Herbst ungemein empfindlich waren; ebenso zeigten sich aber auch im Herbst bereits nach Beendigung der Excursion kräftige Absterbeerscheinungen, wenn man zu viel Material in die Sammelgläser eingebracht hatte.

Die Grössenverhältnisse der erwachsenen Colonieen waren sehr constante, 600—800  $\mu$ , darüber wie darunter liegende Zahlen waren selten, nur einmal, am 10. Juli, fand ich bei Buchheim ziemlich reichliche rein vegetative Exemplare von ganz hervorragender Grösse: 1000, 1050, 1100 und vereinzelt selbst 1200  $\mu$  Durchmesser. Man konnte hier mit Leichtigkeit die verhältniss-

mässig kleinen Tochterkugeln [120—150 (170)  $\mu$ ] mit blossem Auge zählen; ihre Zahl betrug in der Regel 8, doch kamen auch mehr, bis zu 14 vor, sie waren beweglich, lebhaft grün gefärbt, die polygonalen Einzelzellen durch beginnende Vergallertung der trennenden Membranen bereits etwas abgerundet; die vegetativen Zellen der Mutterkugeln waren klein (3—4  $\mu$ ) mit sehr zahlreichen grossen contractilen Vacuolen in den Verbindungsfäden, die Chromatophoren sehr blassgrün und klein, so dass die ziemlich entfernt von einander stehenden Zellen beinahe farblos erschienen. Die hervorragende Grösse der Colonieen war hier lediglich durch besonders starkes Wachstum oder besonders weitgehende Vergallertung der Membranen der Einzelzellen erzielt worden<sup>1)</sup>.

Nicht selten wurden in ungeschlechtlichen Colonieen einzelne verkümmerte oder verkrüppelte Tochtercolonieen, deren auch OVERTON Erwähnung thut<sup>2)</sup>, neben völlig ausgebildeten gefunden: Synchrona-ähnliche Zellhaufen aus relativ wenig Zellen bestehend, Zellen grösser als bei den Spermatozoenkugeln, mit welchen sie jedoch in keiner Weise zu verwechseln sind, wenn sie schon gelegentlich auch als regelloser tafelförmiger Zellhaufen auftreten können. Diese abortiven Bildungen nehmen höchst wahrscheinlich aus Parthenogonidien ihren Ursprung, die sich erst spät als solche manifestiren, dann, wenn die normalen sich bereits zu stattlichen Tochtercolonieen entwickelt haben. Derartige adventive Parthenogonidien sind bei *Volvox globator* sehr häufig und ab und zu, z. B. im November an dem Material von Baden-Baden, in sehr beträchtlicher Zahl, 12—24 (30) zu finden; zumeist bleiben sie ungetheilt, nur wenige theilen sich 1—2mal und nur ganz vereinzelt bringen es zu einer kümmerlichen Weiterentwicklung; anscheinend gehen diese verkümmerten Bildungen bald zu Grunde. Frei habe ich sie oder etwas ihnen Entsprechendes niemals gefunden. Ueber die sexuellen Colonieen habe ich dem früher Gesagten hier nichts mehr hinzuzufügen, in ihnen ist nur Zahl, Grösse und Bau der Spermatozoencolonieen erheblichen Schwankungen unterworfen.

---

<sup>1)</sup> cf. Studien I. p. 143.

<sup>2)</sup> l. c. p. 23.

## 2. Abschnitt.

Neue Combinationen bei *Volvox aureus* EHR.

In meinem zweiten Volvoxaufsatze war die Zahl der wirklich beobachteten Combinationen durch die Befunde an den MIGULA'schen Präparaten auf 10 gestiegen. Es war zu erwarten, dass sich diese Zahl einigermaßen vermehren würde, falls es mir gelänge, einmal selbst ein derartiges Vorkommen zu studiren, wie dasjenige, von welchem die wenigen Präparate MIGULA's stammten. Dazu hatte ich im Frühjahr und Sommer dieses Jahres ausgiebigste Gelegenheit, indem die sexuellen Colonieen im Gegensatze zu den früheren Jahren fast ausnahmslos eine weitgehende Förderung in der Entwicklung der Sexualzellen erfuhren, bevor sie aus der Muttercolonie ausschlüpfen.

Meine früheren auf MIGULA's Präparaten basirenden Angaben geben zunächst von den Grössenverhältnissen, die von derartigen Tochtercolonieen vor dem Ausschlüpfen erreicht werden können, nur eine ungenügende Vorstellung, weil mir eben nur 3 Präparate vorlagen. Die weiblichen Tochtercolonieen wurden vor dem Austreten bis 210 (— 240)  $\mu$  gross, ihre Eizellen blieben fast immer noch sehr erheblich kleiner als die 60—65  $\mu$  grossen ausgewachsenen Eier und erreichten oft einen Durchmesser von 30—36  $\mu$  (gewöhnlich 30), und dann waren die (vegetativen) Arbeitszellen von Mutter- und Tochtercolonie zumeist gleich gross (6  $\mu$ ), während sie in den Sphärosiren stets kleiner blieben (4.5  $\mu$ : 6), wie auch diese in der Muttercolonie erwachsenen Sphärosiren fast stets kleiner als die weiblichen Schwestercolonieen blieben (80, 90—150  $\mu$  als Grenzzahlen).

Die Entwicklung der Spermatozoenbündel findet hier erheblich rascher statt, als die Reifung der Eier; wenn letztere erst 18  $\mu$  gross geworden waren, hatten die Tafeln, 12(—14)  $\mu$  breit, gewöhnlich schon ihre 32 Spermatozoiden gebildet.

Wenn nur wenige Tochterkugeln zur Entwicklung kommen, wird, allerdings selten, diese Masse von den Reproductionszellen gelegentlich noch erheblich überschritten; so enthielt z. B. eine Sphärosira von 100  $\mu$ , die sich als einziger Nachwuchs in einer Muttercolonie von 250:300  $\mu$  entwickelt hatte, Spermatozoidentäfelchen von 18  $\mu$ , eine weibliche Colonie von 450  $\mu$  neben

einigen Eiern eine einzige 200  $\mu$  grosse Tochtercolonie, deren Eier sogar 55  $\mu$  gross waren.

Nur die ungeschlechtlichen Tochterfamilien zeigten merkwürdiger Weise niemals eine derartige Beschleunigung der Weiterentwicklung ihrer Parthenogonidien vor dem Austritt, die jener der männlichen Colonieen der Sphärosiren an die Seite zu stellen wäre; 4-, höchstens 8zellige Stadien, letztere sehr selten, wurden beobachtet.

Geschlechtliche und ungeschlechtliche Tochtercolonieen wurden niemals in der nämlichen Muttercolonie angetroffen, doch kann es gelegentlich, da die Sphärosiren sich so viel rascher als ihre weiblichen Schwestercolonieen zu entwickeln pflegen, den Anschein haben, als ob dies doch vorkäme: am 21. Juni fand ich in Breisach *Volvox aureus* reichlich fructifizierend, die Sphärosiren waren ausnahmsweise durchweg grösser als die gleichalterigen weiblichen Colonieen, in denen die Eizellen auffallend spät heranzuwachsen begannen; selbst als die Androgonidien schon 8zellige Täfelchen gebildet hatten, waren die Gynogonidien der Grösse nach kaum von den vegetativen Zellen zu unterscheiden. Isolierungsversuche stellten zweifellos fest, dass diese Colonieen in der That weiblich und nicht etwa ungeschlechtlich waren.

Die „Verbindungsfäden“ (die Fortsätze des Protoplastes, welche die Tüpfelkanäle der die Einzelzellen trennenden dicken Gallertmembranen ausfüllen) scheinen gelegentlich wirklich fehlen oder eingezogen werden zu können, namentlich im Frühsommer konnte ich sie ab und zu, auch mit Zuhilfenahme von verdünnter Jodlösung, an der Mehrzahl alter wie junger Colonieen eines Fundorts nicht nachweisen, während eine schwache Minorität sie zeigte (z. B. 21. Juni Breisach, 19. Juli Holzhausen); im Frühjahr, Spätsommer und Herbst habe ich sie niemals vermisst.

Die zu den 10 früheren neu hinzugekommenen Combinationen sind folgende:

11. Vorwiegend vegetative Colonieen mit weiblichen Tochtercolonieen, deren Eier eine beträchtliche Weiterentwicklung zeigten (ca. 30  $\mu$ ) und vereinzelt normalen Eiern (60—65  $\mu$ ), bezw.:

12. Vorwiegend weibliche Colonieen mit vereinzelt weiblichen Tochtercolonieen der oben beschriebenen Art.

13. Vorwiegend vegetative Colonieen mit völlig reifen Sphärosiren und vereinzelt Eiern, bezw.:



14. Vorwiegend weibliche Colonieen mit vereinzelt völlig reifen Sphärosiren.

Zwischen 11 und 12, 13 und 14 kommen natürlich alle möglichen Uebergangsstufen vor, wenn die Zahl der Eier und weiblichen Tochtercolonieen resp. der Eier und der völlig reifen Sphärosiren nahezu oder völlig die gleiche ist.

15. Rein ungeschlechtliche Colonieen mit lauter völlig reifen Sphärosiren.

16. Rein ungeschlechtliche Colonieen mit lauter weiblichen Tochtercolonien, deren Eier ziemlich in der Entwicklung fortgeschritten sind.

17. Grosse Sphärosiren mit aus Parthenogonidien hervorgegangenen Tochterkugeln (1—8); proterandrisch, die Spermatozoentafeln sind ausgebildet, wenn die Tochterkugeln noch relativ klein sind.

18. Grosse Sphärosiren mit Eiern (1—8), zumeist, vielleicht stets proterandrische Colonieen, da es bei der raschen Entwicklung der Spermatozoentäfelchen gegenüber den Eiern recht wohl möglich erscheint, dass auch in Fällen, wie sie durch Fig. 31 repräsentirt sind, die völlige Ausbildung der männlichen Colonieen beendet ist, bevor die Eier ausgewachsen sind.

19. Sphärosiren mit Eiern und ungeschlechtlich erzeugten Tochterkugeln in wechselnden Verhältnissen. Auch diese Combination wurde nur proterandrisch gefunden.

20. Grosse Sphärosiren mit besonders grossen hohlkugeligen Spermatozoencolonieen; diese Combination zeigt mannigfache Uebergangsstufen zu den normalen grossen Sphärosiren.

21. Colonieen mit parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern; um die Liste nicht ungebührlich lang zu machen, sind die hierher zu ziehenden Fälle nicht näher specialisirt, weil eine derartige Parthenogenese überall auftreten kann, wo sich freie Eizellen finden.

Nur Colonieen mit freien Spermatozoentafeln neben Sphärosiren wurden niemals gefunden und ich halte ihr Vorkommen auch nicht für besonders wahrscheinlich, weil die männliche Colonie (Spermatozoidenbündel) bei allen Combinationen immer nur in einer Form, entweder einzeln oder in einer normalen grossen oder einer kleinen früh entwickelten Sphärosira zur Ausbildung gelangte.

Von diesem einen Ausnahmefall, wenn es ein solcher ist, ab-

gesehen, habe ich jetzt alle theoretisch möglichen Combinationen bei *Volvox aureus* auch wirklich beobachtet.

Einige weitere Fälle, in welchen neue Factoren in diese Combinationen eingeführt werden, schliesse ich kurz hier an, jedoch nicht als weitere Combinationen, weil es sich lediglich um pathologische oder teratologische Vorgänge handelt. Hierher gehören einmal die schon oben erwähnten verkümmerten Tochtercolonieen, die aber sehr selten sind, und die gelegentliche Unterdrückung sämtlicher Reproductionszellen, die zwar der Anlage nach vorhanden waren, aber frühzeitig abortirt sind. Letztere Erscheinung fand ich Mitte October an Material aus einem Sumpf bei Hugstetten, welcher nur ungeschlechtliche Colonieen beherbergte, unter welchen sich vereinzelte derartige grosse Colonien ohne Reproductionszellen fanden, stets waren die vegetativen (Arbeits-) Zellen in diesen Colonieen von ganz hervorragender Grösse, was einen weiteren Beweis für meine frühere Deutung der *Volvox*colonie als Ernährungsgenossenschaft liefert<sup>1)</sup> und unter diesem Gesichtspunkt ganz natürlich erscheint: Die Reproductionszellen, die sonst der Hauptsache nach von den Arbeitszellen ernährt werden, abortiren sehr frühzeitig, die ganze, sonst ihnen zugeführte, von den Arbeitszellen erzeugte Masse organischer Substanz verbleibt so in den letzteren, und sie sind nunmehr im Stande, nachträglich noch ganz erheblich zu wachsen. So fand ich beispielsweise in einer ungeschlechtlichen Colonie von 400 : 450  $\mu$  drei junge, ungetheilte, fast farblose und stark gequollene Anlagen von Reproductionszellen, zwei 25, eine 30  $\mu$  gross, die lebhaft grünen Arbeitszellen hatten einen Durchmesser 12—15  $\mu$ , bei einzelnen 18  $\mu$ , also etwa das Doppelte des Durchschnittsmasses.

Als teratologische Fälle möchte ich dann ungeschlechtliche Colonieen mit sehr zahlreichen spindelförmigen Zellen bezeichnen, die ich am gleichen Orte vereinzelt fand und die durchweg der STEIN'schen Figur<sup>2)</sup> glichen, und ebenfalls ungeschlechtliche Colonieen, in deren Vorderhälfte die vegetativen Zellen sehr eigenthümlich geformt und besonders gelagert waren (cf. Fig. 24). Die unregelmässig geformten Protoplaste besitzen hier eine oberflächliche Aehnlichkeit mit denjenigen von *Volvox globator* und

<sup>1)</sup> Studien I. p. 180 ff.

<sup>2)</sup> STEIN, Organismus der Flagellaten Taf. XVII Fig. 8; cf. auch Studien I. p. 151 oben.

sind zu eigenthümlichen Gruppen zusammengelagert, was dadurch zu Stande kommt, dass die den jungen Protoplast umgebende Membran auf verschiedenen Seiten mit sehr ungleichmässiger Stärke ver-gallertet (wie bei Tinction der frischen Colonieen mit starken wässerigen Lösungen von Anilinfarben (Methylviolett) sehr deutlich zu erkennen ist). In der Mitte (im Aequator) dieser Colonieen wird der Bau und die Lagerung dieser Zellen wieder regelmässiger und geht bald in die normale Form über. Derartige Colonieen befanden sich durchaus wohl und wurden Mitte November in einem sehr volvoxreichen Hanfloch von Buchheim gefunden, etwa  $\frac{1}{2}$  Procent der hier vorhandenen Menge bildend.

---

### 3. Abschnitt.

#### Ueber Entwicklung und Vertheilung der „Parthenogonidien“ bei beiden Volvoxarten.

Das sind ja längst bekannte Dinge, wird mancher beim Lesen der Capitelüberschrift denken, die bei GOROSHANKIN bezw. BETSCHLI ausführlich geschildert sind. Das weiss ich natürlich auch, und wenn ich trotzdem hier nochmals diese entwicklungsgeschichtliche Frage behandle, so hat das seinen guten Grund. Vor allem lag mir daran, festzustellen, ob irgend welche Zellen oder Zellcomplexe von vornherein oder später für die Erzeugung der Sexualzellen und sonstigen Reproductionsorgane bestimmt erscheinen, Dinge, die für die morphologische Auffassung der Volvoxkugel mit von entscheidender Bedeutung sein dürften, sodann musste ich die Entwicklungsgeschichte der Parthenogonidien auf Grund eigener gründlicher Anschauung kennen, um sichere Anhaltspunkte für den Vergleich mit der Entstehungsweise der schon erwähnten eigenartigen Spermatozoencolonieen zu gewinnen, welche nicht in Form von Täfelchen, sondern in der von Hohlkugeln auftreten, und schliesslich war da eigene Untersuchung um so mehr am Platze, als die bisherige Auffassung von der Entwicklung der Parthenogonidien kürzlich von OVERTON <sup>1)</sup> als falsch hingestellt wurde.

OVERTON schildert die Vorgänge, welche zur Bildung der Hohlkugel führen, folgendermassen: „Es erfolgt vor dem dritten Theilungs-

---

<sup>1)</sup> OVERTON, l. c. (Diss.) p. 20 ff.

act (und dies ist den bisherigen Beobachtern entgangen) ein Auseinanderweichen der vier Zellen am äusseren, der Elternkugel- fläche am nächsten liegenden Pole, während sie am entgegengesetzten Pole, wie auch seitlich im Zusammenhange bleiben. Die der Axe zugekehrten inneren Flächen der vier Zellen sind, wie durch Druck am fixirten Material nachgewiesen werden kann, etwas concav: es enthält also schon in diesem Stadium die junge Kindscolonieanlage eine Höhle. Durch jenes Auseinander- weichen der vier primären Zellen ist die sogen. Pollücke der jungen Colonieanlage bedingt. Die nächsten Stadien der Entwickelung haben wir leider am lebenden Material nicht mit genügender Genauigkeit erforscht. . . . Die dritte Theilung ist keine reine Längs- theilung, sondern verläuft etwas schief, und die spätere Kugelhöhle kommt nicht durch Umbiegung einer anfangs scheibenförmigen Platte, sondern durch Auseinanderweichen der Zellen an ihren Enden, verbunden mit einem Concavwerden ihrer der Achse der Colonie- anlage zuschauenden Flächen zu Stande.“ Wäre dies richtig, dann würde die vegetative Entwickelung von *Volvox* in einen schwer ver- ständlichen Gegensatz zu allen anderen coloniebildenden Volvocineen und zur Entwickelung der Spermatozoentafeln treten, wo sämt- liche Zelltheilungen nach dem radförmigen Typus verlaufen. Da die Thatsachen bekanntlich das letzte Wort sprechen, so müsste man sich auch mit diesem Dualismus abfinden, wenn wirklich zwingende Beobachtungsthat- sachen dafür sprechen würden; allein das ist hier keineswegs der Fall.

Die Parthenogonidien von *Volvox aureus* sind nahezu kugelig und hängen mit den benachbarten Arbeitszellen, gerade so wie die jungen Eier<sup>1)</sup>, durch eine grosse Zahl plasmatischer „Ver- bindungsfäden“ zusammen. Bei Anwendung von stark gewässerter alcoholischer Jodlösung war die Unterbrechung der Fäden deutlich zu sehen. Die Grösse der Parthenogonidien vor der ersten Theilung wird von OVERTON auf ca. 26  $\mu$  angegeben (nicht selten beträcht- lich mehr); ich selbst habe an unzweifelhaften Parthenogonidien 28—30  $\mu$  als Maximum gefunden, oft erheblich weniger. Die Pro- toplaste der vegetativen Zellen einer jungen Tochtercolonie dagegen haben vor dem Austritt derselben höchstens ca. 4—5  $\mu$  in der Rich- tung des Kugelradius. Das Auseinanderweichen der vier ersten Zellen einer sich weiter entwickelnden Parthenogonidie auf der nach

<sup>1)</sup> cf. Studien I. p. 159 und Taf. 11 Fig. 26.

der Oberfläche der Muttercolonie gewendeten Seite ist von OVERTON ganz richtig beobachtet worden (vergl. auch meine Fig. 25; auf den meisten anderen Figuren, die vor dem Erscheinen der OVERTON'schen Arbeit bereits fertig gezeichnet waren, ist dieses von mir für unwesentlich gehaltene Detail meist nicht deutlich hervorgehoben).

Mit der „Pollücke“ junger Colonieen hat aber das Auseinanderweichen dieser vier Primordialzellen nichts zu schaffen, die Pollücke ist scharf begrenzt (Fig. 44, 55 etc.), die in Rede stehende dagegen sehr undeutlich, ausserdem ist sie in jungen hohlkugeligen Colonieen mit grosser Pollücke, wie Fig. 55, noch ganz gut und unverändert zu sehen, aber bei anderer, tieferer Einstellung des Tubus, und endlich kommt diese Lücke auch bei der Theilung der Androgonidien von *Volvox* und der ungeschlechtlichen Zellen von *Eudorina* (s. Fig. 60, 61) vor, die tafelförmige Zellverbände liefern und wo von einer Pollücke gar nicht die Rede ist.

Die Sache erklärt sich ungemein einfach, wenn man die Grösse der Parthenogonidie und die der jungen vegetativen Zellen nach Beendigung sämtlicher Theilungen mit einander vergleicht; es muss nothwendig bei den ersten Theilungen, da alle Wände in der jungen Tochtercolonie senkrecht zur Oberfläche stehen, eine starke Einschnürung der so viel grösseren Primordialzellen stattfinden, sollen anders aus den Primordialzellen allmählig so kleine Zellen hervorgehen.

Die Parthenogonidien von *Volvox globator* sind erheblich kleiner, höchstens 15—18  $\mu$  gross, nach der ersten Theilung —23  $\mu$ ; sie ähneln der amöbenähnlichen Gestalt nach sehr den vegetativen Zellen (cf. Fig. 37 und 50), die „Verbindungsfäden“ sind durchweg, wie auch bei den Eizellen, einfach, die zahlreichen (6—8) contractilen Vacuolen liegen an der Basis der Verbindungsfäden. OVERTON gibt über die Gestalt nichts an, bezüglich der Grösse sagt er, sie „dürften in der Regel kleiner als die von *Volvox minor* sein, diejenigen einer etwas genauer studirten Colonie waren indessen etwas grösser, nämlich 31  $\mu$  im Durchmesser vor der ersten Theilung“, jedenfalls ein seltener Ausnahmefall. BUTSCHLI<sup>1)</sup> gibt die Grössenverhältnisse ganz correct an, wenn er sagt: die Parthenogonidien erreichen bei *Volvox aureus* etwa den fünffachen, bei *V. globator* den doppelten Durchmesser der vegetativen Zellen.

<sup>1)</sup> l. c. p. 776.

Die Zahl dieser Parthenogonidien ist bei *Volvox aureus*, wie ich schon früher gezeigt habe, erheblichen Schwankungen unterworfen, die aber nicht weiter gehen, als in den weiblichen Colonieen (1—15); weniger als 4 und mehr als 8 sind im Allgemeinen selten, doch kann zu jeder Jahreszeit eine besonders üppige Production von Parthenogonidien gelegentlich bei der Mehrzahl der ungeschlechtlichen Colonieen eines Fundortes stattfinden. So ergab beispielsweise eine Zählung an besonders parthenogonidienreichem Material (26. April, Hochdorf) vor dem Erscheinen der Sexualcolonieen in 120 ganz beliebig herausgegriffenen Fällen als Minimum 6 (2mal), dann folgte 7 (2mal), 8 (die Normalzahl nur 6mal), 9 (13mal), 10 (8mal), 11 (37mal), 12 (32mal), 13 (14mal), 14 (5mal), 15 (1mal); also über 90% hatten mehr als 8 und etwa 75% sogar mehr als 10 Parthenogonidien (bezw. Tochtercolonieen)!

Bei *Volvox globator* kommen selten mehr und selten weniger als 8 Tochtercolonieen vor und dann immer nur in vereinzelt Exemplaren. Die Schwankungen halten sich innerhalb derselben Grenzen wie bei *V. aureus*. Es hat den Anschein, als ob sich hier die sexuellen Colonieen von den ungeschlechtlichen von vorne herein durch ihren Bau unterscheiden, d. h. durch die grössere Anzahl der Sexualzellen gegenüber den Parthenogonidien, und BERTSCHLI<sup>1)</sup> bezeichnet dies als charakteristisch für *Volvox*. Sieht man sich aber die ungeschlechtlichen Kugeln von *Volvox globator* genauer an, dann findet man in den Colonieen mit mehr oder weniger weit in der Entwicklung fortgeschrittenen Tochtercolonien zeitweise (oder immer?) eine erhebliche Zahl von vegetativen Zellen (ca 10—30), die etwa doppelt so gross als die normalen vegetativen sind, durchaus den jungen Parthenogonidien vor der Theilung gleichen und zum geringen Theile einen Anlauf zur Weiterentwicklung (2—4zelliges Stadium) genommen haben. Ich stehe nicht an, diesen Gebilden, denen ich leider erst vom October 1889 an die gebührende Aufmerksamkeit schenkte, den Charakter von wirklichen Parthenogonidien zuzusprechen, die aber nicht oder nur ganz unvollkommen zur Weiterentwicklung gelangen. Die Gesamtzahlen der Parthenogonidien (20—40) entsprechen durchaus den für die Eier der weiblichen Colonieen gefundenen Zahlen, und es wird somit durch die Constatirung dieser zahlreichen Parthenogonidien der ab initio sich manifestirende, scheinbar so fest be-

<sup>1)</sup> l. c. p. 791.

gründete Unterschied zwischen weiblicher und ungeschlechtlicher Colonie so ziemlich verwischt. Auffallend ist freilich bei *Volvox globator* die sehr ungleich schnelle Entwicklung der Parthenogonidien wie der Reproductionszellen überhaupt, die viel weiter als bei *V. aureus* geht. Fast stets findet man einige auf den ersten Entwicklungsstufen zurückgebliebene Partheno-, Gyno- und Androgonidien und zwar vorzugsweise einzellige.

Die Weiterentwicklung der Parthenogonidien lässt sich bei *Volvox globator* in den ersten Stadien viel besser verfolgen als bei *Volvox aureus*. Die Parthenogonidien behalten hier ihre eckige, amöbenähnliche Gestalt fast stets bis zum zweizelligen (Fig. 37) und, ähnlich wie die Androgonidien (Fig. 12), häufig noch bis zum vierzelligen Stadium; nunmehr rundet sich das Täfelchen ab und entwickelt sich durch radförmige Theilung zum achtzelligen, gewöhnlich noch vollkommen tafelförmigen Zustand (Fig. 39, 51). Erst jetzt beginnt hier die Krümmung nach oben (gegen die Oberfläche der Muttercolonie (Fig. 52, 53), wobei die keilförmigen Eckzellen den vier mittleren Kreuzzellen in der Regel erheblich im Wachstum vorausseilen (Fig. 40, 54, 55, 56), oft so stark, dass sie allein oder doch vorwiegend die Pollücke begrenzen. Bei *Volvox aureus* sind diese Verhältnisse sehr viel schwieriger klar zu erkennen, weil sich schon das vierzellige Stadium mit den Rändern stark nach oben wölbt und ein achtzelliger tafelförmiger Zustand überhaupt nicht mehr zur Ausbildung gelangt, hier haben wir von Anfang an ein napfförmiges Gebilde vor uns, das aber, von der frühzeitigen Krümmung abgesehen, ebenfalls durch radförmige Theilung entsteht und dem späteren achtzelligen Stadium von *V. globator* der Gestalt nach völlig gleicht, aber viel grösser ist. Das achtzellige ringförmige Stadium, das STEIN auf Tafel XVII, Fig. 9 zeichnet, und dessen reelle Existenz BOTSCHLI sehr zweifelhaft scheint, ist nichts anderes, als eine acht- oder sechzehnzellige kugelige Colonie bei hoher Einstellung (cf. Fig. 55 und 56), denn im achtzelligen Zustande haben wir ja bei beiden Arten bereits die junge Hohlkugel.

Die fernere Entwicklung dieser achtzelligen Hohlkugel weist bei beiden Arten recht erhebliche Unterschiede auf: Bei *Volvox globator* wächst die junge Colonie unter successiven Zweitheilungen längere Zeit ganz gleichmässig weiter (Fig. 56, 57, 58, 59) und die Einzelzellen bleiben ziemlich lange von annähernd gleicher Grösse, viel grösser als die vegetativen Zellen erwachsener Colonieen

(vergl. [Fig. 59] die 10—12  $\mu$  grossen Zellen der jungen schon 120  $\mu$  grossen Tochtercolonie mit denen einer erwachsenen Colonie in Fig. 50!); demgemäss sind auch in den zum Ausschlüpfen reifen Tochtercolonieen von *Volvox globator*, die sehr häufig beträchtlich kleiner sind, als die so sehr viel armzelligeren Tochtercolonien von *Volvox aureus*, die Einzelzellen dicht gedrängt, polygonal und ihre Membranen noch nicht verquollen. Auf der anderen Seite wächst die junge Colonie von *Volvox aureus* anfänglich viel rascher, die Zellgrösse nimmt hier schon vom vierzelligen Zustand (Fig. 43) an continuirlich ab und vom zweiunddreissigzelligen Zustande (Fig. 44) bis zur Beendigung sämtlicher Theilungen (Fig. 49) findet nur noch ein sehr wenig ausgiebiges Wachstum der jungen Kugel statt. Die Figuren 44—49 stammen aus der gleichen Muttercolonie, können also, da die Schwestercolonieen sich zwar in der Regel mit ungleicher Schnelligkeit, aber doch zu gleichem Durchmesser entwickeln, der Grösse nach direct mit einander verglichen werden.

Die bedeutenden Dimensionen, welche die Tochterkugeln von *Volvox aureus* sehr oft vor dem Ausschlüpfen erreichen, 200—280  $\mu$  (und selbst 350  $\mu$ ), werden hier, im Gegensatze zu *Volvox globator*, lediglich durch die starke Vergallertung der die Protoplaste trennenden Membranen erreicht. (Es kommen aber auch freie Colonien von 100  $\mu$  an vor!)

Die Cilien bilden sich bei beiden Arten sehr frühe, stets beträchtliche Zeit vor dem Austritt der Tochterkugeln und zwar sofort nach Beendigung der Zelltheilungen. Ich fand bei *Volvox aureus* mehrfach junge Colonien, die bei einem Durchmesser von nur 80 und selbst 60  $\mu$ ! (also kleiner als die 68,5  $\mu$  grossen Eier desselben Fundorts) bereits 9—12  $\mu$  lange Cilien besaßen, welche hier, bei der beträchtlichen Zahl der Einzelzellen und ihrer Kleinheit sehr nahe bei einander stehend, viel deutlicher als bei grösseren Colonieen zu sehen waren.

Ueber die räumliche Vertheilung der Parthenogonidien in der Volvoxkugel habe ich dem früher (l. c. p. 165) Gesagten nichts Neues hinzuzufügen<sup>1)</sup>.

Der Charakter der Tochtercolonieen, ob ungeschlechtlich, weiblich oder Sphärosira etc., ist vor der Beendigung sämtlicher Zelltheilungen absolut nicht zu erkennen, da diese Zelltheilungen nur gleich grosse Producte liefern,

<sup>1)</sup> cf. Studien I. p. 165.



und nirgends eine Bevorzugung erkennen lassen. Bei *Volvox globator* macht sich die Differenzirung der Reproductionszellen bereits bemerkbar, wenn die dichtgedrängten Einzelzellen noch durch gegenseitigen Druck polygonal erscheinen (Fig. 1), bei *V. aureus* dagegen erst nach beträchtlichem Auseinanderweichen der Protoplaste (Fig. 3). Dies gilt auch für die kleine Modification der Sphärosiraform, welche ihren ganzen Entwicklungsgang in der Muttercolonie durchläuft. Nach OVERTON <sup>1)</sup> allerdings sind „die jungen Stöckchen bei der Geburt noch nicht mit der vollen Zellenzahl versehen, da sowohl bei *V. minor* wie bei *V. globator* einzelne sterile Zellen die Fähigkeit, sich zu theilen, bewahren. Die Vermehrung der Zellen auf diese Weise dürfte aber keine sehr ergiebige sein.“ Ob er damit die unvollkommen sich entwickelnden Parthenogonidien bei *V. globator* oder die „spindelförmigen“ Zellen STEIN's bei *V. aureus* oder sonst was meint, ist mir nicht klar geworden, denn irgend welche Belege für diese Angabe gibt er nicht. Die unvollkommen sich entwickelnden Parthenogonidien sind aber, wenn sie sich theilen, schon der erheblichen Grösse der Theilproducte halber nicht mit den vegetativen Zellen zu verwechseln, und für die spindelförmigen Zellen bei *V. aureus*, die nur eine teratologische Erscheinung darstellen, habe ich schon früher gezeigt, dass sie zwar zwei Zellen entsprechen, aber keine Theilung mehr erfahren. Isolirt man Colonieen mit zahlreichen spindelförmigen Zellen, so kann man sich leicht von der Richtigkeit meiner Angaben überzeugen.

---

#### 4. Abschnitt.

#### Ueber die Entwicklung und Vertheilung der „Gynogonidien“ (Eizellen).

Die ganz jungen Eier gleichen bei beiden Arten den jungen Parthenogonidien ganz ausserordentlich, höchstens sind sie bei *V. globator* vielleicht etwas weniger eckig, sehr bald aber unterscheiden sie sich durch tief dunkelgrünen Inhalt, lange bevor sie erwachsen sind. Die geringen Schwankungen in der Grösse der befruchtungsreifen bezw. befruchteten Eier scheinen weniger von der Anzahl der in einer Colonie zur Ausbildung gelangenden Eier, als von der

---

<sup>1)</sup> l. c. Diss. p. 23.  
Berichte V. Heft 1.

Grösse der vegetativen Zellen abhängig zu sein, wenigstens habe ich an solchen Fundorten, an welchen die Arbeitszellen besonders gross wurden, auch stets die befruchteten Eier von besonderer Grösse gefunden (z. B. 70  $\mu$ . bei 8—10  $\mu$  für die vegetativen Zellen, *V. aureus*). Die Eier von *V. globator* bleiben auch in grossen und nicht sehr eireichen Colonieen stets erheblich hinter denen von *V. aureus* an Grösse zurück: 44—50  $\mu$ . (selten mehr —56  $\mu$ .) wurden gemessen. Im Juni und namentlich Juli blieben die Eier bei *V. aureus* an einzelnen wasserarm gewordenen Fundorten grossentheils oder nahezu sämtlich hellgrün, ihr Plasma erschien durch zahlreiche grosse Vacuolen stark schaumig (Fig. 4), in jeder der grösseren Vacuolen befand sich ein kleiner stabförmiger (bacillusähnlicher) Krystall von oxalsaurem Kalk. „Verbindungsfäden“ liessen sich zwischen den mit sehr grossem Stigma versehenen vegetativen Zellen auch mit Reagentien nicht nachweisen, während die Cilien sehr deutlich waren. Hier lag offenbar eine pathologische Erscheinung vor, denn bei diesen Eiern fand trotz zahlreicher Sphärosiren niemals eine Befruchtung statt, während vereinzelte dunkelgrün gebliebene Eier ohne Vacuolen hier befruchtet wurden. Bemerket sei noch, dass es sich hier nicht etwa um vereinzelte Colonieen handelte, sondern um ein sehr reiches Vorkommen mit überwiegend sexuellen Kugeln.

Bei *Volvox globator* findet man die Eizellen immer nur mit Spermatozontafeln (oder allein), nie mit Parthenogonidien, oder besser gesagt, mit jungen Tochtercolonieen zusammen. Bei *Volvox aureus* dagegen können sie überall auftreten, wo sich Tochtercolonieen finden und zwar in derselben Zahl wie jene, entweder für sich allein oder mit ihnen in allen möglichen Zahlenverhältnissen gemischt; niemals wurden Parthenogonidien und Eier hier in grösserer Anzahl als nur Parthenogonidien oder nur Eier gefunden.

Als teratologische Erscheinung fand ich einmal eine Art Zwillings- (Fig. 3), bisquitförmig mit zwei grossen Eikernen, ohne Trennungswand und befruchtet (mit fester, wenn auch noch dünner Membran umgeben, eine Bildung, die ganz die gleiche ist wie die der doppelten vegetativen Zellen bei STEIN, Tafel XVII, Fig. 8).

## 5. Abschnitt.

**Parthenogonidie und weibliches Individuum. Parthenogenesis bei Volvox.**

Das am Schlusse des vorstehenden Abschnitts erwähnte Zwillingsei, das in jugendlichem Stadium eine nicht von Zelltheilung gefolgte Kerntheilung erfuhr und wie ein normales Ei befruchtet wurde, führt uns direct hinüber zu einigen höchst merkwürdigen Fällen, in welchen Zellen, die ganz den Habitus von Eizellen besaßen, ohne vorausgegangene Befruchtung und ohne Ruhepause direct eine Weiterentwicklung wie eine Parthenogonidie einleiteten. Diese Beobachtungen wurden leider sehr spät gemacht, und beziehen sich nur auf vier Einzelfälle von *Volvox aureus*; ohne Anwendung stärkerer Vergrößerungen übersieht man derartige Erscheinungen, die vielleicht häufiger auftreten, sehr leicht, und ich habe die rasche Durchmusterungen grosser Mengen stets nur bei 100—150facher Vergrößerung ausgeführt.

Fig. 4 stellt einen solchen Fall dar, von dem erwähnten Vorkommen weiblicher Colonieen mit hellgrünen vacuolenreichen Eiern (von Buchheim, Juni); dieselben waren ca. 48  $\mu$  gross, drei noch ungetheilt, drei zweizellig, zwei vierzellig und noch vollkommen oder beinahe vollkommen sphärisch. Im gleichen Monate fand ich bei Alt-Breisach eine ähnliche Colonie. Ende August fand ich dann bei Hochdorf zwei weibliche Colonieen, in denen bereits mehrere Eier befruchtet waren; in jeder derselben fand sich ein vacuolenfreies, dunkelgrünes, unbefruchtetes, sphärisches Ei von 50  $\mu$  Durchmesser, das, ohne sich mit derber Membran zu umgeben, schon durch zwei kreuzweise Theilungen vierzellig geworden war. Eine sehr wünschenswerthe Ergänzung zu meinen Beobachtungen finde ich bei OVERTON<sup>1)</sup>, der eine Colonie von *V. aureus* isolirte, die ausser vier schon zwei- und zum Theil vierzelligen Colonieanlagen eine Fortpflanzungszelle enthielt, die er der ziemlich dunkeln Farbe nach für eine Eizelle hielt. Am folgenden Tage, als die vier anderen Anlagen bereits vier- oder achtzellig waren, blieb diese noch ungetheilt und hatte einen Durchmesser von über 50  $\mu$  und war ebenso dunkel gefärbt wie eine Eizelle zur Zeit der Befruchtung, „am nächsten Tage war dieser Körper schon in vier normale

<sup>1)</sup> l. c. Diss. p. 32.

Furchungszellen zerfallen“. OVERTON deutet diesen Fall so, „dass bisweilen Fortpflanzungszellen indifferenten Natur auftreten, die sich je nach den waltenden Bedingungen als Parthenogonidien oder als Eizellen verhalten können“. Ich sehe in diesem Verhalten wirkliche Parthenogenese, denn die fraglichen reproductiven Individuen verhalten sich morphologisch (nach Grösse und dichtem dunkelgrünem Inhalt) wie normale Eier und nur physiologisch wie Parthenogonidien.

Wenn ich den alten, ziemlich insipiden Ausdruck Parthenogonidie auch in dieser Publication noch beibehalte, trotz des Bedauerns von JOST<sup>1)</sup>, das ich als vollständig berechtigt ansehe, so geschieht das keineswegs, weil ich die dieser Bezeichnung zu Grunde liegenden Vorstellungen theile — ich verstehe unter Parthenogonidie zunächst nichts weiter als eine ungeschlechtliche Reproductionszelle — sondern lediglich aus temporären Zweckmässigkeitsgründen. Ich halte es für bedenklich, mindestens für sehr überflüssig, den alten eingebürgerten Namen eines Objectes, dessen morphologische Natur noch sehr der Klärung bedarf, durch einen neuen zu ersetzen in dem Momente, in welchem ich mich anschicke, eben diese morphologische Natur näher zu ergründen. Die jeder Zeit hin und wieder in vorwiegend ungeschlechtlichen Colonieen anzutreffenden Eizellen, wie die in vorwiegend weiblichen Colonieen vorkommenden, aus typischen Parthenogonidien hervorgegangenen Tochterkugeln, deuten vielleicht doch auf einen innigeren Zusammenhang der Eizellen mit den Parthenogonidien hin, als man gemeinlich anzunehmen gewohnt ist, um so mehr, als Eier und Parthenogonidien immer innerhalb der nämlichen Grenzzahlen vorzukommen pflegen, die für beide allein gelten, während bei den Spermatozoidenbündeln eine solche Constanz nicht zu verzeichnen ist.

Die Beobachtung einer wenigstens beginnenden sofortigen Weiterentwicklung parthenogenetischer Natur von Gebilden, die ihrem ganzen Bau und ihrer Grösse nach als Eier angesprochen werden müssen, wengleich die normale, definitive Grösse befruchtungsreifer Eier noch nicht ganz erreicht ist, in Verbindung mit dem „Chaos“ in der Geschlechtsvertheilung bei *Volvox aureus* legten mir die Frage nahe, ob denn in der That hier, und vielleicht auch

---

<sup>1)</sup> L. JOST, Besprechung meiner Studien I. in der Botanischen Zeitung 1889, p. 541.

bei anderen niederen Organismen, die sexuelle Differenz eine so grosse ist, als es zunächst den Anschein hat, und ob denn in der That ebenso der Unterschied zwischen sexueller Fortpflanzung und der durch Parthenogonidien vermittelten uns nicht vielleicht eine Verschiedenheit vortäuscht, die viel weiter zu gehen scheint, als es wirklich der Fall ist. Dazu kommt dann noch die Frage, ob denn die bei beiden Arten innerhalb recht weiter Grenzen schwankende Zahl der Fortpflanzungszellen in gleich grossen, annähernd die gleiche Zellenzahl besitzenden und unter anscheinend den gleichen Verhältnissen erwachsenen Colonieen etwas so ganz Gleichgültiges ist, als man gewöhnlich annimmt? Ich wenigstens habe, wie ich vorgreifend schon hier bemerken will, im Laufe meiner Volvoxstudien den Eindruck gewonnen, freilich ohne ihn zur Zeit schon durch Experimente, die allein beweisen, stützen zu können, als ob die junge Volvoxzelle, das junge Einzelindividuum einen viel höheren Grad von Plasticität, wenn ich so sagen darf, besitzt, als man ihr gemeinhin zuzutrauen geneigt ist, als ob der Einfluss der äusseren Bedingungen und besonders der Einfluss der Aenderungen in den äusseren Bedingungen viel tiefgreifender auf den ferneren Entwicklungsgang, auf die definitive Ausgestaltung dieser jungen Zellen wirkt, als man glaubt.

Einen principiellen Unterschied zwischen geschlechtlichen und ungeschlechtlichen Fortpflanzungszellen, soweit letztere die Form von Schwärmsporen besitzen, vermag ich bei den Algen nicht zu erkennen, einen Unterschied, wie er z. B. zwischen geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Fortpflanzung bei den Archeogoniaten oder den Samenpflanzen besteht, denn die ungeschlechtliche Vermehrung durch Schwärmsporen bei den Algen steht, wenn man sich die Sache richtig überlegt, der sexuellen Reproduction doch ungleich viel näher als beispielsweise bei den höheren Organismen die Fortpflanzung durch Brutzwiebeln, Ausläufer u. dergl., weil bei jenen Anlage und Weiterentwicklung des ungeschlechtlichen Vermehrungsorgans ganz verschieden ist von Anlage und Weiterentwicklung des aus der befruchteten Eizelle hervorgehenden Embryos.

Bei den Algen können wir Schritt für Schritt den muthmasslichen Gang, den die sexuelle Differenzirung genommen hat, an den jetzt noch lebenden Vertretern dieser Classe verfolgen; sie hat sonder Zweifel von der Schwärmspore ihren Ursprung genommen, und zunächst treten Differenzen in den Grössenverhältnissen der Zoo-

sporen auf: Makro- und Mikrozoosporen, die Mikrozoosporen können, brauchen aber nicht zu copuliren (*Ulothrix*), dann wird die Copulation nothwendig, wenn die Mikrozoosporen nicht zu Grunde gehen sollen (*Hydrodictyon* etc.), und bald erkennen wir in den morphologisch noch gleich gestalteten Gameten eine physiologische Differenz (*Ectocarpus*), die uns gestattet, zum ersten Male eine Unterscheidung in männliche und weibliche Gameten zu machen; bald tritt diese Differenz auch in den Grössenverhältnissen hervor (*Cutleria*), und endlich kommen wir zur morphologisch scharf ausgeprägten Differenz zwischen dem unbeweglichen Ei und dem viel kleineren beweglichen Spermatozoid (*Fucus*, *Oedogonium*, *Volvox*).

Die Differenz zwischen den anfangs gleichen Gameten, die sich zunächst nur unwesentlich von Zoosporen unterscheiden, entwickelt sich so ganz allmählig zu der Differenz zwischen Spermatozoid und Ei; es ist ein Unterschied des Grades, nicht ein Unterschied der Art, wie die Befähigung zu selbständigem Leben zeigt, welche die nicht copulirenden Mikrozoosporen (Gameten) bei *Ulothrix* und besonders bei *Ectocarpus* besitzen. Parthenogenesis bei sexuell höher entwickelten Formen ist demnach hier stets als Rückschlagsbildung aufzufassen.

Bei *Eudorina* ist der morphologische Unterschied von Ei und Parthenogonidie ein sehr unbedeutender, und eine Eizelle, die sich hier parthenogenetisch wie bei *Volvox* ohne vorhergehende Membranhüllung und ohne Ruhepause weiter entwickeln würde, könnte man von einer normalen Parthenogonidie nicht unterscheiden; erst bei dem morphologisch in Folge der weitgehenden Arbeitstheilung so viel höher entwickelten *Volvox* ist eine Verwechslung beider in Folge der Grössenunterschiede und Farbdifferenzen kaum mehr möglich; trotzdem scheint mir die physiologische Differenz zwischen Parthenogonidie und Eizelle auch hier keine allzugrosse zu sein, wobei ich den Schwerpunkt darauf lege, dass die befruchtete Eizelle sich mit derber, doppelter Membran umgibt und erst im nächsten Frühjahr (nach längerer Ruhezeit) keimt, während sich die parthenogenetisch sich entwickelnde unbefruchtete, Eizelle, von der Grösse abgesehen, genau wie eine normale Parthenogonidie verhält und ohne Ruhezeit ihre Theilungen beginnt. Dagegen verhält sich die parthenogenetisch sich entwickelnde Eizelle bei höheren Organismen, z. B. bei *Chara crinita*, in allen Punkten, von der mangelnden Befruchtung natürlich

abgesehen, genau wie die normale befruchtete Eizelle, bildet zunachst eine Oospore wie jene und keimt gleichfalls erst nach langerer Ruhezeit.

#### 6. Abschnitt.

#### Die „Spharosira“-Formen bei *Volvox aureus*.

Gebilde ganz eigenartiger Natur, die, wie es scheint, nur bei *Volvox aureus* vorkommen, bei *Volvox globator* aber ganzlich fehlen, sind die Spharosiraformen, deren ungemein reiche Entwicklung mir in diesem Jahre in Folge ausserordentlich glucklicher usserer Umstande klarzulegen vergunnt war. Eine vergleichende Uebersicht ber diese Formen muss zweckmassiger Weise der Betrachtung der Androgonidien vorausgehen.

Vor allem haben wir hier zwei scharf getrennte Gruppen zu unterscheiden, die zeitlich fast niemals gemeinsam an einem und demselben Fundorte vorkommen, und falls dies einmal der Fall sein sollte, jedenfalls nur auf ganz kurze Zeit; beide knnen in der ganzen Vegetationsperiode, solange berhaupt sexuelle Colonien gefunden wurden, vom Mai bis in den November hinein auftreten. Es sind dies einmal die normalen, typischen, grossen Spharosiren, die ich in meiner ersten Arbeit beschrieben habe; normal und typisch nenne ich sie, weil auf sie hin die ehemalige Gattung Spharosira von EHRENBURG begrndet wurde, sodann zweitens die kleinen Spharosiren, die ich zuerst in MIGULA's Preparaten auffand und in diesem Frhjahr und Sommer hier als fast ausschliesslich vorkommende Form beobachtete; um einen kurzen und anschaulichen Namen fr sie zu haben, werde ich sie in der Folge als Endospharosiren bezeichnen. Normale und Endospharosira reprasentiren, wie gesagt, zwei Modificationen, welche wenig oder kaum durch Zwischenformen mit einander verbunden sind.

Die normale Spharosira, die eine sehr betrachtliche Grsse (750  $\mu$ ) erreichen kann, ist im Durchschnitt (250) 350—450  $\mu$  gross, sie ist als Spharosira in der Regel erst erkennbar, wenn sie die Muttercolonie verlassen hat; vorher lassen sich kaum erhebliche Grssenunterschiede der Androgonidien gegenber den vegetativen Zellen constatiren, eine Theilung derselben wurde niemals beobach-

tet, dagegen gelangten sehr oft 400—450  $\mu$  grosse, vegetativ völlig entwickelte Sphärosiren zur Beobachtung, in welchen die Androgonidien durch Zahl und Grösse zwar deutlich erkennbar (12—15  $\mu$ ), aber noch sämmtlich ungetheilt waren oder höchstens ganz vereinzelt die erste Theilung zeigten. Die Entwicklung der Androgonidien findet also hier möglichst spät statt.

Die Endosphärosiren hingegen können vor dem Austreten ihre Androgonidien zu vollkommen reifen männlichen Colonieen (Spermatozoidenbündeln) entwickeln, mindestens erfahren sie aber eine mehr oder weniger weitgehende Förderung und stets einige Theilungen. In einigen extremen Fällen wurde sogar ein Austritt der Spermatozoidenbündel aus den eben ausschöpfenden Endosphärosiren wahrgenommen und einige Male selbst ein theilweiser Austritt derselben beobachtet, solange die Endosphärosiren noch völlig in der Muttercolonie eingeschlossen waren. Die Endosphärosiren bleiben ferner immer klein (100—150  $\mu$  im Durchschnitt), immer viel armzelliger als die grossen Sphärosiren, und sind in Folge dieses Umstandes schon sehr frühe als solche zu erkennen, als arm-, aber durch die vielen Androgonidien relativ grosszellige Tochtercolonieen, deren Einzelzellen schon sehr frühe, viel früher als in den weiblichen Schwestercolonieen, auseinander zu weichen beginnen. Die Endosphärosiren unterscheiden sich schon ziemlich frühe von den gleichalterigen und noch gleich grossen weiblichen Schwestercolonieen durch erheblich grössere Zellen, bezw. eine geringere Zahl von Zelltheilungen.

Die normalen Sphärosiren kommen endlich selbst wieder in zwei, durch mannigfache Uebergänge vermittelten Modificationen vor: mit tafelförmigen und (viel seltener) mit hohlkugeligen männlichen Colonieen. Letztere fanden sich besonders im November 1889 bei Buchheim in grosser Menge neben solchen mit Spermatozoidentäfelchen. Weitere Complicationen, verursacht durch das Auftreten von Eizellen, Tochterkugeln oder von beiden gleichzeitig, kommen zwar vor, wurden aber nur in den grossen typischen Sphärosiren, und auch da nur ganz vereinzelt, gefunden.

Die Zahl der männlichen Colonieen in all diesen Sphärosiren ist eine sehr wechselnde: im Allgemeinen haben die typischen Sphärosiren die absolut, die Endosphärosiren die relativ grössere Anzahl aufzuweisen. Bei den typischen Sphärosiren kann die Zahl der Androgonidien, die sich so gut wie sämmtlich weiterentwickeln,



bis zu einem Drittel der Gesamtzellenzahl betragen, dann bleibt gewöhnlich nur das vorderste Viertel der Muttercolonie frei von ihnen, in der Regel sind es aber viel weniger. Mit der Grösse der Colonien und ihrer Zellenzahl steht die Zahl der Androgonidien nur im Grossen und Ganzen in einem directen Verhältniss, denn nicht gerade selten sind grosse Sphärosiren verhältnissmässig arm an männlichen Colonieen. Aber auch dann und selbst im Falle, dass Parthenogonidien oder Eizellen in ihnen zur Ausbildung gelangen, sind sie mit vorwiegend weiblichen, bezw. vorwiegend ungeschlechtlichen Colonieen, die einzelne Spermatozoenbündel führen, niemals zu wechseln, der Sphärosiracharakter bleibt durch die grosse Zahl der männlichen Colonieen, die fast stets erheblich mehr als 100 (—1100) und nur sehr selten weniger (—60) beträgt, immer genügend gewahrt, während in jenen Colonieen nach meinen Beobachtungen, die sich mit denen von OVERTON decken, 30 etwa als Maximalzahl anzusehen ist, die aber sehr gewöhnlich lange nicht erreicht wird. In den Endosphärosiren bilden die Androgonidien gewöhnlich ein Drittel bis die Hälfte sämtlicher Zellen (vielleicht manchmal auch etwas mehr). Sie sind nicht gerade selten über die ganze Oberfläche der Sphärosiren annähernd gleichmässig vertheilt (Fig. 52). Bei den Endosphärosiren dürfte die relativ grössere Menge der Androgonidien vielleicht mit dem Umstande zusammenhängen, dass hier durch die Arbeitszellen der Hauptsache nach nur eine mittelbare Ernährung derselben geleistet wird, weil ja die ganze Sphärosira noch in der Muttercolonie eingeschlossen ist und von derselben plastische Stoffe zugeleitet erhält. Unter diesem Gesichtspunkt wären Sphärosiren, die den Bau einer sogen. männlichen Colonie von Eudorina, also überhaupt keine Arbeitszellen mehr besässen, recht wohl möglich, beobachtet wurden sie jedoch noch nicht.

---

## 7. Abschnitt.

### Entwicklung und Vertheilung der „Androgonidien“.

Der normale Bau und die normale Entwicklung der Androgonidien ist von mir schon früher der Hauptsache nach mit genügender Ausführlichkeit geschildert worden <sup>1)</sup>; hier handelt es sich fast ledig-

---

<sup>1)</sup> Studien I. p. 172.

lich um eine Reihe mehr oder weniger vom gewöhnlichen Schema abweichender Fälle, die aber für die morphologische Deutung der Spermatozoen, der sogen. Antheridien und endlich der ganzen Volvoxkugel von grösster Wichtigkeit sind.

Während wir bei *Volvox aureus* grosse Parthenogonidien haben, sind die Androgonidien verhältnissmässig klein, sie erreichen vor der ersten Theilung im Allgemeinen nur die doppelte, höchstens die  $2\frac{1}{2}$ -fache Grösse der vegetativen Zellen (Fig. 2), bei *Volvox globator* dagegen sind Partheno- und Androgonidien annähernd von gleicher Grösse und doppelt so gross als die vegetativen Zellen; sie halten nicht selten bis zum achtzelligen Zustand mit einander gleichen Schritt (cf. Fig. 37, 38, 39 mit Fig. 6, 11, 13, 14), häufig ist jedoch schon im achtzelligen Zustand (Fig. 51, 53) eine bemerkenswerthe Grössendifferenz vorhanden.

Die Androgonidien von *Volvox globator*, die zu 1—15 (gewöhnlich 3—5) ganz regellos zwischen den Eiern zerstreut vorkommen, zeichnen sich durch sehr ungleiche Entwicklungsgeschwindigkeit aus; eine oder mehrere können schon sämtliche Zelltheilungen durchlaufen haben und sich als junge Spermatozoencolonieen bewegen, während die anderen noch auf den und selbst auf der ersten Theilungsstufe stehen. Versuche, die Spermatozoiden zu zählen, wurden durch die starke convexe Krümmung der männlichen Colonieen sehr erschwert; bei continuirlichem Senken des Tubus stellte sich bald heraus, dass die deutliche polygonale Zeichnung der Oberfläche mehr und mehr verschwommen wurde, dann verschwand und endlich wieder auftrat; diese reifen männlichen Colonieen waren eben keine Täfelchen, sondern Hohlkugeln; nun wurde mir auch eine Reihe von Bildern, die auf Tafel 3 wiedergegeben sind, mit einem Male klar, Bilder, die ich anfänglich für junge vegetative Colonieen gehalten hatte. Kugelige Spermatozoenbündel bei *Volvox globator* werden übrigens schon von STEIN<sup>1)</sup> erwähnt, was mir — wie auch BUTSCHLI — früher entgangen ist; über ihren Bau und ihre Entstehungsweise macht STEIN leider keine näheren Angaben<sup>2)</sup>, meine Tafel 4 zeigt, dass sie völlig mit der der

<sup>1)</sup> STEIN, Organismus der Flagellaten p. 129 unten.

<sup>2)</sup> Bei der Theilung der Androgonidien ordnen sich die nach und nach entstehenden Segmente nicht zu einer Hohlkugel an, sondern setzen eine tafelförmige oder scheibenförmige Stock zusammen, der nach Ablauf des Theilungsprocesses aus zahlreichen, dicht neben einander stehenden, stabförmigen Körperchen besteht und auf der Unterseite nur noch schwach grünlichgelb gefärbt

Parthenogonidien übereinstimmt; die Einkrümmung der Platte nach oben erfolgt ebenfalls im achtzelligen Zustand (Fig. 15). Die reifen Spermatozoenkugeln mit ca. 12  $\mu$  langen Cilien haben gewöhnlich eine Grösse von 30–32  $\mu$  (34), die prismatischen Einzelzellen ragen ziemlich tief ins Innere (der kleine Kreis in dem mittleren „Antheridium“ der STEIN'schen Figur 2 auf Tafel XVIII bezeichnet diese Grenze) und haben vor der Trennung sämtlich terminale Cilien, die in der Nähe des Augenflecks stehen, solange das Bündel beisammen ist (Fig. 22). Derartige reife Colonieen sind sehr häufig in radialer Richtung von 2 Seiten abgeplattet oder eingedrückt und erwecken dann sehr leicht, besonders bei ungenügenden Vergrößerungen, den Eindruck eines einfachen Täfelchens. Die Zahl der Spermatozoen ist hier eine sehr hohe; an einer 31  $\mu$  grossen Colonie habe ich sie auf 1060 berechnet, was mit dem Resultate einer 10maligen gleichmässigen Zweitheilung (1024) als sehr gut übereinstimmend bezeichnet werden muss. Wirkliche Tafeln, wie man bei Kantenstellung klar erkennen konnte, kamen daneben, wenn auch viel weniger zahlreich, stets vor; auffallend war freilich, dass ich tafelförmige Jugendzustände, die über das achtzellige Stadium hinausgingen, nie zu finden vermochte, auch wenn reife Spermatozoentafeln gar nicht selten waren; *Volvox globator* ist leider durch seine so spärlichen Androgonidien, wenn es nicht gerade, was bei mir nie der Fall war, in sehr grosser Menge sexueller Colonieen zur Verfügung steht, ein ungleich viel ungünstigeres Beobachtungsobject als *Volvox aureus*.

Vom Juni bis zum November fand ich derartige Verhältnisse an dem Breisacher Material, die durch solches von Baden-Baden im November bestätigt wurden.

Mit vegetativen Colonieen und Kümmerlingen sind diese hohlkugeligen Spermatozoencolonieen durchaus nicht zu verwechseln, und ihre Natur als wirkliche Spermatozoencolonieen ist dadurch sicher gestellt, dass mehrfach ein Zerfall in Spermatozoen direct beobachtet wurde, die sich von den in tafelförmigen Colonieen gebildeten in nichts unterschieden.

Bei *Volvox aureus* habe ich sehr lange vergeblich nach homologen Gebilden gesucht, die ich mit Bestimmtheit auch hier anzu-

erscheint, auf der farblosen Oberseite dagegen zahllose feine Geisseln trägt, die zu zweien von den einzelnen Körperchen ausgehen. Diese Stocke, welche ich häufig vollkommen sphärisch mit nach allen Richtungen ausstrahlenden Körperchen sah, bewegen sich etc. . . .“

treffen erwartete, um so mehr als ja *Volvox aureus* sich in jeder Hinsicht sonst so sehr viel variabler als *Volvox globator* zeigte. In den Endosphärosiren habe ich stets nur Täfelchen gefunden, Anfang Juni in grossen Sphärosiren von Hochdorf vereinzelte stark gekrümmte Spermatozoenplatten, die erheblich grösser wie die anderen ( $-25 \mu$ ) waren und ca. 64 Spermatozoen enthielten (sonst nur  $-18 \mu$  gross mit 16 oder 32 Spermatozoen). Diese erste Andeutung einer auch in dieser Richtung stattfindenden Variation, die bei spärlichem Materiale nur einige Male constatirt werden konnte, wurde dann Ende August etwas erweitert, als ich, gleichfalls an Hochdorfer Material mit sehr zahlreichen grossen Sphärosiren, ebenfalls hier und da  $24 \mu$  grosse, gekrümmte Spermatozoenplatten mit 64, einmal sogar eine solche von  $30 \mu$  mit ca. 128 Spermatozoiden und ausserdem in der vorderen Hälfte der Androgonidienzone grosser Sphärosiren mitunter halb- und nahezu hohlkugelig angeordnete Spermatozoenverbände mit sehr engem Hohlraume fand; daneben fanden sich ziemlich zahlreiche jüngere, 16–32zellige Stadien, deren Zellen, grösser als gewöhnlich, in einer eudorina-ähnlichen Colonie angeordnet waren. Den Hauptfund aber machte ich erst im November, wo in einzelnen Hanflöchern von Buchheim *Volvox aureus* in unglaublichen Mengen und mit sehr reichlichen Sexualcolonieen auftrat. Hier waren neben den normalen Sphärosiren alle Uebergänge zu solchen anzutreffen, wie sie die Figuren 33, 35 und 36 darstellen und dem entsprechend auch alle Uebergänge von der einfachen Spermatozoentafel bis zu der reichzelligen, ca.  $30 \mu$  grossen Hohlkugel (Fig. 27, 28, 29) und wieder von dieser zu Colonieen, die wenigstens der Grösse nach ungeschlechtlichen Tochterkugeln sehr nahe stehen (Fig. 35, 36; vergl. z. B. Fig. 30 mit 49). Da auch hier ein Zerfall dieser abnorm grossen, übrigens relativ selten vorkommenden Colonieen in einzelne Spermatozoen beobachtet werden konnte, sind die a priori berechtigten Zweifel an ihrer sexuellen Natur hinfällig, die durch die Grösse dieser Colonieen und das Vorkommen von ungeschlechtlichen Tochtercolonieen in Sphärosiren hervorgerufen werden können.

Bei beiden *Volvox*arten sind die in hohlkugeligen Verbänden gebildeten Spermatozoen in der Regel etwas grösser als die in Täfelchen gebildeten; bei beiden habe ich in den frei gewordenen Spermatozoiden stets deutlich ein grünes Chromatophor erkennen können, wenn es auch bei *Volvox globator* nicht selten sehr blass war, besonders in denjenigen Fällen, in welchen die reifen männ-

lichen Colonieen ohne Anwendung starker Vergrößerungen gelblich gefärbt erscheinen; einen gelblichen Farbenton weisen übrigens auch die normalen Sphärosiren bei schwächeren Vergrößerungen fast immer auf. In den hohlkugeligen männlichen Colonieen waren die Spermatozoen von *Volvox globator* etwa  $6\ \mu$  lang und  $2.5\ \mu$  dick (bei *Volvox aureus* im Bündel  $7.5-9\ \mu$ ), freie Spermatozoen  $6-7$  ( $8$ )  $\mu$  lang (nach COHN  $5-6\ \mu$  gegen  $8.5-12.5$  bei *Volvox aureus*), wovon  $3.5-4\ \mu$  auf den langen Hals kommen; das Hinterende ist entweder birnförmig  $2.5-3\ \mu$  dick oder lang ausgezogen (Fig. 23); die Cilien gewöhnlich seitlich in der Nähe des Stigmas entspringend, nicht selten aber auch terminal wie bei *Volvox aureus*, was schon STEIN, Tafel XVIII Fig. 4 und 5, richtig abbildet; Spermatozoen mit seitlichen und mit terminalen Cilien können in der gleichen männlichen Colonie gebildet werden; zwei contractile Vacuolen wurden in der Nähe des Stigmas stets gefunden.

In jungen geschlechtlichen Colonieen mit unreifen Eiern wurden im Hochsommer und Herbst nicht selten eine grosse Menge abgestorbener, gelblicher Spermatozoen gefunden, die sich gewöhnlich stark in die Länge gestreckt hatten und stets ein dickeres Hinterende besaßen (Fig. 23a). Ob zwischen gelblichen und grünen Spermatozoiden biologische oder blosse Altersunterschiede vorhanden sind (der Chromatophor ist ja hier ein reducirtes Organ), lasse ich dahin gestellt. Die Entstehung der Cilien fällt stets beträchtliche Zeit vor den Austritt der männlichen Colonieen, sie beginnt wie bei den Tochtercolonieen sofort nach Beendigung der Zelltheilung.

Das Volvoxspermatozoid besitzt eine hervorragende Aehnlichkeit mit den Spermatozoiden der Characeen und Moose; es unterscheidet sich aber sehr wesentlich von jenen durch seine Entstehung und seine morphologische Natur: es ist eine nackte Zelle mit allen Organen der vegetativen Volvoxzelle, in welcher der Kern nur einen verhältnissmässig kleinen Bestandtheil bildet<sup>1)</sup>, während dort der Körper fast ausschliesslich aus dem Kern der Spermatozoidmutterzelle hervorgeht. Wenn in der That zwei Modificationen vorkommen, so liegt es auf der Hand, dass die gelbe ohne Chromatophor dem Characeenspermatozoid etwas näher steht.

<sup>1)</sup> cf. OVERTON, l. c. Diss. p. 30 Taf. 4 Fig. 33, 34.

## 8. Abschnitt.

## Zur Biologie der Spermatozoen (männlichen Individuen).

Eine vergleichende Uebersicht derjenigen *Volvox*colonieen, welche Eizellen und Spermatozoen zugleich enthalten, zeigt uns zunächst, dass beiderlei Geschlechtsindividuen fast niemals zu gleicher Zeit geschlechtsreif werden. Diese, von ganz seltenen Ausnahmefällen abgesehen, consequent durchgeführte Dichogamie der monöcischen Colonieen deutet darauf hin, dass hier eine Selbstbefruchtung, wie wir sie z. B. noch bei *Stephanosphaera* finden, thunlichst vermieden werden soll. Wenn ich von Selbstbefruchtung spreche, so ist das natürlich nicht sensu strictissimo aufzufassen, sondern nur als eine Vereinigung zweier innerhalb der gleichen *Volvox*colonie zur Reife gelangten sexuellen Individuen, die verschiedenen Generationen angehören können.

Sodann tritt uns die auffallende Erscheinung entgegen, dass bei *Volvox aureus* die Eier führenden Sphärosiren proterandrisch, die vorwiegend weiblichen, bezw. vorwiegend ungeschlechtlichen Colonieen mit einzelnen Eiern und Spermatozoenbündeln proterogyn sind. Bei *Volvox globator* hingegen reifen fast stets die Spermatozoen vor den Eiern, und letztere sind sogar zu der Zeit, wo die männlichen Colonieen reif geworden sind, gewöhnlich noch nicht einmal von der Grösse jener (25, 23—26, 30, 30—35  $\mu$ ), die Geschlechtscolonieen sind also hier, wie die eiführenden Sphärosiren bei *Volvox aureus*, proterandrisch.

Ein Zerfallen der Spermatozoenplatten oder -kugeln von *Volvox globator* in einzelne Spermatozoen schon innerhalb der Muttercolonie, wie das COHN beobachtete, konnte ich lange nicht finden; im Frühjahr und Frühsommer fand ich stets, dass diese männlichen Colonieen gerade so wie bei den Sphärosiren etc. von *Volvox aureus* selbständig und geschlossen aus der Muttercolonie austraten und dann erst zerfielen. Die gewöhnlich ziemlich trägen Bewegungen der Spermatozoencolonien in der Mutterkugel können unter Umständen schon vor dem Ausschlüpfen recht lebhaft werden; so fand ich in einer von *Philodina* benagten Colonie eine reife Spermatozoenplatte oder flachgedrückte Kugel, die sich ziemlich weit umhertummelte und in der Secunde eine Umdrehung machte, ein Ueber schlagen über die Kante wurde hier wie anderswo verhältnissmässig

selten gesehen. Bei einer anderen eben ausgeschlüpften Spermatozoencolonie wurde unter dem Deckgläschen zunächst eine, später zwei Umdrehungen in der Secunde constatirt, bald nahm aber die Schnelligkeit wieder erheblich ab und nach 15 Minuten wurde sie sistirt, wahrscheinlich in Folge von Sauerstoffmangel, denn auf Zufügen von frischem Wasser begann sie wieder. Im Hängetropfen erfolgte der Zerfall in Spermatozoen trotz der rapiden Bewegung erst nach einigen Stunden.

Am 13. Juli fand ich zum ersten Male das von COHN beschriebene Verhalten; die Spermatozoen waren schon sämmtlich von einander getrennt, aber noch von der gemeinsamen Gallertblase umschlossen, als die Beobachtung begann, so dass sich nicht mehr constatiren liess, ob sie aus einem tafelförmigen oder hohlkugeligen Verbands stammten. Diese Spermatozoen besaßen einen deutlichen, laubgrünen Chromatophor etc. und einen ungemein metabolischen Körper wie eine Euglena, nicht bloss einen metabolischen Hals; ähnlich wie dort wurde das hintere Ende des 7—11  $\mu$  langen Körpers gelegentlich spitz ausgezogen; gestreckt waren die Spermatozoen höchstens 2, mit birnförmigem Hinterende bis 3  $\mu$  dick. Die Spermatozoen bewegten sich im Innenraum der Volvoxkugel ohne alle Schwierigkeit. — Die früher dagegen geäußerten Bedenken<sup>1)</sup> waren schon vorher verschwunden, als ich den *Bacillus Solmsii*<sup>2)</sup> und eine kleine Euglena sich ungehindert darin fortbewegen sah. — Ein Ei erregte das besondere Wohlgefallen dieser Spermatozoen, in Menge sammelten sie sich hier an und machten die von COHN geschilderten centrubohrerähnlichen Bewegungen; freilich war der Liebe Mühe umsonst, da das in Rede stehende Ei erst einen Durchmesser von 30  $\mu$  besaß und noch durchaus geschlechtsunreif war. So kleine befruchtete Eier oder Oosporen wurden niemals angetroffen, auch niemals ein nachträgliches Wachstum befruchteter Eier constatirt. Von Ende August an wurde ein solches Zerfallen der Spermatozoencolonien in ihren Mutterkugeln häufiger beobachtet und häufig wurden auch ganze abgestorbene Spermatozoenschwärme in sexuellen Colonien gefunden, besonders stark um die unreifen Eier angehäuft. Wie die Lücken im vegetativen Zellnetz deutlich verriethen, waren diese Spermatozoen auch

<sup>1)</sup> cf. Studien I. p. 158.

<sup>2)</sup> L. KLEIN, Ein neuer Typus der Sporenbildung bei den endosporenen Bacterien, Generalversammlungsheft der deutschen bot. Gesellsch. 1889. p. (62).

auch in diesen Colonieen entstanden und überhaupt nicht ins Freie gelangt.

Diese Beobachtungen scheinen zunächst nicht sehr für die Wahrscheinlichkeit einer Selbstbefruchtung zu sprechen; dass aber eine solche möglich ist, geht zweifellos aus Isolirungsversuchen hervor, wie sie auch von OVERTON<sup>1)</sup> mit günstigem Erfolge angestellt wurden. Wenn die im Verhältniss zur Zahl der Eier so sehr viel geringere Menge der Spermatozoen von *Volvox globator* gegenüber dem mit Sphärosiren versehenen *Volvox aureus* auf den ersten Blick für ein ausgedehnteres Vorkommen von Selbstbefruchtung zu sprechen scheint, so ist dem entgegenzuhalten, dass bei *Volvox aureus*, bei dem Selbstbefruchtung nur in Ausnahmefällen überhaupt möglich ist, nie unbefruchtet gebliebene Eier gesehen wurden, auch nicht, wenn nur wenige Spermatozoidenbündel in den befruchteten weiblichen oder in den ungeschlechtlichen Colonieen zur Ausbildung gelangten, und selbst dann nicht, wenn die Zahl der Sexualcolonieen die der ungeschlechtlichen weitaus überwog. In seltenen Fällen, wenn, wie ich das einige Male gefunden, die Eier von *Volvox globator* zur Zeit der Spermatozoenreife 45, 50 (—57)  $\mu$ . gross waren, steht einer Selbstbefruchtung kein Hinderniss infolge ungleichen Alters im Wege.

---

## 9. Abschnitt.

### Ueber Gonidienentwicklung bei *Eudorina elegans*.

Wenn ich hier mitten in die Schilderungen der männlichen Colonieen von *Volvox* ein kleines Capitel über *Eudorina* einschalte, so hat das seinen Grund in einigen Beobachtungen, die ich an Präparaten von 32zelliger Eudorinen vom Frühjahr 1888 machte, an Präparaten, die mit Osmiumsäuredämpfen gehärtet und in Glyceringelatine aufbewahrt waren (Fig. 60—71), hier fanden sich, ähnlich wie bei einzelnen Sphärosiren bei *Volvox aureus*, tafelförmige und kugelige Tochtercolonien in der Muttercolonie. Ob hier sogen. männliche oder ungeschlechtliche Colonieen vorlagen, weiss ich nicht zu sagen, weil mir lebendes Vergleichsmaterial fehlte; darum habe ich in der Ueberschrift den Namen „Gonidienentwickel-

<sup>1)</sup> OVERTON, l. c. p. 32.



lung“ gewählt. Zunächst scheint es sich freilich um asexuelle Colonien zu handeln, weil kugelige „Antheridien“ bei *Eudorina* nicht gefunden wurden und weil nach GOROSHANKIN<sup>1)</sup> die Parthenogonidien sich zu 16—32zelligen Täfelchen entwickeln, die sich „fast momentan“ zur Kugel zusammen schliessen. Der erste Grund hat nicht viel auf sich, nachdem bei *Volvox* beide Modificationen mit Sicherheit constatirt sind, von dem zweiten weiss ich leider nicht, da mir das GOROSHANKIN'sche, russisch geschriebene Original unverständlich ist, ob es sich hier um directe Beobachtungen an einem und demselben Object, oder um Combinationen aus neben einander liegenden Bildern handelt. Das Referat des botanischen Jahresberichts scheint auf directe Beobachtung zu deuten, allein man muss bedenken, dass die Untersuchungen zu einer Zeit angestellt wurden, wo man derartige Combinationen noch für durchaus erlaubt hielt. Die Bilder, wie sie mir in meinen Präparaten vorlagen, 32zellige vollkommene flache Tafeln, wie Fig. 71, zusammen mit vollkommenen Hohlkugeln, wie Fig. 69, lassen ein fast momentanes Zusammenschliessen ohne beträchtliche Lockerung der Einzelzellen als sehr unwahrscheinlich erscheinen, denn solch eine momentane Krümmung würde erhebliche Spannungszustände in der flachen Scheibe voraussetzen, für welche uns der anatomische Bau derselben absolut keine Anhaltspunkte liefert. Endlich widersprechen die auf eigener Untersuchung beruhenden Angaben GÖBEL's<sup>2)</sup> einem derartigen Vorgange direct. GÖBEL fand die vegetativen Tochtercolonien bereits im achtzelligen Zustande als concave Platten.

Diese Erwägungen machen es mir sehr wahrscheinlich, dass ich sogen. männliche Colonien vor mir hatte, d. h. den Sphärosiren analoge Colonien, in welchen sich gelegentlich einzelne, gelegentlich die meisten Androgonidien zu hohlkugeligen, der Rest zu tafelförmigen Spermatozoidencolonien, den eigentlichen männlichen Colonien, entwickelten. Ist diese Deutung meiner Präparate richtig, dann ist die Uebereinstimmung in den männlichen Colonien von *Volvox* und *Eudorina* eine vollkommene.

<sup>1)</sup> GOROSHANKIN, Genesis im Typus der palmellenartigen Algen. Mittheil. d. kais. Ges. naturf. Freunde in Moskau 1875 (russisch), ref. im Bot. Jahresber. 1875, p. 72 ff.

<sup>2)</sup> GÖBEL, Grundzüge der Systematik und speciellen Pflanzenmorphologie p. 41 Fig. 17.

## 10. Abschnitt.

## Die morphologische Deutung der „Antheridien“.

Bereits in meiner zweiten *Volvox*-Arbeit habe ich das Spermatozoenbündel nicht mehr als Antheridium, sondern als männliche Colonie angesprochen<sup>1)</sup> und die Unterschiede angeführt, welche dieses sogen. Antheridium von allen anderen Antheridien trennt, insbesondere seine im Vergleich mit den vegetativen Zellen so bedeutende Grösse und sein beträchtliches Wachstum während der zur Bildung der Spermatozoen führenden Theilungsvorgänge, und die Art dieser Theilungsvorgänge selbst. Den dort vorgebrachten Beweisgründen für seine morphologische Natur als männliche Colonie habe ich jetzt durch die Entdeckung vollkommen hohlkugeliger Verbände, die im Bau völlig mit den der Arbeitheilung ja gleichfalls entbehrenden *Eudorina*-Colonieen übereinstimmen, wenn auch die Zellenzahl häufig eine viel grössere ist, den wünschenswerthen Schlussstein eingefügt und glaube nunmehr für *Volvox* den Beweis für meine Auffassung in aller Strenge erbracht zu haben.

Für *Eudorina* gilt natürlich das Gleiche: ist die im vorstehenden Abschnitt gegebene Deutung meiner Präparate richtig, dann ist die Uebereinstimmung der jungen vegetativen Colonie mit dem hohlkugeligen „Antheridium“ eine vollkommene; ist sie es nicht, dann kann es doch keinen rechten Sinn haben, die aus 16 oder 32 Zellen zusammengesetzte vegetative Zellplatte als Colonie anzusehen, die genau ebenso entstandene, ebenso gebaute, ebenso grosse männliche aber als Antheridium.

Die Androgonidie ist der Chlamydomonaszelle, welche zum sexuellen Zoosporangium (Gametangium) wird, homolog, das Spermatozoenbündel mit seiner Gallertblase dem Gametangium selbst und zu gleicher Zeit der ganzen weiblichen oder ungeschlechtlichen *Volvox*-colonie und den Sphärosiren vor Entwicklung der Reproductionszellen, das Spermatozoid der Eizelle, wie der Androgonidie, Arbeitszelle oder auch der Chlamydomonasgamete. Diese Deutung des Spermatozoenverbands als männliche Colonie, die eine Brücke schlägt zwischen *Eudorina* und *Volvox*, schafft ein gut

<sup>1)</sup> l. c. p. 46.

Theil der Schwierigkeiten aus dem Wege, welche gegen den Coloniecharakter von *Volvox* sprechen, denn der einzige morphologische Unterschied, welcher die männliche Colonie von der ganzen *Volvox*kugel trennt, die mangelnde Arbeittheilung bezw. die ihr entsprechende Ausbildung von Arbeitszelle, Ei und Androgonidie ist für die Begründung der Homologien von ganz untergeordneter Bedeutung, weil die Arbeittheilung bei *Volvox* erst nach Beendigung sämtlicher Zelltheilungen in Erscheinung tritt; vorher sind beide gleich; der weitere biologische Unterschied von Spermatozoencolonie und *Volvox*kugel, die mangelnde Befähigung der ersteren zu selbständigem Leben, hat mit den Homologien überhaupt nichts zu schaffen, ebensowenig wie der Umstand, dass die Spermatozoencolonie physiologisch zum Organ der zusammengesetzten *Volvox*colonie geworden ist.

Fassen wir aber die Spermatozoenverbände einmal als Colonie auf, dann müssen wir auch die ganze *Volvox*kugel so auffassen, da es doch nicht wohl angeht, einen und denselben Organismus in der Jugend, vor Beginn der Arbeittheilung als Colonie, nachher aber als Individuum anzusprechen, und da es erst recht nicht angeht, dass ein Individuum (bei den Sphärosiren) eine oder (bei den Endosphärosiren) gar zwei successive Generationen von vollkommen entwickelten Colonieen in seinem Leibe einschliesst.

---

## 11. Abschnitt.

### Die morphologische Deutung der ganzen *Volvox*kugel. (Colonie und Individuum bei den niederen Pflanzen überhaupt.)

Im vorstehenden Abschnitt ist die schon früher von mir behandelte Frage, Colonie oder Einzelwesen für *Volvox* bereits kurz beantwortet. Wenn ich trotzdem noch einmal ausführlich auf sie zurückkomme und ihr sogar einen besonderen Abschnitt widme, so möchte ich mich vor allem dagegen verwahren, dass es sich, wie viele meinen könnten, hier der Hauptsache nach um einen unfruchtbaren Wortstreit handle. Ich halte die Frage nicht nur im vorliegenden Falle, sondern ganz allgemein für wichtig genug, um einmal gründlich und consequent von den ersten Anfängen an auf breiterer Basis untersucht und präzise beantwortet zu werden; nur so kann man

scharfe morphologische Charaktere an Stelle der bisherigen Entscheidungsgründe setzen, die in praxi zumeist auf subjective, mehr oder minder willkürliche und unklare Auffassung hinauslaufen. Eine allgemeine Lösung dieses Problems ist schon darum nöthig, weil ja Jemand, der sich nun einmal mit der Colonienatur von *Volvox* nicht befreunden kann, jetzt auch Eudorina und Consorten den Coloniecharakter absprechen könnte, was in diesem Falle eigentlich nur consequent wäre.

Wer da glaubt, dass die höheren Organismen sich im Laufe der Zeit aus niederen herausgebildet haben, der muss logischer Weise die Untersuchung des pflanzlichen Individuums auf den untersten Stufen des Pflanzenlebens beginnen, weil wir hier die zweifellos phylogenetisch älteren, ich möchte sagen, ursprünglicheren Organismen vor uns haben. Der phylogenetischen Betrachtungsweise können wir zur Bestimmung des morphologischen Individuums nirgends entrathen, sie enthält den Schlüssel zu den so mannigfachen Erscheinungsformen der organischen Lebewelt und zu den verschiedenen Graden der Individualität, die wir erhalten, wenn wir die mehrzelligen Individuen des ganzen Pflanzenreichs, vom zweizelligen Oedogonimpflänzchen an bis zum reich entwickelten Pflanzenstock der grossen Blütenpflanzen, einer vergleichenden Betrachtung unterwerfen; die verschiedenen Grade der Individualität lasse ich hierbei bei Seite, sie bilden eine Frage für sich, die mit meinem eigentlichen Thema: Colonie oder Individuum, in keiner engeren Beziehung steht.

Bei den stricten einzelligen Pflanzen ist es selbstverständlich, dass jede Zelle ein Individuum repräsentirt; die höchste Ausbildungsstufe erreicht das einzellige Individuum bei den Siphoneen, wo zum Theil recht stattliche Pflanzen vorkommen, wie *Acetabularia*, *Caulerpa* etc., bei welchen die Natur gewissermassen einmal zeigen wollte, welche Entwicklungshöhe sich mit einer einzigen Zelle erreichen lässt, denn als solche müssen wir den Thallus trotz Grösse und weitgehender Arbeitstheilung bezeichnen, weil alle Hohlräume mit einander in offener Communication stehen. Liegt auch der Unterschied derartig ausgebildeter Zellen vom normalen Zellentypus auf der Hand und fordert er zur Unterscheidung geradezu heraus, so wird die Schwierigkeit durch die SACHS'sche Deutung als „nichtcelluläre Pflanzen“ doch nicht behoben, weil es unmöglich ist, den Zeitpunkt, den Entwicklungsabschnitt genau zu bestimmen, in welchem eine solche Pflanze, die denn doch als unzweifelhafte und

normale Zelle (Schwärmospore etc.) beginnt, aufhört, Zelle zu sein und anfängt, nicht cellulär zu werden; ausserdem finden wir bei den erwachsenen Siphoneen selbst eine allmähliche Steigerung von kleinen *Valonia*- und besonders einfachen *Botrydium*pflänzchen anfangend bis zur *Caulerpa*.

Solange wir bei den Einzelligen bleiben, ist also die Sache einfach, erst bei den Mehrzelligen beginnt die wirkliche Schwierigkeit: Wo hört die Colonie einzelliger Wesen auf und wo fängt das mehrzellige Individuum an? eine Frage, die einfacher zu stellen als zu lösen ist. Die Möglichkeit einer richtigen Lösung ist meiner Ansicht nach nur dann zu erreichen, wenn es gelingt, den muthmasslichen Weg einigermaßen aufzudecken, den die Phylogenese genommen hat, den Weg, auf dem die Organismen allmählig zu dem geworden, was sie heute sind, gerade so, wie man den Bau eines Einzelwesens nur dann richtig zu würdigen vermag, wenn man seine Ontogenese kennt. Da diese Ontogenese eine kurze Recapitulation der Phylogenese zu sein pflegt, so müssen wir vornehmlich auf die ersten Entwicklungsstadien achten; als solche finden wir aber in weiter Verbreitung bei den verschiedenartigsten grünen Algen die Schwärmsporen, und dies deutet darauf hin, dass diese Algen von Schwärmsporen ähnlichen einzelligen Vorfahren abstammen. Schwärmsporenartige einzellige Individuen haben wir glücklicherweise heute noch in den *Chlamydomonaden*, einer Familie, deren Wichtigkeit durch ihren Charakter als phylogenetischer Ausgangspunkt der grünen Algenreihe satzsaam gekennzeichnet ist. Die Ontogenese der *Chlamydomonaden* wird uns darum die sichersten ersten Anhaltspunkte liefern.

Theilt sich ein einzelliger Organismus in zwei gleiche Tochterzellen, und bei diesen Urpflanzen sind die ersten Tochterzellen immer gleich, dann sind im ferneren Verhalten derselben zwei Möglichkeiten denkbar: einmal, die Tochterzellen trennen sich als freie Individuen (Typus der normalen *Chlamydomonas*), oder sie bleiben mit einander verbunden; diese Verbindung kann mehr oder weniger locker sein, häufig sogar einen mehr zufälligen Charakter tragen, selbst da, wo gelegentlich eine grössere Anzahl succesiver Tochterindividuen mit einander verbunden bleibt, und dann haben wir die Colonie auf der untersten Stufe, die Colonisten können sich noch spontan aus dem Verbande lösen und als freie Individuen weiter leben (Typus von *Gonium*, viele *Desmidiaceen*);

sodann treten festere Zellverbände auf, bei denen ein spontanes Austreten aus dem Colonialverband unter normalen Verhältnissen nicht stattfindet (Typus von *Pandorina*): *familia* und *coenobium* nach A. BRAUN's Terminologie, eine Unterscheidung, auf welche ich hier nur wenig Gewicht legen möchte (im ersten Falle handelt es sich um eine *consociatio e cellula matre unica per generationes successivas evoluta*, im zweiten um eine *consociatio e cellulis originibus distinctis composita* — nicht *originibus*, wie es in Folge eines in meinen Studien, p. 196, leider stehen gebliebenen Druckfehlers heisst).

Leider hat A. BRAUN seine Definition so wenig scharf gefasst, dass man sehr heterogene Dinge darunter unterbringen kann, wie z. B. einen *Oedogonium*-faden, eine *Zygnemee* so gut wie eine fadenförmige *Desmidiacee* oder einfache *Volvocineae*. Die Hauptsache, wie *Chlamydomonas*, *Gonium* etc. lehren, fehlt: die ausdrückliche Forderung von gleichen Producten der Zelltheilung, die wir auch bei den höher entwickelten Colonieen *Eudorina* (und *Sphäroplea*) finden; dort sind zum ersten Male nicht mehr alle Colonieen gleich; wir haben männliche, weibliche und ungeschlechtliche und bei *Eudorina* nach CARTER's Beobachtung den Beginn einer Arbeitstheilung in den Colonieen: zwar noch alle Individuen, sexuell aber sog. Antheridien und Eier beisammen; die Differenz manifestirt sich erst nach Beendigung der Zelltheilungen; *Volvox* endlich repräsentirt die höchste Stufe der Colonie, wo nach Beendigung sämtlicher Zelltheilungen, die wiederum anfänglich gleiche Producte liefert, eine weitgehende Arbeitstheilung eingeleitet wird, und ein Organismus zu Stande gebracht wird, der mit einem mehrzelligen Individuum in seinem fertigen Bau, abgesehen von der Entstehung und den Homologieen<sup>1)</sup>, die grösste Aehnlichkeit besitzt.

Ehe ich aber *Volvox* weiter discutire, möchte ich das wirkliche mehrzellige Individuum vorher in Kürze präcisiren. Dort finden wir derzeit bei keiner einzigen Form auch nur annähernd ähnliche Verhältnisse, wie bei *Volvox*.

Die palmellaceenartig gestalteten, palmellaceenartig sich vermehrenden cilienlosen Wuchsformen, in welche mehrere *Chlamydomonaden* übergehen, wenn sie auf feuchtem Substrat leben, bilden die Brücke zu den ächten Palmellaceen.

Aus diesen selten und nur kurz activ frei schwimmenden, meist

<sup>1)</sup> Studien I.

passiv bewegten Organismen dürften die mehrzelligen Individuen durch Sessilwerden hervorgegangen sein; solange eine einfache Alge freischwimmend blieb, lag zu einer frühzeitigen Arbeitstheilung a priori kein Grund vor, darum finden wir sie auch bei der sexuell hoch entwickelten Sphäroplea noch nicht und müssen diese Pflanze als Colonie betrachten. Sobald aber die Schwärmspore sich festsetzte, bildete sich allmählig ein Haftorgan aus und dieses von den anderen Zellen morphologisch stets verschiedene Haftorgan wird bei sämmtlichen festsitzenden Chlorophyceen schon durch die erste Zelltheilung der Schwärmspore gebildet (Oedogonium *Bulbochaete* *Coleochaete*, *Ulothrix*, *Schizomeris*, *Cladophora* etc., die *Zygnemeen*), die Arbeitstheilung beginnt hier so früh wie nur möglich, schon bei der ersten Zelltheilung, die physiologisch nicht mehr äquivalente und darum auch morphologisch nicht mehr gleiche Zellen liefert. Von einer Coloniebildung kann bei so tiefgreifendem Unterschied in den Producten der ersten Zelltheilung keine Rede mehr sein; alle Pflanzen, deren Schwärmsporen, Zygoten etc. sich bei der Keimung so verhalten, sind bereits mehrzellige Individuen.

Damit ist selbstverständlich nicht ausgeschlossen, dass derartige Individuen morphologisch ähnlichen Colonien doch noch recht nahe stehen und im fertigen Zustande sogar völlig im Bau mit ihnen übereinstimmen können, dann nämlich, wenn diese Arbeitstheilung auf die erste Zelltheilung beschränkt bleibt und die obere Zelle fortan lauter gleiche Theilproducte liefert (*Ulothrix*, *Spirogyra* und die *Zygnemeen* überhaupt). Wenn aber diese Fusszelle, die hier vielfach ein noch rudimentäres Organ im *SACHS'S*chen Sinne bildet, später leicht verloren geht und die *Spirogyra*- etc. Fäden sich durch Zerbrechen vermehren, so haben wir doch noch keine wirklichen Colonien, sondern nur unvollkommene, allerdings sehr colonieähnliche Individuen, unvollkommen, weil sie der Fusszelle entbehren, welche die aus der Zygote hervorgehenden Pflanzen stets besitzen. Ist dieses Organ auch unscheinbar und hinfällig, so ist es doch meiner Ansicht nach phylogenetisch sehr wichtig, weil es bereits bei der ersten Zelltheilung angelegt wird. Ein losgerissener *Oedogonium*faden dagegen besitzt nur noch eine höchst oberflächliche Aehnlichkeit mit einer Colonie, da wir hier die morphologisch differnten Scheiden- und Kappenzellen haben und sich ausserdem der Cellulosewulst derjenigen Kappenzellen, welche *Oogonien* bilden,

bei der Theilung nicht erst cylindrisch streckt, sondern sofort die bauchige Oogoniumwand bildet.<sup>1)</sup>

Das Neue in meiner Auffassung liegt also in dieser Betonung des Zeitpunktes der Arbeitstheilung, die ich, wie gesagt, für die phylogenetisch-morphologische Deutung eines pflanzlichen Lebewesens als bestimmendes Princip ansehe. Dieses Princip liefert uns, so weit ich sehe, nicht nur bei den Algen, sondern im ganzen Pflanzenreich überhaupt ein durchgreifendes Mittel, um in allen problematischen Fällen einen ebenso einfachen wie sicheren Entscheid zu treffen.

Bildet eine Pflanze im einzelligen Zustand bei der Zelltheilung zunächst lauter gleiche Zellen, die mit einander in Verbindung bleiben oder sich nachträglich verbinden, dann haben wir den Organismus als Colonie (incl. Cönobium) aufzufassen, tritt dagegen schon bei den ersten Theilungen einer (jugendlichen) einzelligen Pflanze (Schwärmospore, keimende Zygote oder Oospore, sich weiter entwickelnde befruchtete Eizelle überhaupt) eine durch Arbeitstheilung bedingte morphologische Differenz der Tochterzellen auf, dann haben wir ein morphologisches Individuum vor uns. Diese Arbeitstheilung beim Beginne der Zelltheilung haben wir nicht bloss bei den Algen, sondern bei den vielzelligen Pflanzen überhaupt, auch bei den höheren; überall gehen aus der ersten Theilung (ausnahmsweise den ersten Theilungen) der befruchteten Eizelle, des jungen Embryos ungleiche Theilungsproducte hervor.

Soweit diese allgemeinen Erörterungen und nun zurück zum vorliegenden Specialfall. *Volvox* bildet in der phylogenetischen Entwicklungsreihe das obere Ende eines kleinen, nicht weiter entwickelten Seitenastes, der in diesem seinem obersten Gliede durchaus schon den Eindruck eines vielzelligen Individuums macht, aber im ontogenetischen Entwicklungsgange doch noch alle Merkmale einer ächten Colonie aufweist. Es ist gewissermassen ein nicht weiter fortgesetzter Versuch der Natur, auf dem Wege der Coloniebildung direct das vielzellige Individuum zu bilden, ein Versuch, der nur bei verhältnissmässig kleinen Pflanzen noch durchführbar war; um grosse, vielzellige Pflanzen zu liefern, muss die Arbeitstheilung möglichst frühe beginnen.

<sup>1)</sup> PRINGSHEIM, Beiträge zur Morphologie und Systematik der Algen I. Morphologie der Oodogonien Taf. III Fig. 1—4 (PRINGSHEIM, Jahrbücher I. p. 77, Tafelerklärung).



Colonieen mit Arbeitstheilung im ausgebildeten Zustande repräsentiren natürlich die höchste Stufe der Coloniebildung. Phylogenetisch müssen sie aus Colonieen ohne Arbeitstheilung hervorgegangen sein und wir dürfen darum erwarten, auf früheren Entwicklungsstadien diesen Zustand wieder zu finden, und in der That zeigen alle Colonieen meiner Auffassung nicht nur bei den ersten, sondern bis zur Beendigung sämtlicher Zelltheilungen noch keine Arbeitstheilung. Die niederen Volvocineen, besonders *Gonium*, erscheinen nur bei oberflächlicher Betrachtung als Individuen, *Volvox* dagegen nur auf Grund der Homologien des Entwicklungsgangs als Colonie.

Wir können die Colonie ungezwungen als die phylogenetisch ältere Form des vielzelligen physiologischen Individuums auffassen, wo wir auf den untersten Stufen (*Gonium*) noch keine Arbeitstheilung und einen hohen Grad physiologischer Selbständigkeit der Einzelzellen wahrnehmen.

Zu gleicher Zeit sind diese niederen Volvocineen, die keine freien ungeschlechtlichen Zoosporen mehr bilden, phylogenetisch nichts anderes als Zoosporangien, deren Zoosporen sich nicht getrennt haben; der ganze Organismus kommt zeitlebens über das Sporangiumstadium überhaupt nicht hinaus, und bei der vegetativen Vermehrung wird jedes Individuum einer derartigen Colonie zu einem neuen Zoosporangium. Bei den weiblichen Sexualcolonieen von *Eudorina* haben wir noch reines weibliches Zoosporangium, bei den sog. männlichen, die wir ganz gut als *Eudorina*-sphärosiren bezeichnen können, schon ein aus männlichen Zoosporangien zusammengesetztes Sporangium, einen Fall, den wir bei normalen Sporangien nicht treffen können, und der nur durch das Zusammenbleiben der Zoosporenäquivalente ermöglicht wird. Auch *Volvox* kommt zeitlebens über den morphologischen Charakter eines in Permanenz erklärten Zoosporangiums nicht hinaus, freilich eines Sporangiums sehr eigenartiger Natur, das vier verschiedene Modificationen von Zoosporenäquivalenten enthalten kann und bei welchem sogar drei successive Sporangiangenerationen in einander eingeschachtelt sein können.

Die höchste Stufe der Ausbildung wird durch die nach Beendigung sämtlicher Zelltheilungen eintretende Arbeitstheilung ermöglicht; nicht mehr alle Zoosporenäquivalente eines reichzelligen Sporangiums werden weiter entwickelt, sondern nur einige wenige und diese Entwicklung findet nicht mehr ausschliesslich aus eigener Kraft

der betreffenden Zellen statt, sondern unter Beihülfe zahlreicher Arbeitsindividuen, die mit ihnen im Colonialverbande stehen. Dieses Volvoxsporangium gleicht, von der Arbeitstheilung abgesehen, in der rein weiblichen und der Sphärosiraform dem Eudorinasporangium noch sehr, erst in den gemischten Combinationen treten Complicationen auf, die sich noch weiter vom normalen Sporangium entfernen. Wollten wir aber deshalb, unter Verzicht auf die Homologien im Entwicklungsgang mit niederen Volvocineen und Chlamydomonaden *Volvox* als Individuum auffassen, so würden wir auf nicht geringe Schwierigkeiten anderer Natur stossen, Schwierigkeiten, die sich zwar nicht bei Betrachtung der einzelnen Volvoxkugel, wohl aber bei einer vergleichenden Betrachtung der Gesamtheit herausstellen würden. Wir hätten nämlich dann eine Species vor uns, bei der die Sexualverhältnisse der Individuen in biologischer Hinsicht ein Unicum wären: Diöcie und Monöcie, im letzteren Falle Dichogamie und (gelegentlich) Selbstbefruchtung, bei der Dichogamie Proterandrie und Proterogynie und zu alle dem noch Parthenogenesis, Erscheinungen, die auf einen so hohen Grad von Selbständigkeit in der Entwicklungsgeschwindigkeit und Entwicklungsweise ursprünglich gleicher Zellen hindeuten, wie er sich mit dem Charakter eines einheitlichen Individuums kaum vertragen dürfte, jedenfalls nirgends bei unzweifelhaften Individuen vorkommt.

Läuft aber auch der schliessliche Effect eines Organismus wie *Volvox*, einer Colonie mit weitgehender (nachträglicher) Arbeitstheilung, der Hauptsache nach auf das gleiche hinaus, wie bei dem vielzelligen Individuum einer höheren Chlorophyceen (Coleochäte, Bulbochäte etc.), so sind doch die Wege, die dazu führen, grundverschieden, denn dort haben wir die Arbeitstheilung von vornherein, bei der ersten Theilung beginnend, und die sexuellen Zellen haben wir ebenfalls von vornherein im Laufe der Entwicklung bestimmt; es herrscht darum keine so grosse Freiheit bezüglich der Zahl und des Ortes ihrer Entstehung.

---

## 12. Abschnitt.

**Zur Biologie der Arbeitsgenossenschaft<sup>1)</sup>. Der Tod bei Volvox.**

In diesem Abschnitt habe ich dem früher Mitgetheilten nur wenige Details hinzuzufügen. Die Arbeitsgenossenschaft der Colonie fasse ich bekanntlich als Ernährungsgenossenschaft auf. Nur verhältnissmässig wenige Individuen — die Sphärosiren ausgenommen — bewahren bei dem Eintritt der Arbeittheilung die Fähigkeit, sich zu theilen und weiter zu entwickeln, sie allein übernehmen die Reproduction und werden zum grössten Theil von der Hauptmasse der theilungsunfähig gewordenen Zellen ernährt, die ich darum schlechtweg als Arbeitszellen oder Arbeitsindividuen bezeichnet habe. Eine weitere Stütze für die Existenz einer solchen Ernährungsgenossenschaft ist bereits im zweiten Abschnitt angeführt: das beträchtliche nachträgliche Wachsen der Arbeitszellen beim frühzeitigen Abort der Reproductionszellen. Dabei sei jedoch noch einmal ausdrücklich hervorgehoben, dass, wenn wir auch vom morphologischen Standpunkte aus die einzelnen Zellen einer Volvoxkugel als Individuen anzusehen haben, als solche durch Entwicklungsgang und Homologieen bestimmt, es auf der anderen Seite gar keinem Zweifel unterliegen kann, dass die Volvoxkugel eine festgefügte physiologische Einheit darstellt, ein physiologisches Individuum sensu stricto, in welchem die morphologischen Individuen nur noch die Rolle von Organen spielen.

Bei den Arbeitszellen, die ausser der Ernährung der Reproductionszellen auch die ziemlich lebhaften Bewegungen der Colonie besorgen, — ich habe als Bewegungsgeschwindigkeit im Sommer in einem senkrecht gegen das Fenster gehaltenen Glasröhrchen 6—8 cm in der Minute gefunden — findet gleichfalls eine — früher übersehene — Arbeittheilung statt. Die Bewegungen lassen bekanntlich eine constant bleibende Bewegungsaxe, einen vorderen und hinteren Pol an jeder Colonie erkennen. Bei stärkerer Vergrösserung bemerkt man leicht, dass die Arbeitszellen, welche um den bei der Bewegung stets nach vorn gerichteten vorderen Pol liegen, ein besonders grosses und intensiv gefärbtes Stigma besitzen, gegen den

<sup>1)</sup> cf. Studien I. p. 180 ff.

Aequator wird das Stigma allmählig kleiner und verschwindet nach dem Ueberschreiten desselben entweder völlig, an seiner Stelle liegt nur noch ein farbloses Oeltröpfchen, oder, was viel seltener ist, es verschwindet nahezu. Diese Beobachtungen wurden Ende Mai dieses Jahres zuerst gemacht und die geschilderten Verhältnisse bis in den November durchaus constant bei beiden Arten gefunden. Am deutlichsten waren sie im Hochsommer an grossen Colonieen mit besonders blassen (und kleinen) Chromatophoren, die Stigmata der vordersten Zellen waren da besonders gross und intensiv gefärbt, die der hintersten fast stets farblos.

In einigermaßen zweifelhaften Fällen kann man den Sachverhalt in einfachster Weise durch die Methode klarlegen, welche R. KÖCH für den Nachweis einzelner gefärbter Bacterien in Gewebeschnitten angegeben hat: beobachtet man mit ABBÉ'schem Beleuchtungsapparat ohne Blenden und lässt so den vollen Lichtkegel einwirken, so wird das Structurbild ausgeschaltet und nur das reine Farbenbild bleibt übrig, in welchem die Stigmata nun nicht mehr zu übersehen sind.

Beweist diese Vertheilung der Stigmata auch natürlich nichts für ihre Natur als „lichtempfindliche“ Organe, so scheint sie mir doch durchaus auf eine directe Beziehung zwischen Licht und Stigma hinzudeuten und den alten Namen Augenfleck bis zu einem gewissen Grade wieder zu Ehren zu bringen; ich halte das Stigma mit ENGELMANN, KLEBS und BÜTSCHLI für einen mit der Erhaltung der Lichtempfindlichkeit zusammenhängenden Bestandtheil des Organismus, der für das Zustandekommen der Lichtempfindlichkeit hier wenigstens unentbehrlich scheint; wäre dies nicht der Fall, dann wäre diese eigenthümliche, mit den phototactischen Bewegungen der Volvoxkugeln in directer Beziehung stehende Vertheilung nicht zu erklären.

Sehr bemerkenswerth ist schliesslich noch, dass diese Arbeitheilung in den Volvoxcolonieen den Tod der Arbeitsindividuen als nie ausbleibende Folge nach sich zieht, während der Tod als Nothwendigkeit der „physiologische“ Tod im Sinne WEISMANN'S<sup>1)</sup> für die „Einzelligen“ und die ihnen morphologisch wie physiologisch äquivalenten Individuen einer Colonie ohne Arbeitheilung nicht existirt.

<sup>1)</sup> A. WEISMANN, Ueber Leben und Tod. Eine biologische Untersuchung. Jena 1884. — Zur Frage nach der Unsterblichkeit der Einzelligen. Biol. Centralblatt 1884.

Halten wir an dem Coloniccharakter von *Volvox*, wie ich ihn oben entwickelt habe, fest, dann müssen wir consequenter Weise die Frage, ob der nie ausbleibende Tod der Arbeitszellen von *Volvox* in der Organisation derselben nothwendig begründet, ob er ein physiologischer sei, oder nur eine in jedem einzelnen Falle erworbene Eigenschaft, im letzteren Sinne beantworten. Die Regelmässigkeit, mit welcher der Tod hier eintritt, scheint jedoch gegen diese Deutung und für eine Anpassungserscheinung wie bei den vielzelligen Individuen zu sprechen, allein die Nothwendigkeit eines späteren Todes hat ihre Ursache doch nur darin, dass die Arbeitsindividuen ihren ganzen Assimilationsprocess völlig in den Dienst einer Minorität von reproductiven Individuen stellen, die anfänglich keine erkennbare Verschiedenheit von ihnen zeigen, und die sich später ihnen gegenüber wie Parasiten verhalten, die ihre Wirthe nur so weit aussaugen, dass ihnen gerade noch die nöthige Kraft bleibt, weiter für sie zu arbeiten. Endlich scheint mir die, bei Berücksichtigung der Sphärosiren von *Volvox aureus*, so sehr schwankende Zahl der Reproductionsindividuen und die starke relative Vermehrung der Spermatozoenbündel in den Endosphärosiren, die es durchaus nicht als unmöglich erscheinen lässt, dass unter besonders günstigen Umständen auch einmal eine Sphärosira ohne alle Arbeitszellen zur Ausbildung zu gelangen vermag, durchaus auf eine in jedem Einzelfalle erworbene Eigenschaft hinzuweisen, die allerdings, soweit unsere jetzigen Kenntnisse reichen, auch jedesmal nur von einer gewissen, wenn auch sehr schwankenden Zahl von Individuen der *Volvox*colonie erworben wird (vergl. auch Abschnitt 19). Für die männliche (Spermatozoen-)Colonie existirt der physiologische Tod sicher nicht.

Es ist natürlich, dass bei Protozoen der Tod in einer Form, die durchaus den Eindruck des physiologischen Todes macht, nur in einem so eigenartig entwickelten Coloniieverbande auftreten kann.

Diese Auffassung des Todes bei *Volvox* drängt uns aber mit zwingender Nothwendigkeit zu der Annahme, dass die ursprünglich gleichen Zellen einer jungen *Volvox*colonie in ungleicher Weise durch äussere Factoren beeinflusst werden. Die Möglichkeit einer solch ungleichen Beeinflussung setzt aber schon verschiedene Empfänglichkeit für den äusseren Reiz und damit eine wenn auch noch so kleine stoffliche Differenz der angeblich gleichen Zellen voraus; die muss vorhanden sein, — ich habe ja in Vorstehendem immer nur von wahrnehmbaren Unterschieden gesprochen, und die tiefe

Kluft zwischen den unsterblichen Einzelligen und den sterblichen Mehrzelligen kann phylogenetisch auch nicht plötzlich übersprungen sein; der Uebergang muss sich wie jeder Uebergang in der Natur allmählig vollzogen haben; heute freilich fehlen die Uebergangsglieder fast sämmtlich, *Volvox* jedoch ist ein solches.

---

### 13. Abschnitt.

#### Uebersicht der sämmtlichen Combinationen von *Volvox aureus*.

Diese Uebersicht soll in erster Linie eine Zusammenstellung der in drei verschiedenen Publicationen beschriebenen Combinationen geben, die sowohl an und für sich, wie für einige der folgenden Abschnitte sehr wünschenswerth erscheint; auch dürfte es bei der so stark angeschwollenen Liste an der Zeit sein, den systematischen Charakter all dieser Formen einmal näher ins Auge zu fassen.

Von den früher beschriebenen Combinationen sind 8 und 10 in je 2: in 7 und 14, sowie 10 und 17 aufgelöst:

1. Rein vegetative Colonieen mit lauter ungeschlechtlichen (oder geschlechtlichen, aber als solche vor dem Ausschlüpfen nicht erkennbaren) Tochterkugeln.

2. Rein vegetative Colonieen mit lauter Endosphärosiren.

3. Rein vegetative Colonieen mit lauter weiblichen Tochtercolonieen.

4. Rein vegetative Colonieen mit weiblichen Tochtercolonieen und Endosphärosiren in wechselnden Verhältnissen.

---

5. Vorwiegend vegetative Colonieen mit ungeschlechtlichen etc. (wie 1) Tochtercolonieen und einzelnen Eiern.

6. Vorwiegend vegetative Colonieen mit ungeschlechtlichen etc. Tochtercolonieen und einzelnen Spermatozoenbündeln (männlicher Colonieen).

7. Vorwiegend vegetative Colonieen mit ungeschlechtlichen etc. Tochtercolonieen und vereinzelt Eiern und männlichen Colonieen.

---

8. Vorwiegend vegetative Colonieen mit weiblichen Tochtercolonieen und einzelnen Eiern.

9. Vorwiegend vegetative Colonieen mit Endosphärosiren und einzelnen Eiern.

10. Vorwiegend vegetative Colonieen mit weiblichen Tochtercolonieen, Endosphärosiren und einzelnen Eiern.

---

11. Rein weibliche Colonieen.

---

12. Vorwiegend weibliche Colonieen mit einzelnen ungeschlechtlichen etc. Tochtercolonieen.

13. Vorwiegend weibliche Colonieen mit einzelnen Spermatozoenbündeln.

14. Vorwiegend weibliche Colonieen mit einzelnen ungeschlechtlichen Tochterkugeln und einzelnen Spermatozoenbündeln.

---

15. Vorwiegend weibliche Colonieen mit einzelnen weiblichen Tochtercolonieen.

16. Vorwiegend weibliche Colonieen mit einzelnen Endosphärosiren.

17. Vorwiegend weibliche Colonieen mit einzelnen Endosphärosiren und einzelnen weiblichen Tochtercolonieen.

---

18. (Normale, grosse) reine Sphärosiren.

---

19. Vorwiegende Sphärosiren mit vereinzelt Eiern (—8).

20. Vorwiegende Sphärosiren mit ungeschlechtlichen Tochtercolonieen (—8).

21. Vorwiegende Sphärosiren mit ungeschlechtlichen Tochtercolonieen und Eiern in wechselnden Verhältnissen (meist Eier).

---

22. Sphärosiren mit hohlkugeligen Spermatozoenverbänden (männlichen Colonieen).

---

23. Endosphärosiren (nur mit tafelförmigen Spermatozoenverbänden gefunden, stets ohne Eier oder Parthenogonidien).

24. Colonieen mit Parthenogenese (parthenogenetisch sich entwickelnde Eier scheinen sowohl für sich allein wie in Gesellschaft normal sich entwickelnder Eier überall auftreten zu können, wo überhaupt Eizellen vorkommen).

Von diesen Combinationen treten einzelne in grossen Mengen auf (1, 4, 6, 11, 18, 22, 23), andere bilden stets nur einen kleinen Procentsatz der an einem Fundorte vorkommenden Formen, und das sind die meisten (2, 3, 4, 8, 9, 10, 12, 13, 14, 15, 16, 17), und einzelne finden sich überhaupt nur äusserst selten (19, 20, 21, 24). Wie vorsichtig man übrigens bei letzterer Gruppe sein muss, zeigen die Combinationen 6 und 13. Von 6 fand ich im Jahre 1889, ich kann wohl sagen unter Hunderttausenden von Exemplaren nur etwa 3 oder 4, während sie im Spätsommer und Herbst 1888 so gut wie ausschliesslich die vegetative Form repräsentirten, von Nr. 7 habe ich überhaupt nur 2 oder 3 zweifellos hierher gehörige Exemplare gesehen (die weiblichen Colonieen mit vereinzelt rudimentär gebliebenen „Androgonidien“, wie ich sie im Spätsommer und Herbst 1888 häufig fand, sind streng genommen nicht hierher zu stellen, weil diese rudimentären Gonidien keinen ausgeprägten Charakter trugen und ebenso gut Partheno- oder Gynogonidien sein konnten). KIRCHNER und OVERTON dagegen haben diese Combination als fast ausschliesslichen Vertreter der weiblichen Colonie gefunden, womit aber selbstverständlich nicht, wie OVERTON <sup>1)</sup> meint, „die älteren Angaben über die Diöcie allen Boden verloren“, weil die Angaben „fast ausschliesslich darauf basiren, dass die betreffenden Forscher in den eizellenführenden Colonieen keine Antheridien auffanden, also wenig Beweiskraft besassen“. Die eine Möglichkeit schliesst die andere nicht aus, wie ich zur Genüge gezeigt habe.

Was haben wir nun in diesen 24 Combinationen eigentlich vor uns? Haben wir es zum Theil mit constanten Varietäten, Rassen, Spielarten oder wie man es sonst nennen will, oder gar mit mehreren Arten zu thun, oder liegen hier nur veränderliche

<sup>1)</sup> l. c. Diss. p. 25.



Modificationen einer einzigen gut charakterisirten Species vor? Vielgestaltigkeit und Variabilität sind zwei recht verschiedene Dinge, die man nicht mit einander verwechseln darf, auch wenn sie in sehr ähnlicher Form auftreten. Für eine Reihe obiger Combinationen geht die Zugehörigkeit zu einer und derselben Species ohne weiteres durch den Nachweis des genetischen Zusammenhanges hervor, für die meisten aber liegt die Sache nicht so einfach, und da, glaube ich, können wir die Frage am einfachsten und sichersten lösen, wenn wir fragen, was ist von Merkmalen constant und was ändert sich?

Constant ist die Form der vegetativen Zellen und der Parthenogonidien, constant die Form der Eier und Oosporen, constant die Form der tafelförmigen Spermatozoidenbündel und der Spermatozoen, das sind aber sämmtliche Componenten, und alle sind sie bei *Volvox aureus* anders gestaltet als bei *Volvox globator*.

Variabel ist in erster Linie die Zusammensetzung aus sterilen und fertilen Individuen, und zwar ungeheuer; sämmtliche Combinationen variiren sehr in der Zusammensetzung zwischen je zweien der relativ constanten drei Grenzformen: Sphärosira, weibliche und ungeschlechtliche Colonie, indem sie sich bald der einen, bald anderen mehr nähern, bald ungefähr in der Mitte von beiden oder gar von allen dreien stehen. Variabel sind ferner Zellgrösse, Zellenzahl, Zellendistanz, Grösse (Form) von Spermatozoencolonie, Grösse der Eier, Oosporen, Parthenogonidien, alles meist nur innerhalb verhältnissmässig enger Grenzen, und bei allen Combinationen kommen in dieser Hinsicht die nämlichen Variationen vor, was mit der Annahme mehrerer, fast stets gesellig unter einander lebender und einander sehr ähnlicher Arten unvereinbar ist.

Ich wäre in die Erörterung dieser Frage gar nicht eingegangen, wenn nicht Jost in seiner Besprechung ausdrücklich auf die Möglichkeit mehrerer ähnlicher Arten hingewiesen hätte, eine Möglichkeit, die mir zwar selbst niemals ernsthaft in den Sinn kam, die aber für Jemand, der *Volvox* nicht selbst eingehend untersucht hat, als durchaus nahe liegend bezeichnet werden muss.

Im übrigen hängt diese Frage aufs innigste mit der Frage nach der Abhängigkeit der Formen von äusseren Verhältnissen zusammen, die im 19. Abschnitt behandelt werden soll. Ist letzteres durchgreifend der Fall, dann kann natürlich von constanten Varietäten nicht die Rede sein, sondern nur von Modificationen im Sinne variabler Standortsmutationen.

## 14. Abschnitt.

**Ueber das relative und absolute Mengenverhältniss von sexuellen und ungeschlechtlichen Colonieen, von weiblichen und von Sphärosiren.**

Die Mengen, in welchen man *Volvox* im Freien antrifft, wechseln ungemein; sie sind natürlich in erster Linie von der Natur des Wohnorts und von der niederen Thierwelt abhängig, welche dem *Volvox* nachstellt; aber auch von diesen Factoren abgesehen, bleiben kaum mindere Schwankungen zu verzeichnen. Von der Jahreszeit und damit auch von der Temperatur lässt sich jedoch eine derartige Beeinflussung nicht nachweisen, wir können, wenn die übrigen Verhältnisse günstig sind, vor allem, wenn er nicht in zu ausgiebigem Masse gefressen wird, jederzeit, wie ich mich genugsam überzeugt habe, vom Frühjahr bis Ende November, bei andauernd mildem, heissem wie kaltem, trübem wie sonnigem Wetter ungeheure Massen von *Volvox* finden; doch fallen die Maxima hauptsächlich in das Frühjahr, Herbst und Anfang des Winters; noch in den letzten Tagen des November habe ich beide Arten in verschiedenen Hanflöchern, die vierzehn Tage vorher zwei Tage lang zugefroren waren, bei ziemlicher Abwesenheit von kleinen Crustaceen, Insectenlarven etc. in solcher Menge getroffen, wie kaum je zuvor.

Die Mengen, die wir an einem und demselben Fundort im Laufe der Vegetationsperiode finden, hängen ausserdem noch von dem mehr oder weniger zahlreichen Erscheinen sexueller Colonieen ab. Das relative Mengenverhältniss zwischen sexuellen und ungeschlechtlichen Colonieen schwankt gewöhnlich sehr, meist jedoch überwiegen die ungeschlechtlichen bedeutend und das hat seinen natürlichen Grund: ein länger andauerndes Ueberwiegen der Sexualcolonieen verringert unter gewöhnlichen Verhältnissen rasch die Gesamtzahl der Colonieen und führt bald zum Verschwinden, wenn nicht besonders günstige Bedingungen für die Erhaltung der ungeschlechtlich gebliebenen Colonieen gegeben sind. Es ist übrigens irrig, anzunehmen, dass von dem Zeitpunkte an, wo Sexualcolonieen auftreten, sich ihre relative Menge bis zum schliesslichen Verschwinden allmählig steigere oder günstigen Falles das Mengenverhältniss stabil bleibe, ebenso wie es irrig ist, dass das Vorwalten sexueller

Colonieen auf baldiges Verschwinden hindeutet, sonst wäre es nicht zu verstehen, wie auf eine längere Periode der durch Sexualcolonieen bedingten Abnahme der Gesamtzahl wieder eine Periode beträchtlicher Zunahme und selbst ein Maximum folgen könnte, ohne dass die äusseren Lebensbedingungen günstigere geworden wären; ausserdem keimen die Oosporen in dem Jahre, in welchem sie gebildet werden, nicht mehr; von ihnen aus ist also kein Zufluss von neuen, ungeschlechtlichen Colonieen zu erwarten.

In einigen Fällen habe ich mich direct davon überzeugt, dass sich die Sache derart verhält und bei beiden *Volvox*arten zu Zeiten sehr reger Sexualthätigkeit in den relativ wenigen vegetativen Colonieen ausschliesslich oder fast ausschliesslich ungeschlechtliche Tochterkugeln gefunden, was die baldige Zunahme der Gesamtmenge an einem solchen Orte ungezwungen erklärte.

Ausschliesslich oder fast ausschliesslich sexuelle Colonieen scheinen sehr selten vorzukommen; ich habe es nur einige wenige Male bei *Volvox aureus* gefunden und auch dann erhielten sich gewöhnlich einige vegetative Colonieen; nur so ist das spätere, massenhafte Auftreten im gleichen Jahre an einem Orte zu erklären, an welchem *Volvox* in Folge zu starker Sexualthätigkeit verschwunden schien, eine Erscheinung, die in diesem Falle ganz gewöhnlich ist. Bei *Volvox globator* habe ich ausschliesslich geschlechtliche Colonieen überhaupt nicht gefunden; dass sie aber auch hier vorkommen, zeigte mir eine nur Sexualcolonieen enthaltende Sendung KLEBAHN'S von Bremen (16. August). *Volvox* blieb auch fortan an diesem Fundorte, der bis zum November von Zeit zu Zeit abgesucht wurde, verschwunden.

Die Sphärosiren treten meist in geringerer Zahl als die weiblichen Colonieen auf, und man muss gelegentlich trotz reichlicher weiblicher Colonieen, von denen keine unbefruchtet bleibt, längere Zeit suchen, bis man eine findet; dass sie da sein müssen, geht in solchen Fällen aus dem constanten Fehlen der Spermatozoenbündel in allen anderen vorhandenen Combinationen ohne weiteres hervor; dies gilt für normale wie für Endosphärosiren. Die grossen Sphärosiren fand ich aber auch einige Male in der gleichen und selbst in der doppelten Anzahl wie die weiblichen Colonieen und das an Orten, wo benachbarte Hanflöcher das umgekehrte Verhältniss zeigten und sogar bis zu 6mal so viel weibliche Colonieen wie Sphärosiren enthielten!

Extreme nach beiden Richtungen stellen das Vorkommen

von *Volvox globator* in einem Bassin des zoologischen Institutes mit nur rein weiblichen Geschlechtscolonieen (Herbst 1888), das ich in meinem zweiten Aufsätze geschildert habe, und das von *Volvox aureus* mit Sphärosiren (Herbst 1889) dar. Oosporenbildung unterblieb im ersteren Falle völlig und *Volvox globator* erschien auch dieses Frühjahr daselbst nicht wieder, während *Volvox aureus* sich einstellte, Beweis genug, dass Spermatozoen damals in der That fehlten. Nur weibliche Colonieen ohne männliche in irgend welcher Form habe ich bei *Volvox aureus* nie angetroffen, dagegen einmal, wie schon erwähnt, in einem sehr reichlichen Vorkommen (Sumpf bei Hugstetten) neben rein vegetativen nur Sphärosiren, ca. 5% der Gesamtmenge bildend, ein Verhältniss, das drei Wochen lang, solange ich die Beobachtungen fortsetzen konnte, ungeändert blieb.

Fehlen die Sphärosiren bei *Volvox aureus*, dann bilden entweder alle oder fast alle weiblichen oder fast alle ungeschlechtlichen Colonieen eine geringe Anzahl Spermatozoidenbündel.

---

### 15. Abschnitt.

**Ueber die Beziehungen der verschiedenen Combinationen zur Jahreszeit und über den Generationswechsel<sup>1)</sup>. (Maxima der Sexualthätigkeit. Gleichzeitiges Vorkommen verschiedener Combinationen am gleichen Ort.)**

Wie im vorstehenden Abschnitt gezeigt wurde, existirt weder in den absoluten Mengenverhältnissen, noch in den relativen von Sphärosiren und weiblichen Colonieen irgend eine Beziehung zur Jahreszeit, die sich bei nicht genügender Ausdehnung der Beobachtungen sehr leicht finden lässt. Soweit war ich schon in meiner ersten Arbeit gekommen. Aber ich glaubte damals noch, dass wenigstens die Form, in welcher die sexuellen Colonieen auftreten, in inniger Beziehung zu der Jahreszeit ständen, vor allem, dass die Sphärosiraformen nur im Frühjahr, die monöisch proterogynen und die vorwiegend ungeschlechtlichen Colonieen mit einzelnen Spermatozoenbündeln nur im Spätsommer und Herbst

---

<sup>1)</sup> cf. Studien I. p. 184—194.

auftreten würden, und auch OVERTON glaubte, dass die Sphärosiren, weil er selbst niemals welche gefunden hatte, nur während einer sehr beschränkten Periode beim ersten Auftreten sexueller Colonieen gebildet würden. Diese Ansichten sind falsch, aber sie waren damals berechtigt, insofern sie gaben, was man zu einer gegebenen Zeit mit einem gegebenen Material anfangen konnte, und die wenigen Thatsachen <sup>1)</sup>, die sich abweichend verhielten, liessen sich ohne sonderlichen Zwang dem Schema einfügen. Ich glaubte damals schon ein Uebriges gethan zu haben, als ich meine Untersuchungen auf die ganze Vegetationsperiode ausdehnte, allerdings nur an einem Fundorte, weil mir dieser im Vergleich zu den anderen besonders bequem zur Hand war, und weil ich, nach dem Ausfall einiger Sommerexcursionen zu schliessen, glaubte, *Volvox* verschwände im Hochsommer völlig aus den Hanflöchern. Die Wahrnehmung, dass ein ganzes Jahr noch nicht genügt, dass günstigen Falles wenigstens zwei nöthig sind und die continuirlichen Beobachtungen auf möglichst viele und verschiedene Fundorte ausgedehnt werden müssen, zeigt, wie gefährlich es ist, aus wenigen Beobachtungen Schlüsse auf die biologischen Verhältnisse einer Pflanze zu ziehen, wenn dieselben, was man gewöhnlich von vornherein nicht weiss, so variabel sind, wie hier.

Eine vergleichende Betrachtung der wichtigsten (gelegentlich in grossen Mengen auftretenden) Combinationen ergibt Folgendes: Die ungeschlechtlichen Colonieen scheinen durchweg unter normalen Verhältnissen im ersten Frühjahr nach der Keimung der Oosporen einige Wochen ausschliesslich vorzukommen und zunächst für eine möglichste Steigerung der Gesamtmenge Sorge zu tragen.

Die ersten Sexualcolonieen von *Volvox aureus* fand ich 1887 und 1888 Mitte April, 1889 Anfang Mai (EHRENBERG reife weibliche Colonieen einmal sogar ja schon am 1. März), bei *Volvox globator* scheinen sie etwas später aufzutreten, vor Ende Mai habe ich nie welche gefunden. Wiewohl von diesen Zeitpunkten an die Sexualthätigkeit die ganze Vegetationsperiode hindurch continuirlich fortgesetzt werden kann, findet man doch zu jeder Jahreszeit bei beiden Arten gelegentlich und selbst längere Zeit hindurch nur vegetative Colonieen, die auch im Herbst nicht mit sexuellen Generationen abschliessen. Namentlich *Volvox globator* ist gewöhnlich nur ungeschlechtlich zu finden. Während er in dem Sumpf

---

<sup>1)</sup> l. c. p. 186 und p. 191.

bei Alt-Breisach die ganze Zeit hindurch fructificirte, fanden sich bei Hugstetten und Buchheim nur im Mai sehr spärliche Sexualcolonieen; an beiden Orten wurde er bis Ende November beobachtet, trat vom Anfang October bis Ende November in einem Hanfloch von Buchheim reichlich, in einem von Hochdorf und einigen von Hugstetten sehr reichlich, an letzterem Orte in einem Loch geradezu in colossalen Mengen auf, ohne dass auch nur ein einziges Mal eine sexuelle Colonie zu finden gewesen wäre. In einem Bassin des zoologischen Institutes blieb er, wie bereits mitgetheilt, im vorigen Jahre, obwohl in sehr grosser Menge vorhanden, bis zum Anfang November steril, wo dann eigenthümlicherweise nur Eier aber keine Spermatozoiden gebildet wurden.

Bei *Volvox aureus* ist vom Mai an das Vorkommen ausschliesslich ungeschlechtlicher Colonieen viel seltener zu constatiren, obwohl er hier die weitaus häufigere Art ist<sup>1)</sup>. Im Sommer 1887 und 1888 fand ich solche vom Mai bis gegen den August reichlich in einem Bassin des alten zoologischen Institutes, in diesem Jahre ab und zu in vereinzeltten Hanflöchern von Hochheim, Hugstetten, Buchheim und Gottenheim, im Hochsommer und Herbst beinahe immer nur in solchen Löchern, die überhaupt nur wenig *Volvox* beherbergten. Häufig waren es Localitäten, welche vorher reichliche Mengen fructificirender Colonieen enthalten hatten; ein nochmaliges Erscheinen sexueller Colonieen konnte ich gewöhnlich nicht constatiren, namentlich nicht im Spätherbste, wo man es eigentlich hätte erwarten sollen. Nur ein Sumpf bei Hugstetten, den ich leider erst Anfang October entdeckt hatte, enthielt im October nur ungeschlechtliche Kugeln von mässiger Zahl, Mitte November hatte eine sehr erhebliche Zunahme der Kugeln stattgefunden und ziemlich viel Sphärosiren, 5% der Gesamtmenge, waren vorhanden, eigenthümlicherweise aber absolut keine weib-

<sup>1)</sup> Merkwürdiger Weise gilt in der Literatur *V. globator* als die häufigere, *V. aureus* als die seltene Art. Ich glaube hier mit Sicherheit das Gegentheil behaupten zu können. OVERTON gibt für die Schweiz *V. aureus* als die häufigere Art an; KIRCHNER (Beiträge zur Algenflora von Württemberg 1880 und Nachträge 1888) konnte *V. globator* für Württemberg überhaupt noch nicht constatiren, in Bremen (KLEBAHN) ist *V. aureus* durchaus vorherrschend und für Schweden gilt, nach mündlicher Mittheilung meines Freundes G. v. LAGERHEIM in Quito das gleiche. Ich glaube, der Mythos vom häufigen *V. globator* und seltenen *V. aureus* stammt aus der Zeit, wo noch jeder ungeschlechtliche *Volvox* kurzer Hand als *V. globator* angesprochen wurde (cf. meine Studien I. p. 152).

lichen Kugeln: ein interessantes Seitenstück zu dem Verhalten von *Volvox globator* im Herbste des vorigen Jahres im zoologischen Institut.

Spermatozoenbündel, die im vorigen Frñhsommer bei Hochdorf und von da an bis zum December im zoologischen Institute in der Mehrzahl der grossen ungeschlechtlichen Colonieen gefunden wurden, kamen in dieser Form im Jahre 1889 nur wenige Male und jedesmal nur in wenigen Colonieen zur Wahrnehmung, und dabei wurden im Ganzen etwa siebzig verschiedene Tñmpel abgesucht. Am 8. Mai fand ich in einem spärlichen Materiale von Hugstetten mit wenigen Geschlechtscolonieen eine vorwiegend ungeschlechtliche Colonie mit ein paar Spermatozoidenbñndeln, am 25. Mai bei Buchheim eine einzige weibliche Colonie mit drei befruchteten, noch dünnhäutigen Eiern und einem reifen Spermatozoenbñndel, am 22. August in Alt-Breisach wenig *Volvox aureus*, einzelne Endosphärosiren, in einzelnen grossen Colonieen mit Tochterkugeln 12—18 Spermatozoenbñndel.

Normale grosse Sphärosiren, die ich nach meinen Befunden vom verflossenen Jahre (Mitte April bis Mitte Mai) für die typische Frühjahrsform gehalten hatte, traten in diesem Jahre nur in einzelnen Tñmpeln von Hochdorf, Gottenheim und Buchheim nicht sehr zahlreich auf, um bald den Endosphärosiren hier das Feld zu räumen. Dagegen wurden sie von Mitte bis Ende August in einem einzigen Hanfloch von Hochdorf mit reichlichen weiblichen Colonieen in Menge gefunden, ebendasselbst in einem anderen Loche massenhaft zu Anfang October, in anderen Löchern am gleichen Orte nur vereinzelt; in einer ganzen Reihe von Hanflöchern bei Buchheim endlich in solchen Massen, wie nie zuvor, und das blieb hier im Allgemeinen bis Ende November, wo mit dem Eintritt dauernden Frostes die Excursionen eingestellt werden mussten; nur in einem Loche war hier die relative Menge der Sexualcolonieen in dieser Zeit etwas zurückgegangen, aber die Sphärosiren, die anfangs in etwas geringerer Zahl als die weiblichen Colonieen vorhanden waren, betrugten schliesslich das Doppelte, ein um so merkwürdigeres Verhalten, als sonst bei einer Abnahme der sexuellen Colonieen die Sphärosiren gewöhnlich den Anfang machen und in bedeutend rascherem Tempo als die Eicolonieen an Zahl zurückgehen. Keine einzige von diesen Herbstsphärosiren, das reichste Vorkommen, das ich je getroffen, enthielt Eizellen oder Tochterkugeln, wie sie vereinzelt vom Juni bis August bei Hochdorf gefunden wurden.

KLEBAHN's Sendungen aus Bremen vom 15. und 30. Mai enthielten grosse Sphärosiren, vom 12. Juli (spärliches Material) nur eine junge noch eingeschlossene Sphärosira mit ungetheilten Androgonidien, vom 16. August keine Sexualcolonieen (*V.* überhaupt selten geworden). Mitte und Ende November war er am gleichen Fundort wieder sehr reichlich, aber nur asexuell.

Die Endosphärosiren sind, wie schon im Abschnitt über die Sphärosiren aus einander gesetzt wurde, kein gelegentliches und vereinzelt Vorkommen abnorm lange von der Muttercolonie zurückgehaltener und dem entsprechend besonders weit in der Entwicklung geförderter Sphärosiren; bei reichlichem Vorkommen ist eine Verwechslung beider völlig ausgeschlossen, höchstens mag man einmal besonders kleine jugendliche Sphärosiren mit ungetheilten Androgonidien in der Muttercolonie für junge Endosphärosiren ansehen; sie erfahren aber hier nicht die weitgehende Entwicklung wie jene, sondern stellen nur besonders kleine Exemplare der Sphärosira vor. Im vorigen Jahre und früher habe ich niemals Endosphärosiren gesehen und glaube ich auch nicht, dass ich eine so auffallende Erscheinung an den damals besuchten Orten übersehen hätte; dieses Jahr erschienen sie von vornherein oder in ein paar Fällen einige Wochen später als die grossen Sphärosiren an allen Fundorten, an welchen im Frühjahr sexuelle Colonieen überhaupt gefunden wurden, und sie behaupteten allenthalben allein das Feld, solange rege Sexualthätigkeit stattfand, d. h. an den meisten Orten bis Mitte oder Ende Juni; von da an ging an den meisten Fundorten die Gesamtmenge sehr zurück und es wurden gewöhnlich nur noch die volvoxreichen Tümpel abgesucht; in dem nur zweimal besuchten Holzhausen wurden sie am 19. Juli noch angetroffen, in Alt-Breisach noch Anfang August, in einigen Hanflöchern Buchheims, den meistbesuchten, weil reichsten Fundorten dieses Jahres bis Ende August, wo die Hanflöcher zum Betrieb hergerichtet und frisch gefüllt wurden; auch hier war etwa von Mitte Juni an nur spärliches Material mit wenigen Endosphärosiren zu finden. In einem nicht benützten Hanfloche von Hochdorf waren sie Ende August gleichfalls noch vorhanden, auch noch Anfang October, und sie wurden beim letzten Besuch am 16. November ebenfalls in ziemlicher Menge hier angetroffen.

Beide Sphärosiraformen können also vom ersten Erscheinen der sexuellen Colonieen bis zum Schlusse der Vegetationsperiode auftreten, und für die Sperma-



tozoenbündel in ungeschlechtlichen und weiblichen Colonieen gilt nach meinen Erfahrungen und besonders nach denen von KIRCHNER und OVERTON das gleiche. Sämmtliche in Rede stehenden Localitäten waren vorzeitiger Austrocknung nicht ausgesetzt, führten vielmehr stets Wasser.

Relative Maxima der Sexualthätigkeit habe ich bei beiden Arten zu jeder Zeit der langen Vegetationsperiode gefunden, zumeist von einem starken Rückgange der Gesamtzahl, aber fast nie von einem völligen Verschwinden der Art (für die laufende Vegetationsperiode) gefolgt. Ein natürliches völliges Verschwinden dürfte überhaupt äusserst selten sein.

Verschiedene, aber den gleichen Zwecken dienende Combinationen, wie Sphärosiren, Endosphärosiren, vorwiegend weibliche und ungeschlechtliche Colonieen mit Spermatozoenbündeln, fanden sich in beträchtlicher Menge nie oder höchstens auf ganz kurze Zeit gemeinsam in einem und demselben Wasserloche, und ich halte darum ein solches gemeinsames Vorkommen für eine Periode des Ueberganges, in welcher sowohl die Endosphärosiraform durch die Sphärosira wie die Sphärosira durch die Endosphärosira etc. ersetzt werden kann.

Besonders interessant in dieser Hinsicht erwiesen sich die Buchheimer Fundorte am 25. Mai, wo bei massenhaftem Auftreten die Sphärosiren ganz ausserordentliche Schwankungen in der Grösse (120—600  $\mu$ ) wie in der relativen Entwicklungsgeschwindigkeit aufwiesen und Sphärosiren auf allen Stufen der Entwicklung sowohl innerhalb wie ausserhalb der Muttercolonie (also Sphärosiren und Endosphärosiren) vorkamen. Schon bei der nächsten hierher gerichteten Excursion am 31. Mai konnte keine einzige grosse Sphärosira hier mehr gefunden werden, dagegen Endosphärosiren in ungemeiner Menge.

Den umgekehrten Fall beobachtete ich bei Hochdorf, wo am 20. August die ungeschlechtlichen Colonieen nahezu in der gleichen Menge wie die sexuellen mit den zahlreichen grossen Sphärosiren vorhanden waren. Bereits am 25. August betrug die vegetativen nur noch den zehnten Theil der vorhandenen Gesamtmenge und enthielten fast alle weit entwickelte sexuelle Nachkommen vom Endosphärosiratypus, freie Endosphärosiren wurden noch nicht gefunden, aber die grossen normalen hatten an relativer Menge sehr abgenommen, also das schönste Uebergangsbild! Vom Anfang October fanden sich in diesem Loch nur noch asexuelle Colonieen.

Diese Beobachtungen, gemacht an reichem Material und nur an Localitäten, die ständig Wasser führen, lassen über das gänzliche Fehlen einer engeren Beziehung der verschiedenen Combinationen zur Jahreszeit nicht den geringsten Zweifel mehr bestehen, sonst könnten nicht an unmittelbar bei einander oder wenigstens nicht allzuweit von einander entfernt liegenden Tümpeln die sexuellen Colonieen jederzeit in allen möglichen Formen auftreten oder auch ganz fehlen.

Diese Resultate beseitigen natürlich auch die Theorie von dem doppelten Generationswechsel, die ich in meiner ersten Arbeit auf Grund der früheren Beobachtungen aufstellte. Wenn sich auch meine früheren und die in der Literatur vorgefundenen Beobachtungen unschwer dieser Theorie fügten, so hatte sie doch den bedenklichen Fehler, dass ihr Object in diesem Jahre wenigstens glücklicherweise absolut nicht von ihr wusste, glücklicherweise, weil man jetzt ja auch noch den Endosphärosiren hätte Rechnung tragen müssen. Will man jetzt überhaupt noch von einem Generationswechsel bei *Volvox* sprechen, so kann man das ja thun, ein tieferer Sinn jedoch kommt diesem Begriffe nicht mehr zu und auf alle Fälle ist er grundverschieden von dem bei höheren Gewächsen, speciell bei den Moosen und Farnen. Ganz abgesehen von der wechselnden Zahl der vorausgehenden ungeschlechtlichen Generationen bei *Volvox* und der regelmässigen Aufeinanderfolge bei jenen haben wir dort zwei (verschiedene) integrirende Theile des gesammten Entwicklungsganges.

Bei *Volvox* dagegen scheint die sexuelle Fortpflanzung nur eine Modification der ungeschlechtlichen zur Erhaltung der Art beim Eintritt ungünstiger äusserer Verhältnisse, insbesondere der Trockenheit und Kälte zu sein, und es hat dann auch keinen Sinn mehr von den vielen Formen, in welchen die sexuellen Colonieen auftreten können, einige den anderen als typisch gegenüber zu stellen. Dass übrigens nicht alle Verhältnisse, die wir als ungünstige anzusehen gewohnt sind, in dieser Richtung einwirken, geht aus den vielen Funden hervor, wo *Volvox* nur noch in spärlicher Menge vorkam, aber trotzdem noch nicht fructificirte, und in der Nachbarschaft in grösster Menge und lebhaftester Sexualthätigkeit zu finden war. In der ungeschlechtlichen Fortpflanzung haben wir lediglich ein Propagationsmittel zur Vermehrung der Individuenzahl, das unter günstigen Umständen von grossartigem

Erfolge begleitet ist, freilich aber auch unter Verhältnissen Anwendung findet, wo es uns unzweckmässig erscheint, wie im Spätherbste nach Eintritt der ersten Fröste.

---

#### 16. Abschnitt.

### Ueber das Mengenverhältniss von *Volvox globator* und *Volvox aureus* bei gleichzeitigem Vorkommen.

In Alt-Breisach, meinem Hauptfundorte für *Volvox globator*, fand ich Anfang Mai dieses Jahres *Volvox aureus* in grossen Mengen, *Volvox globator* dagegen sehr spärlich, zusehends aber änderte sich dies Verhältniss zu Gunsten von *Volvox globator*, der Anfang Juni daselbst schon die Mehrzahl bildete und vom Juli an nur noch eine sehr geringe Minorität von meist ungeschlechtlichem *Volvox aureus* neben sich hatte, obwohl er selbst keineswegs jemals in grossen Mengen auftrat.

In Buchheim war Anfangs bis Mitte Juni *Volvox globator* zurückgegangen und kam nur ungeschlechtlich neben massenhaft fructificirendem *aureus* vor, bei steigender Temperatur kam er dann Ende des Monats hier fast allein, wenn auch spärlich in den früher erwähnten ungeschlechtlichen Riesencolonieen vor.

In Hochdorf waren Mitte October in demjenigen Loche, das eine Menge Sphärosiren und weibliche Colonieen von *Volvox aureus* enthielt, vereinzelte ungeschlechtliche Kugeln von *Volvox globator* zu bemerken, am 13. November betrug die Menge des letzteren schon ein Drittel und zu Ende des Monats die Hälfte der Gesamtmenge, deren Individuenzahl durchaus keine Verminderung zeigte, und wo *Volvox aureus* seit Mitte des Monats gleichfalls zum weitest aus grössten Theile nur noch in ungeschlechtlichen Colonieen auftrat. In einem zweiten Loche des gleichen Fundorts waren beide am 16. October in gleichen Mengen und beide steril.

In Buchheim war Ende November nur in einem Sumpf mit massenhaftem fructificirendem *Volvox aureus* spärlich *Volvox globator* zu finden, während er in den Hanflöchern von Hugstetten von Anfang October an fast allein vorkam, im Allgemeinen nicht allzureichlich, nur in einem Loche in wirklich ungeheuren

Mengen bis Ende November, aber wie der hier nur sehr vereinzelt zu treffende *Volvox aureus* nur in vegetativen Colonieen.

Dieses so ungleiche Mengenverhältniss, auch da, wo von einem Verdrängtwerden der einen Art durch die andere absolut nicht die Rede sein kann (wie in Alt-Breisach), und ganz besonders das so ungleiche Verhalten in Bezug auf das Auftreten der Geschlechtscolonieen, namentlich auch das durchgängige Fehlen solcher bei *Volvox globator* in allen Freiburger Hanflöchern im October und November, mochte viel oder wenig da sein, während *Volvox aureus* an denselben Orten zumeist reichlichst fructificirte und *Volvox globator* selbst in Hanflöchern von Baden-Baden etwa 5 Procent Sexualcolonieen aufwies, wo er neben ungeschlechtlichem spärlichem *Volvox aureus* gleichfalls massenhaft auftrat, schliesslich das continuirliche reichliche Fructificiren von *Volvox globator* in Alt-Breisach, all diese Dinge scheinen darauf hinzudeuten, dass das Optimum der äusseren Verhältnisse für beide Arten recht verschieden ist, und dass sich der Einfluss gleicher äusserer Bedingungen bei beiden Arten in recht verschiedener Weise äussert.

---

## 17. Abschnitt.

### Einige Bemerkungen über die Untersuchungsmethode.

Es mag vielleicht sonderbar scheinen, dieses Capitel hier mitten unter den biologischen zu finden, indessen glaube ich, dass gerade hier der richtige Platz sein dürfte, weil darin lediglich von den Mitteln und Wegen die Rede ist, welche die biologischen Resultate ermöglichten, die in den letzten Abschnitten mitgetheilt wurden. Auf den Excursionen handelte es sich darum, eine grosse Anzahl verschiedener Hanflöcher in kurzer Zeit abzusuchen, und es handelte sich weiter darum, stets genügende Mengen, auch von spärlichem Vorkommen, falls dasselbe interessant war, mit nach Hause zu bringen. Desshalb bediente ich mich zum Einfangen der Volvoxkugeln stets eines kleinen, spitz zulaufenden Netzes aus einem porösen, aber ziemlich dicht gewebten Wollstoff (sogen. Milchtuch), das sich ausserordentlich bewährt hat<sup>1)</sup>. In dem spitzen Netz hat

<sup>1)</sup> L. KLEIN, Beiträge zur Technik mikroskopischer Dauerpräparate von Süsswasseralgen II, Zeitschr. f. wiss. Mikroskopie 1888, p. 461.

man bei langsamem Herausheben aus dem Wasser die ganze Beute bequem beisammen und kann den umgestülpten Zipfel rasch und völlig in ein kleines mit Wasser gefülltes Cylinderglas ausleeren. Der Rahmen des Netzes ist aus starkem Draht, der sich nicht durchbiegt, zusammengedreht, und hat einen 30 cm langen Stiel aus den zusammengedrehten Drahtenden, um so mittelst eines Bindfadens an jede beliebige Stange schnell und sicher befestigt werden zu können. Der Durchmesser des Netzrahmens ist absichtlich klein gewählt: 10:15 cm, um zwischen den grossen Sumpfpflanzen überall bequem durchzukommen. Wo es irgend anging, wurde der Fang schon an Ort und Stelle mit meinem Excursionsmikroskop <sup>1)</sup> rasch untersucht, denn selbst bei ca. 30 Sammelgläsern musste man mit seinen Gefässen etwas haushalten. Grosse Mengen von Untersuchungsmaterial sind für viele der hier berührten Punkte *conditio sine qua non*; sie allein bieten eine genügende Gewähr, dass wirklich oder zur Zeit seltene Combinationen, wie die parthenogenetischen Eier, die ei- und parthenogonidienführenden Sphärosiren, die vegetativen Colonieen mit Spermatozoenbündeln im Frühjahr etc., nicht leicht übersehen oder überhaupt gefunden werden, und sie allein ermöglichen es, eine zufällig gefundene Uebergangsperiode zweier sich gewöhnlich ausschliessender Combinationen und diesen Ausschluss selbst wie so vieles andere sicher zu erkennen, mit einem Wort, man sieht rasch, was an einem Fundort vorhanden ist und was nicht, namentlich auch da, wo nur wenig *Volvox* überhaupt vorkommt. Wenn man einmal die Ueberzeugung gewonnen hat, dass es mit dem sogen. Generationswechsel hier nichts ist, sondern dass die äusseren Factoren eine höchst wichtige, die Form, in welcher *Volvox* auftritt, bedingende Rolle spielen, dann ist es natürlich nicht bloss von Interesse, reiche Fundorte abzusuchen, sondern auch solche, an denen er sich spärlich und sehr spärlich findet. Hier ist vielfach sogar das Netz das einzige Mittel, das Vorhandensein von *Volvox* überhaupt zu constatiren, während er für oberflächliche Untersuchung völlig zu fehlen scheint. Zu Hause wurde mit einer Pipette eine gehörige Portion von der Lichtseite des Glases ausgehoben und auf den Objectträger gebracht, dort alles überschüssige Wasser abgezogen, bis die Kugeln sämtlich an einander stiessen und dann bei schwacher Vergrösserung viele Hunderte auf einmal durchmustert. Nur so kann man über Mengen-

---

<sup>1)</sup> L. KLEIN, Ein neues Excursionsmikroskop, Z. f. w. Mikr. 1888, p. 196.

verhältnisse u. dergl. ein sicheres Urtheil abgeben und zwar in kürzester Zeit.

Ich habe dieses Capitel überhaupt nur berührt, weil die da und dort gelegentlich einmal angeführten grossen Zahlen sich vielleicht etwas sonderbar und für eine „algologische“ Arbeit ungewohnt ausnehmen; das sonst übliche Verfahren der Untersuchung genügt vollkommen, solange man sich in dem althergebrachten Rahmen derartiger Arbeiten bewegt, es wird aber unter Umständen völlig unzureichend, wenn man neue Wege einschlägt.

---

## 18. Abschnitt.

### Ueber die Natur der Fundorte und ihre Veränderungen im Laufe der Vegetationsperiode.

Ein Abschnitt über die Fundorte ist aus ähnlichen Zweckmässigkeitsgründen, wie der vorstehende, hier eingeschaltet worden. Die Abhängigkeit von der Natur des Fundortes dürfte im Allgemeinen viel grösser sein, als man gewöhnlich anzunehmen geneigt ist, weil die verschiedenen, aus dicht neben einander liegenden Wasserlöchern gesammelten Formen zunächst nichts weniger wie eine derartige Abhängigkeit vermuthen lassen. Eine kurze Schilderung der Fundorte muss darum der Frage nach der Abhängigkeit von äusseren Verhältnissen nothwendig vorausgehen, und einige *Biologica* über das Verhalten von *Volvox* an seinen Lieblingsorten dürften hier gleichfalls ihre naturgemässe Stelle finden.

Die vielerwähnten Hanflöcher oder „Hanfreezen“ sind grosse, künstlich angelegte Gruben von 1—1½ m Tiefe und mindestens 4—5 m im Geviert. Sie liegen stets in grösserer Anzahl (15—30) beisammen in der Nähe eines Baches oder Grabens, des sogen. Hanfreezenbaches, der bei dem grossen Wasserreichthum der Rheinebene in der Nähe des Mooswaldes nie versiegt. Im Frühjahr (März) wird der Bach längere oder kürzere Zeit durch die meisten geleitet, und dann bleiben sie, nachdem der Zufluss wieder abgestellt ist, bis zur beginnenden Ernte des Hanfes (Mitte August) sich selbst überlassen. In Folge ihres langjährigen Bestehens tragen sie bis zu dieser Zeit durchaus den Charakter eines natürlichen Sumpfes mit ungemein reicher Fauna und Flora. In den Monaten,

in welchen *Volvox* an Menge fast stets sehr zurückzugehen pflegt, von Mitte Juni an und besonders im Juli, erhalten sie durch die üppig entwickelte Phanerogamenvegetation in Verbindung mit starker Abnahme des Wassers einen gegen das Frühjahr wesentlich geänderten Charakter, Lemna, Utricularia, Hydrodictyon treten in einzelnen massenhaft auf, Euglenen, besonders *Euglena sanguinea*, Desmidiaceen, Palmellaceen und Confervoideen vermehren sich überall sehr stark. Mitte August, ehe der Hanf zum Rosten eingelegt wird, werden die grossen Phanerogamen (*Rumex*, *Sparganium*, *Alisma*, *Iris* etc.) abgeschnitten und die Löcher durch Einleiten des Baches bis zum Rand gefüllt. Während der ganzen Zeit der Reezung, Mitte oder Ende August bis Anfang October, bleiben die benützten Gruben in diesem Zustand, und stets ist für mässigen Zu- und Abfluss des Wassers Sorge getragen, der gewöhnlich noch eine Zeit lang fort dauert, wenn der letzte Hanf herausgenommen ist. Es ist einleuchtend, dass das Wasser der benützten Gruben in dieser Zeit eine tiefgreifende Veränderung, wenn man will, Verjüngung gegenüber den nichtbenützten erlitt und somit auch die ganzen Vegetationsbedingungen, soweit sie in der Natur des Wohnorts bestehen, hier von Grund aus verändert werden.

So lange die Gruben mit Hanf belegt waren, fand sich *Volvox* nur in ganz vereinzelt Exemplaren; erst nach der Entfernung des Hanfes trat er in den oben geschilderten Mengen auf. Wie lange Zeit bei den einzelnen Gruben seitdem verflossen, wie lange nach der Herausnahme des Hanfes noch reines Wasser hindurchgeleitet wurde, kann ich leider fast nirgends angeben, weil ich den Monat September von Freiburg abwesend war. Die Thierwelt erwies sich als ziemlich decimirt, Lemna, Utricularia, Hydrodictyon, die grossen Mengen anderer Algen waren im Spätherbst ausnahmslos in den volvoxreichen Löchern nahezu oder ganz verschwunden.

Der Breisacher Sumpf und der Sumpf am Bahndamm bei Hugstetten waren dagegen natürlich Sümpfe, die nicht durch das Eingreifen des Menschen gewaltsam und plötzlich geändert wurden und nur die an jedem derartigen Orte mit dem Wechsel von Witterung und Jahreszeit verbundenen Aenderungen zeigten, das Gleiche gilt für die Fundorte von Bremen.

In den meisten der volvoxreichen Tümpel war entweder *Glyceria fluitans* oder *Hypnum fluitans* var. *submersum* (vielleicht auch eine andere gemeine Hypnumart) oder beide zusammen reichlich vorhanden, sie bildeten stets die bevorzugten Ansamm-

lungsstellen; in Buchheim habe ich auch in einem mit einer dichten Lemnadecke <sup>1)</sup> überzogenen Hanfloche *Volvox aureus* Ende Mai ziemlich reichlich und fructificirend gefunden, doch verschwand er hier sehr bald.

Bewegtes Wasser sagt beiden Arten durchaus nicht zu. Dies stellte sich wiederholt heraus, wenn ich in meinem Laboratorium grössere Mengen in einem ca. 8 Liter haltenden Glasgefässe längere Zeit dadurch am Leben erhalten wollte, dass ich zur Verhinderung der sonst rasch eintretenden Fäulniss des Sumpfwassers mittelst eines mit der Wasserleitung verbundenen Durchlüftungsapparates einen schwachen Luftstrom durch das Sumpfwasser gehen liess. *Volvox* sank nach kurzer Zeit zu Boden und ging nach 8 Tagen etwa zu Grunde. Im vorigen Jahre, wo ich mich des Netzes noch nicht bediente, hielt ich *Volvox* nach längerem Regen für verschwunden. Dies ist nicht der Fall; in Wirklichkeit zieht er sich nur in Folge dieser starken Abneigung gegen bewegtes Wasser nach den tieferen Stellen des Sumpfes zurück, um beim Eintritt sonnigen Wetters alsbald wieder hervorzukommen.

Sehen wir uns nach etwaigen Beziehungen der gefundenen Combinationen zu der Natur der Fundorte um, so lässt sich in grossen Zügen etwa Folgendes feststellen: Im Frühjahr, solange die Phanerogamenvegetation noch klein war, die oben erwähnten Algen noch nicht in Massen auftraten, fand sich reichliche Endosphärosirenfructification, die in nicht benutzten Hanflöchern bis zum November fort dauern konnte, wenn sie auch gewöhnlich im Juli schon nahezu aufhörte. Wo die Hanflöcher benützt und im August gefüllt wurden, fand ich im Herbst vornehmlich die grossen Sphärosiren in dem reichlich vorhandenen Wasser. Wo die Hanflöcher zwar gefüllt, aber nicht benützt waren, oder wo die Phanerogamenvegetation überhaupt nicht abgeschnitten wurde und wo nur wenig Wasser durchgeleitet war, trat *Volvox* gelegentlich wohl in grossen Mengen, aber nur ungeschlechtlich auf, der Wasserstand war meist ein niedriger, und das Wasser enthielt von den zersetzten Resten der abgeschnittenen oder abgestorbenen Sumpfpflanzen reichliche Mengen organischer Substanzen in Lösung. In einzelnen Hanflöchern, die Anfang October reichlich sexuelle Colonieen enthielten, fand nach Verstopfung des Zuflusses erhebliche Abnahme der Sexualthätigkeit statt, wenn dieselben wenig Wasser enthielten, sonst war eine solche

---

<sup>1)</sup> Studien I. p. 136.



nicht zu constatiren. Wo ein schwacher Zufluss von Wasser noch im November vorhanden war, waren auch sexuelle Colonieen. Der Hugstetter Sumpf, in welchem im November nur Sphärosiren erschienen, enthielt zwar viel organischen Detritus, aber auch viel klares Wasser. Die Fructificationsverhältnisse im Spätherbst 1889 waren annähernd die gleichen, wie im Frühjahr 1888; leider bin ich jetzt nicht mehr im Stande, die Wasserverhältnisse der Hanflöcher zu jener Zeit mit denen im Frühjahr und Spätherbst 1889 zu vergleichen, weil ich früher nicht auf solche Dinge achtete.

---

### 19. Abschnitt.

#### Ueber die Abhängigkeit der Zusammensetzung und der Sexualthätigkeit der Volvoxcolonieen von äusseren Verhältnissen (Experimente).

Wir haben bis jetzt gesehen, dass *Volvox aureus* nicht nur in der Zusammensetzung ganz ungemein variirt, sondern dass auch in dem zeitlichen und quantitativen Auftreten dieser Combinationen und in dem Wechsel von geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Fortpflanzung bei beiden Arten eine ganz ausserordentliche Freiheit herrscht, so dass man keine Zeit, zu welcher *Volvox* überhaupt vorkommt, angeben kann, zu welcher irgend eine Combination nicht gefunden werden könnte; eine Abhängigkeit der Form von der Jahreszeit existirt also nicht und damit fällt auch eine eventuelle Abhängigkeit von der Temperatur und ihren Schwankungen, weil reichliche Fructification in jeder Form, zu jeder Zeit beobachtet wurde, also unter Wärmeverhältnissen, die so weit differiren, als dies bei uns für eine Wasserpflanze überhaupt der Fall sein kann; dazu kommt noch, dass die hierfür ganz besonders wichtigen beobachteten *Maxima* der Production sexueller Colonieen in die verschiedensten Zeiten des Jahres fallen und in Zeiten, in welchen die grössten Temperaturschwankungen vorkommen, wie in solche (December 1888 unter dem Eis), wo von solchen gar nicht die Rede sein kann.

Nun gibt es aber noch eine ganze Reihe von Factoren, die theoretisch wenigstens als bestimmende denkbar sind: die Zahl der vorausgegangenen ungeschlechtlichen Colonieen und innere Ur-

sachen überhaupt und äussere Ursachen, wie Beleuchtungsverhältnisse, in specie Tageslänge, beginnende Austrocknung und schliesslich Ernährungsverhältnisse im weitesten Sinne.

Es dürfte sehr schwer halten, „innere Ursachen“ für ein Verhalten von scheinbar vollendeter Willkür geltend zu machen, denn gerade bei derartigen Erscheinungen, die wir nur durch innere Ursachen zu erklären im Stande sind, pflegen wir einen hohen Grad von Gesetzmässigkeit nicht zu vermissen. Ganz abgesehen davon, dass die Annahme innerer Ursachen mit dem einstweiligen Verzicht auf die Möglichkeit einer Erklärung gleichbedeutend ist, zeigt das zur gleichen Zeit verschiedene Verhalten der gleichen Species an verschiedenen Orten, namentlich das Sterilbleiben an einen und Fructificiren am anderen, zeigt die ungleiche zeitliche Aufeinanderfolge verschieden geformter Generationen, dass von inneren Ursachen nicht wohl die Rede sein kann. Kommen die inneren Ursachen, Jahreszeit und Temperatur vollständig in Wegfall, dann kann auch die Zahl der vorausgegangenen ungeschlechtlichen Generationen hinsichtlich des Erscheinens sexueller Colonieen an Orten, die sämtlich schon im Frühjahr *Volvox* und das ganze Jahr Wasser enthalten, keine Rolle mehr spielen; dafür glaube ich, ganz abgesehen von den zahlreichen Funden sexueller Colonieen im Frühjahr (Mitte April, Mai), zu Zeiten, wo nur verhältnissmässig wenige vorausgegangen sein können, keinen schlagenderen Beweis beibringen zu können, als die Funde massenhafter ungeschlechtlicher und ungeschlechtlich gebliebener Colonieen von Hugstetten im October und November, also zu einer Zeit, wo die grösstmögliche Anzahl ungeschlechtlicher Generationen vorausgegangen war, wo (Ende November) seit 6 Wochen Wasserstand und Temperatur sehr niedrig waren, wo es höchste Zeit war, dass die Pflanzen, wenn sie überhaupt einen inneren Trieb dazu hatten, ihren Pflichten für die Erhaltung der Art nachkämen, wie das z. B. bei *Volvox aureus* in Hochdorf und Buchheim und bei *V. globator* in Breisach und Baden-Baden der Fall war. Der Einwand, den man noch möglicherweise erheben könnte, die Colonieen seien schwächlich oder sonst kümmerlich gewesen, ist gleichfalls hinfällig, denn trotz der ungeheuren Mengen, die im Frühjahr und Sommer in der Regel von einer Verminderung der Grösse begleitet waren, habe ich nie so gleichmässig grosse, schöne und gesunde und parasitenfreie Colonieen von *Volvox globator* gesehen, wie hier.

Wo wir das Eintreten der sexuellen Fortpflanzung auf „innere

Ursachen“ zurückzuführen gezwungen sind, bei den höheren Gewächsen, da finden wir bei den aus der Winterruhe zu neuem Leben erwachten Pflanzen die Zeit der Sexualthätigkeit fixirt und bei den direct aus Samen hervorgegangenen Pflanzen wenigstens stets an eine bestimmte Entwicklungshöhe gebunden. Darum können wir hier von einer Blüthezeit reden, deren Eintritt im natürlichen Laufe der Dinge sich nicht beliebig verzögert oder verkürzt, wie die phänologischen Beobachtungen zeigen und nur durch Aenderung der Lebensbedingungen von Grund aus beim sogen. Treiben künstlich beschleunigt werden kann. Bei *Volvox* und sicherlich auch bei vielen anderen Algen können wir von einer Zeit der Sexualthätigkeit im Sinne einer Blüthezeit bei höheren Pflanzen nicht mehr reden, weil fast alle Factoren, durch welche eine solche Blüthezeit fixirt ist, sich hier wirkungslos zeigen und die Sexualthätigkeit, mit Ausnahme vielleicht der ersten Wochen nach der Keimung der Oosporen, stets stattfinden kann, falls die äusseren Verhältnisse ihr günstig sind.

Ich glaube nun, auf ein umfassendes Beobachtungsmaterial gestützt, mit einem hohen Grad von Wahrscheinlichkeit die Behauptung aufstellen zu können, dass die ganze chaotische Mannigfaltigkeit in der Zusammensetzung von *Volvox aureus* der Hauptsache nach, der Eintritt oder das Ausbleiben der sexuellen Fortpflanzung bei beiden Arten ausschliesslich durch äussere Ursachen bedingt ist. Dort, wo wir eine fixirte Blüthezeit finden, müssen im Verlaufe der Phylogenese ebenfalls äussere Ursachen als bestimmende gewirkt haben; hier handelt es sich aber um die höchst wichtige Frage, ob die sexuelle Differenzirung im Laufe der Ontogenese durch äussere Kräfte überhaupt noch beeinflusst werden kann, und ob äussere Kräfte in der That im Stande sind, ganz nach Belieben sexuelle oder asexuelle Fortpflanzung eintreten und mit einander abwechseln zu lassen. Wenn eine directe Einwirkung äusserer Factoren auf den Verlauf der Ontogenese bei den jetzt vorhandenen Lebewesen überhaupt noch möglich ist — und dass sie es ist, zeigt aufs einleuchtendste *Botrydium granulatum* —, dann dürften wir kaum günstigere und wichtigere Objecte finden, als die den ehemaligen Urpflanzen am nächsten stehenden Flagellaten. Ich habe darum auch die Frage, ob *Volvox* morphologisch als Colonie oder Einzelwesen aufzufassen sei, wieder aufgenommen und meine Ansicht, wie ich glaube, tiefer begründet, nicht einem blossen Wortstreite zu liebe, sondern namentlich in Rücksicht auf die Abhängig-

keit der einzelnen Combinationen von äusseren Verhältnissen. Ist *Volvox* wirklich eine Colonie von Individuen, die morphologisch einem Hämatococcus und dergl. äquivalent sind, dann dürfte hier, wo die Flagellatenform, die sich bei vielzelligen Individuen sonst nur auf den Anfangspunkt der individuellen Entwicklung beschränkt, am treuesten und zeitlebens beibehalten wird, dann dürfte hier mit der Form der Flagellaten auch die Eigenthümlichkeit derselben, diese Form durch äussere Einflüsse direct beeinflussen zu lassen, am ehesten erhalten sein, denn für die mehrzelligen höheren Individuen, bei welchen die Sexualzellen nicht mehr den morphologischen Charakter von Individuen, sondern den von Gliedern eines morphologischen Individuums tragen, existirt eine derartige Wahrscheinlichkeit nicht mehr in dem gleichen Masse und nicht mehr mit der Aussicht auf die gleiche Stärke der Reizwirkung. Durch die weitgehende, wenn auch spät auftretende Arbeitstheilung und die grosse morphologische Differenz zwischen Spermatozoid und Eizelle, die hier so scharf ist wie nur irgendwo, stellt *Volvox* auf der einen Seite den sexuell höchst entwickelten vielzelligen Chlorophyceen durchaus nahe, während er sich durch den Bau seiner sämtlichen Zellen noch als echte Urpflanze documentirt, soweit von einer solchen heutigen Tages überhaupt die Rede sein kann. Weil die Arbeitstheilung erst nach Beendigung sämtlicher Zelltheilungen eintritt, können die formbestimmenden äusseren Factoren möglichst lange wirken.

Auf die Frage nach der Natur dieser äusseren Factoren geben uns Beobachtungen im Freien die beste und unzweideutigste Antwort, viel besser, als es Laboratoriumsexperimente im kleinen Massstabe zu thun vermögen. Das Vorkommen in den Hanflöchern wird gerade durch die auf den ersten Blick verwirrende Fülle der Erscheinungen zum Experimente von grossartigem Massstabe, und eben diese Fülle der Erscheinungen ist es, in welcher die Stärke seiner Beweiskraft liegt. Ausser den Ernährungsverhältnissen sind alle anderen, wie Licht und Wärme etc., als direct bedingende schlechtweg ausgeschlossen durch zahlreiche, einer solchen Einwirkung widersprechende Beobachtungen. Die Ernährungsverhältnisse sind leider die complicirtesten von allen äusseren Bedingungen, da sie eine Function darstellen, die von einer ganzen Reihe veränderlicher Factoren abhängt.

Auf die Frage, welches denn nun die eigentlich bedingenden Factoren sind, und namentlich auf die noch wichtigere,

welcher Effect den einzelnen Factoren zukommt, kann ich einstweilen nur eine ganz allgemein und vorsichtig gehaltene Antwort geben, die dahin lautet, dass weniger die chemische Zusammensetzung und die grössere oder geringere Menge gelöster Substanzen formbestimmend wirken dürften, sondern in erster Linie die allmählig eintretenden Aenderungen in der Zusammensetzung und namentlich in der Concentration des Nährmediums; mit derartigen Aenderungen waren stets Formveränderungen verbunden. Ich weiss sehr wohl, auf wie schwachen Füßen somit die Antwort noch steht, doch dürfte immerhin der allgemeine Nachweis von erheblichem Interesse sein, dass es nur äussere Factoren sind, welche hier auf die Form der sexuellen Fortpflanzung und ihr Eintreten überhaupt bestimmend einwirken. Die Rolle, welche die einzelnen Factoren, soweit sie hier in Frage kommen, spielen, kann nur durch umfassende und planmässig angeordnete Versuche klar gelegt werden, weil dafür auch noch so ausgedehnte Beobachtungen im Freien nicht ausreichen; wir können dort die zahlreichen in einander eingreifenden Factoren nicht genügend controlliren und in ihrem Effecte auseinanderhalten. Doch sind darum ausgedehnte Beobachtungen im Freien durchaus nicht nutzlos; sie deuten zunächst die für das Experiment einzuschlagenden Wege an und dienen dann zu seiner Controlle.

Die am Ende des 19. Abschnitts hervorgehobenen Beziehungen von Form und Fundort geben in grossen Zügen, was sich einstweilen feststellen lässt.

Nachdem wir die Ernährungsverhältnisse lediglich durch Abschluss aller anderen Momente als formbestimmende Factoren kennen gelernt haben, muss die nächste Aufgabe sein, eine Reihe von Fällen anzuführen, welche für diese Theorie sprechen, die der Hauptsache nach noch den Charakter der Hypothese trägt, und namentlich müssen wir sehen, wie sich scheinbar widersprechende Thatsachen zu ihr stellen. Für directe Beeinflussung scheinen mir alle die Fälle zu sprechen, in welchen *Volvox* an einen Orte trotz reichlichen Gedeihens steril blieb, während er gleichzeitig an anderen Orten fructificirte, ganz besonders die Fälle vom October und November.

Nur das Fehlen irgend eines bedingenden Factors lässt uns das Ausbleiben der weiblichen Colonieen im November verstehen, wo Sphärosiren als einzige Sexualcolonieen von *Volvox aureus* in dem Hugstetter Sumpfe auftraten, und das Gleiche gilt für das

vollständige Fehlen der Spermatozoidenbündel in den weiblichen Colonieen von *V. globator* im Herbste 1888. Beide Male handelte es sich um durchaus wohlentwickelte, in sehr grosser Menge auftretende Colonieen; pathologischer Natur kann darum die Erscheinung nicht sein, die nur durch obige Theorie erklärt werden kann und ohne sie ganz widersinnig und unbegreiflich erscheint. Zugleich deuten diese beiden Funde darauf hin, dass für die Umbildung, bezw. Weiterentwicklung des jungen *Volvox*individuum zum Spermatozoidenbündel und zum Ei verschiedene Ernährungsverhältnisse, die sich in der Regel beisammen finden, als Reize wirken. Da das Grössenverhältniss dieser Reize natürlich nicht immer das gleiche ist, so erklären sich dann die so starken Schwankungen in den relativen Mengen der Sphärosiren gegenüber den Eizellen ganz einfach. Endlich ist auch das Ausbleiben von *Volvox* an Orten, wo im Vorjahre grosse Mengen von Oosporen gebildet wurden, und die Unmöglichkeit, vegetative Colonieen hier anzusiedeln und zur Vermehrung zu bringen, zum Theil wenigstens höchst wahrscheinlich auf solche Ursachen zurückzuführen.

In welchem Grade die Zusammensetzung der Colonieen und die Qualität der Reproductionszellen durch die Ernährungsverhältnisse beeinflusst wird, namentlich die Frage, ob direct eine junge Colonie je nach den Verhältnissen, unter welchen sie erwächst, ein verschiedener Charakter aufgeprägt werden kann oder nicht, oder ob ein solcher Einfluss erst nach mehreren, nicht wahrnehmbar beeinflussten vorausgegangenen Generationen sichtbar in Erscheinung tritt, wie viel auf Rechnung der individuellen Disposition, der ungleichen Empfänglichkeit für den Reiz zu setzen ist, denn der Reiz kann nicht überall in gleicher Weise, vielleicht auch nicht überall in gleicher Stärke wirken, sonst könnten nicht fast immer noch ungeschlechtlich gebliebene Colonieen neben sexuellen vorkommen, ob schon die erste aus der keimenden Oospore hervorgehende Colonie unter Umständen Sexualcharakter annehmen kann, oder ob mindestens einige Generationen ungeschlechtlich bleiben müssen, das alles sind Dinge, die sich nur durch directe Experimente entscheiden lassen, so dass es keinen Zweck haben kann, vorzeitig darüber zu speculiren.

Gegen eine Beeinflussung durch Ernährungsverhältnisse scheinen einmal die ganz verschiedenen Funde zu sprechen, welche man jederzeit zu den verschiedenen bei einander liegenden und darum für vergleichende Beobachtungen so geeigneten Hanf-

löchern machen kann. Die Gleichheit der Ernährungsverhältnisse, die auf den ersten Blick beinahe selbstverständlich erscheint, ist hier sicher eine illusorische, die Verschiedenheit in Bezug auf die Thierwelt und ihre Stoffwechselproducte, auf die ganze übrige Sumpflora und ihre Aenderungen, auf das langsamere oder raschere Sinken des Wasserspiegels etc. ist viel grösser, als man glaubt, und völlig hinreichend, solche Differenzen aufkommen zu lassen.

Schwieriger ist das gemeinsame Vorkommen verschiedener denselben Zwecken dienenden Combinationen im gleichen Tümpel zu erklären, denn wenn auch die eine gewöhnlich nur eine verschwindende Minorität (vereinzelte Exemplare) bildet, wenn auch ein solch gemeinsames Vorkommen grösserer Mengen nur kurze Zeit dauert, so müssen doch zur nämlichen Zeit zweierlei Ernährungsverhältnisse, die sich auszuschliessen scheinen, gleichzeitig in der That vorhanden gewesen sein. Dass dem so sein kann, namentlich wo es sich um geringe Mengen der einen Combination handelt, dagegen spricht bei einem unbewegten Wasser mit reicher Vegetation, von der immer Theile auf dem Grunde verwesen, durchaus nichts, und einmal gelang es mir sogar, einen besonders eclatanten Fall dieser Art zu constatiren, als im August in einem Hochdorfer Tümpel Sphärosiren und Endosphärosiren gleichzeitig gefangen wurden: am einen Rande des Wasserlochs zwischen Glyceriabüschchen fand ich die ziemlich beschränkte Ansammlungsstelle von Endosphärosiren; das Wasser war hier klar, aber reich an gelösten organischen Stoffen und wurde bereits nach zweitägigem Stehen übelriechend; am anderen seichten Rande fanden sich zwischen Hypnum zahlreiche grosse Sphärosiren in bräunlichem Wasser (wie Moorwasser), welches selbst nach 14tägigem Stehen so frisch geblieben war, dass die Volvoxkugeln die ganze Zeit über am Leben blieben. Damit ist natürlich nicht bewiesen, dass die beiden männlichen Combinationen auch da entstanden waren, wo sie sich fanden, aber immerhin ist wenigstens eine auffällige Verschiedenheit der Ernährungsverhältnisse an zwei verschiedenen Stellen des gleichen Tümpels constatirt. Möglicherweise ist sogar das gemeinsame Vorkommen von ungeschlechtlichen, weiblichen und männlichen Colonieen am gleichen Orte durch ähnliche kleine locale Differenzen zu erklären.

Ein schwieriger Punkt ist endlich noch das gegen das Vorjahr so abweichende Verhalten der sexuellen Colonieen in diesem Frühjahr: voriges Jahr durchweg typische grosse Sphärosiren, dieses

Jahr fast ebenso ausschliesslich Endosphärosiren etc., und zwar nicht nur in beinahe sämtlichen Hanflöchern von fünf verschiedenen Orten, sondern auch in dem natürlichen Sumpfe bei Alt-Breisach; eine plausible Erklärung finde ich bei der Allgemeinheit der Erscheinung einstweilen nicht.

Der schwierigste Punkt schliesslich, das gemeinsame Vorkommen von Tochterkugeln mit Eiern oder Spermatozoidenbündeln in der gleichen Colonie, das eine directe Widerlegung in so schlagender Weise wie nur möglich zu enthalten scheint, ist bei genauem Zusehen auch nicht so schlimm, wie es aussieht. Führt man einmal das gleichzeitige Vorkommen von sexuellen und asexuellen Colonieen in dem nämlichen Tümpel auf verschiedene Reizbarkeit oder auf verschiedene neben einander in dem gleichen Tümpel wirkende Factoren zurück, dann ist es doch gewiss sehr nahe liegend, dass auch ab und zu einmal die jugendlichen Reproductionszellen der gleichen Colonieen verschieden reizbar sind oder dass eine jugendliche Colonie hin und wieder an einer Stelle erwächst, wo beide Reize mit annähernd gleicher Kraft wirken, oder dass endlich eine und dieselbe bewegliche jugendliche Colonie innerhalb kurzer Zeit von zwei verschiedenen Reizen getroffen und von beiden beeinflusst wird.

Von Mitte October dieses Jahres leitete ich eine Reihe von Vorversuchen behufs Ermittlung der bestimmenden Factoren ein, sämtlich ohne Erfolg. Theils wurden grosse Mengen in die Bassins des alten und neuen zoologischen Institutes und in einige Gartengrotten gesetzt, um eventuell Aenderungen der Form bei den geänderten Ernährungsbedingungen zu erzielen, theils wurden mit altem, noch vom Sommer her vorhandenem Sumpfwasser im Laboratorium Versuche im Kleinen begonnen. In den grossen Bassins verschwand *Volvox* bald völlig, nur in einzelnen, durch feinmaschige Gaze abgesperrten Isolirungsgefässen liess er sich bis zum Eintritt des Frostes theilweise lebendig erhalten, aber über ein solches Am-Leben-erhalten ging der bescheidene Erfolg der sämtlichen Culturen günstigen Falles auch nicht hinaus, nirgends blieb die Gesamtmenge auf der anfänglichen Höhe, geschweige denn, dass eine nennenswerthe Vermehrung stattgefunden hätte, die beim Gelingen derartiger Culturen, wo alle direct schädigenden grösseren Thiere ferngehalten sind, eigentlich erwartet werden muss. Wo Ende November überhaupt noch Sexualcolonieen gefunden wurden, waren es die gleichen grossen Sphärosiraformen und rein weiblichen Colo-



nien, wie beim Beginn der Versuche. Beweisen nun auch derartige orientierende Versuche nichts für die Abhängigkeit von Ernährungsverhältnissen, so beweisen sie auch bei ihrem kläglichen Verlauf nichts dagegen, sie zeigen nur, dass die eingeschlagenen Wege nicht die geeigneten waren; darf überhaupt ein Schluss daraus gezogen werden, so ist es die Vermuthung, dass unvermittelte plötzliche Aenderung der Ernährungsverhältnisse einen höchst ungünstigen Einfluss auf *Volvox* ausübt. Ist dies wirklich der Fall, dann erscheint das fast ausnahmslose Misslingen von Ansiedelungsversuchen mit vegetativen Colonieen sehr begreiflich.

---

## 20. Abschnitt.

### Nächste Aufgaben und ihre Bedeutung.

Ueberblickt man die grosse Mannigfaltigkeit der thatsächlich beobachteten Combinationen mit ihren vielfachen Uebergängen und zahlreichen Abänderungen innerhalb jeder einzelnen Combination, so drängt sich einem unwillkürlich der Gedanke auf, als ob hier jede junge Einzelzelle die Fähigkeit hätte, unter geeigneten Verhältnissen, deren Wirkungsweise sich allerdings leider noch gänzlich unserer Kenntniss entzieht, zu allem zu werden, was hier überhaupt möglich ist: ein Pleomorphismus, so weitgehend wie möglich, innerhalb eines verhältnissmässig engen und gleichmässigen Rahmens, denn der Charakter der Volvoxxugel bleibt stets völlig gewahrt im Gegensatz zu dem Pleomorphismus von Botrydium, das bisher das schönste Beispiel eines weitgehenden Pleomorphismus bot. Dort aber fallen die verschiedenen Formen durch ihre ganz verschiedenen Gestalten und Grössenverhältnisse auf, und bei allem Reichthum an Fortpflanzungsformen hat Botrydium in der Verschmelzung gleichgestalteter Gameten doch nur eine Sexualität auf unterster Stufe. Gemeinsam aber ist beiden, dass auch bei *Volvox* die zahlreichen Formen lediglich individuelle Anpassungsformen sein dürften, wie sie es bei Botrydium thatsächlich sind, und eine höchst dankbare Aufgabe dürfte es sein, auch das Problem bei *Volvox* zu lösen und das Chaos der Geschlechtervertheilung experimentell zu ordnen, eine Aufgabe, die ungleich wichtigere Resultate liefern dürfte, weil hier

der Punkt gefunden ist, wo der Hebel des Experimentes mit Aussicht auf Erfolg angesetzt werden kann, weil das beobachtete Verhalten dieses hoch interessanten Organismus im Freien uns die grösste Wahrscheinlichkeit bietet, dass er als der erste berufen sein wird, uns einen tieferen Blick in die Bedingungen der sexuellen Differenzirung thun zu lassen, als es bisher möglich war. Gelingen solche Experimente, so sind sie doppelt werthvoll, weil wir einen Organismus vor uns haben, den wir noch als Urpflanze, noch als Protozoon auffassen können, und dem auch der einseitigste Botaniker mindestens einige wesentlich thierische Eigenschaften zuerkennen muss, der aber auf der anderen Seite bereits eine voll entwickelte sexuelle Differenzirung aufweist, wie wir sie sonst nur bei systematisch sehr viel höher stehenden Gewächsen wieder finden.

Diese Erwartungen mögen wohl etwas sanguinisch aussehen, aber wir dürfen nie vergessen, dass das Fundament, auf dem unsere theoretischen Ansichten, die sogen. Schulmeinungen, ruhen, von den directen Beobachtungen gebildet wird. Solange keine Thatsache widersprach, hatten wir auch keinen Grund, an der gegenwärtigen Fixirung sexueller Differenz, an ihrem Auftreten aus inneren Ursachen, zu zweifeln. Verhältnisse wie bei *Ulothrix* und *Ectocarpus* geben zwar zu denken, haben aber doch nur ein untergeordnetes Interesse, weil wir dort eine gleichsam noch im *Status nascens* befindliche, eine Sexualität auf der untersten Stufe der Entwicklung finden.

Unter dem Gesichtspunkte einer von äusseren Factoren abhängigen und direct durch dieselben beeinflussten Geschlechtervertheilung, bezw. Production von sexuellen Individuen überhaupt gewinnt man erst ein wirkliches Verständniss für die zeitweilige völlige Unterdrückung des einen Geschlechtes, während das andere in grossen Mengen erscheint (*V. globator*, Herbst 1888, *V. aureus* Herbst 1889). Hierher gehört auch HENNEGUI's Beobachtung vom Auftreten der Sphärosiren im Frühjahr vor dem Erscheinen der weiblichen Colonien, woran zu zweifeln ich jetzt keinen Grund mehr habe. Dieses so eigenthümliche, ich möchte beinahe sagen, unnatürliche und darum aus „inneren“ Ursachen schlechterdings nicht erklärbare Verhalten, das mehr sonderbar als interessant, und für den ehemaligen Rahmen meiner Untersuchung eher unbequem als wichtig erschien, wird so mit einem Schlage zu einem Befund von grösster Bedeutung, der uns mit zwingender Nothwendigkeit auf die Bedeutung der äusseren Factoren hinweist.

Es dürfte überhaupt noch sehr die Frage sein, ob die „inneren Ursachen“ bei den Chlorophyceen wirklich in dem Masse für die Fortpflanzungsweise bestimmend sind, wie wir dasselbe herkömmlicher Weise und hauptsächlich auf die Analogie mit den höheren Gewächsen und nicht auf directe vergleichende Beobachtung gestützt, derzeit annehmen<sup>1)</sup>. Bei den höheren Gewächsen sind ja

---

<sup>1)</sup> Die vorläufige Mittheilung von G. KLEBS, Zur Physiologie der Fortpflanzung (Biologisches Centralblatt vom 15. December 1889), kam mir erst während des Druckes vorliegender Abhandlung zu Gesicht und konnte darum im Texte leider nicht mehr berücksichtigt werden; ich möchte es aber nicht unterlassen, wenigstens in Form einer kurzen Anmerkung darauf hinzuweisen, dass KLEBS auf ganz anderem Wege (auf Grund umfassender Experimente) und an einer anderen Alge (Hydrodictyon) der Hauptsache nach zu genau den gleichen Resultaten gelangt ist, wie ich sie in meiner Arbeit niederlege. Ist auch bei Hydrodictyon eine Differenz männlicher und weiblicher Sexualzellen noch nicht vorhanden, so haben wir doch in der Copulation der Mikrozoosporen einen zweifellosen Sexualact, der sich scharf von der ungeschlechtlichen Fortpflanzung durch Makrozoosporen, die sofort in der Mutterzelle wieder zu einem neuen Netze zusammentreten, unterscheidet. Ein Generationswechsel, wie bisher angenommen, existirt nicht und man hat es nahezu vollkommen in der Hand, erwachsene Netze experimentell zur geschlechtlichen oder ungeschlechtlichen Fortpflanzung zu veranlassen.

Die Resultate unserer Untersuchungen arbeiten sich gegenseitig aufs schönste in die Hand. Auf der einen Seite ein höchst gleichmässig gebauter und verhältnissmässig einfacher Organismus, der sich vorzüglich zur experimentellen Untersuchung eignet, während die Beobachtungen im Freien für sich allein nur sehr spärliche Anhaltspunkte bieten, auf der anderen Seite ein in der Zusammensetzung höchst variabler Organismus, der bereits ausgeprägte sexuelle Differenzirung besitzt, der sich — einstweilen — gegen experimentelle Behandlung noch ziemlich resistent erweist, aber durch die grosse Menge seiner verschiedenen Combinationen ein Object von vorzüglicher Klarheit darstellt, das wie kaum ein anderes geeignet ist, die Frage nach der „Physiologie der Fortpflanzung“ durch Beobachtungen im Freien wenigstens in den Grundzügen mit Sicherheit zu beantworten.

Die schönen Ergebnisse der KLEBS'schen Experimente sind aber auch für die vorliegende Untersuchung vom allergrössten Werthe, denn sie beweisen für ihren concreten Fall direct und unzweideutig die Abhängigkeit der Fortpflanzungsweise von den äusseren Verhältnissen, während ich mich einstweilen mit einem indirecten Wahrscheinlichkeitsbeweise begnügen musste, denn als schwerwiegendes Bedenken vor dem Erscheinen der KLEBS'schen Mittheilung stets der Einwand entgegengehalten werden konnte: die von DE-SISS in so weitem Umfange postulierte Abhängigkeit der sexuellen Differenz, wie der geschlechtlichen und ungeschlechtlichen Fortpflanzung, von äusseren Factoren ist in keinem einzigen Falle bisher direct bewiesen und direct wahrgenommen

die inneren Ursachen als bestimmende völlig am Platze, dort sind diese Verhältnisse (Blütezeit, Geschlechtervertheilung, Generationswechsel etc.) so fixirt, dass sie fast stets streng gesetzmässig vererbt werden und sich der experimentellen Behandlung nicht mehr als zugänglich erweisen. Bei den Chlorophyceen fehlt ein solch zureichender Grund für die Annahme bestimmender innerer Ursachen durchaus, bei *Volvox* fehlt nach den Resultaten meiner Beobachtungen sogar das Recht dazu: innere Ursachen würden hier gleichbedeutend sein mit dem Verzicht auf tieferes Eindringen in den Causalzusammenhang zwischen Form und Lebensbedingungen, für welches sich hier ein so vielversprechender Angriffspunkt zu bieten scheint.

Ich zweifle nicht, dass viele andere Algen in dieser Richtung gleichfalls mit Aussicht auf günstigen Erfolg untersucht werden können, deren Fortpflanzungsverhältnisse man nur darum nicht als variabel kennt, weil es zufälligerweise bis jetzt Niemand eingefallen ist, sie speciell in dieser Richtung zu studiren, weil die Untersuchung nach herkömmlichem Schema diesen so wichtigen Punkt zumeist gar nicht zu berücksichtigen pflegt. Es ist zu bedenken, dass hier fast noch alles zu thun und dass meine vorliegende *Volvox*-arbeit die erste in dieser Richtung durchgeführte Untersuchung ist.

Das Fehlen genauer und namentlich zuverlässiger Angaben über die Fructificationszeit der Algen in den Algenfloren, Angaben, die man oft schmerzlich vermisst, braucht seinen Grund durchaus nicht in einer Nachlässigkeit der Verfasser zu haben; er kann auch und wird sogar der Hauptsache nach in der Unmöglichkeit zu suchen sein, allgemein gültige Angaben zu machen. Hier nur einige gelegentlich gemachte Beobachtungen: Eine ganze Anzahl der gleichen Arten von *Oedogonium*, von *Spirogyra* und anderen *Zygnemeen* fand ich zum Theil an denselben Orten, vom Mai bis October und November bald fructificirend, bald steril. *Hydrodictyon* verschwand in einem grossen Weiher bei Freiburg und in einem kleinen Bassin des botanischen Gartens in Folge ausschliess-

---

worden. Auch das schwerwiegendste meiner eigenen Bedenken gegen directe Beeinflussung der jungen *Volvox*-colonie, das gleichzeitige Vorkommen von geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Fortpflanzungsweise in derselben Colonie, findet bei *Hydrodictyon* sein Analogon. KLEBS schreibt mir nämlich, dass es ihm nach Absendung seines Manuskriptes noch vollständig gelungen sei, „Netze mit lebhaftester Neigung zur ungeschlechtlichen Fortpflanzung zur geschlechtlichen Fortpflanzung zu bringen“.

licher Gameten-(Mikrozoosporen-)Bildung schon Ende August, in den Hanflöchern von Gottenheim Ende September, während er sich in denen von Hochdorf bis Ende November, solange dieser Ort besucht wurde, in grossen Mengen vorfand.

Ebenso bin ich der Ansicht, dass die Fälle von Pleomorphismus, bezüglich der Geschlechtervertheilung etc., bei den Algen viel häufiger vorkommen, als man glaubt. Statt die Befunde älterer Untersuchungen schlankweg als ungenau oder falsch zu bezeichnen oder sofort eine neue Species aufzustellen, wenn spätere Beobachtungen eine andere Geschlechtervertheilung gezeigt haben, dürfte es — das andere Verfahren ist freilich bequemer — viel mehr am Platze sein, einmal zu untersuchen, ob hier nicht ein weiterer Fall von Pleomorphismus vorliegt. Dies sollte besonders in allen Fällen geschehen, in welchen der Name des älteren Beobachters nicht schon von vornherein zu Zweifeln an seiner wissenschaftlichen Zuverlässigkeit Anlass gibt.

Auch hier einige Beispiele: Auf *Eudorina* habe ich schon früher hingewiesen<sup>1)</sup>, und ebenso scheint es mir durchaus nicht ausgemacht, ob die beiden Copulationsformen bei *Chlamydomonas pulvisculus*, wie sie von REINHARD und A. BRAUN beschrieben wurden, wirklich, wie DANGEARD<sup>2)</sup> will, zwei verschiedenen Arten entsprechen, und nicht vielmehr Modificationen einer und derselben Species darstellen. Bei *Codium tomentosum* hat BERTHOLD<sup>3)</sup> Makro- und Mikrozoosporen stets auf verschiedenen Pflanzen, WENT<sup>4)</sup> dagegen nur auf den gleichen gefunden, bald die Makrozoosporangien vor den Mikrozoosporangien, bald beide gleichzeitig und häufig sogar auf den nämlichen Pallisadenzellen.

Die Untersuchungen werden durch die Möglichkeit eines derartigen Pleomorphismus natürlich ungemein erschwert und complicirt; doch gibt uns dies natürlich kein Recht, fortan vertrauensselig in den altgewohnten Untersuchungsbahnen ruhig weiter zu wandeln. Je grösser die Mühe, desto höher der Lohn.

---

<sup>1)</sup> Volvoxstudien I. p. 176 Anmerkung.

<sup>2)</sup> DANGEARD, Recherches sur les algues inférieures (Ann. d. sc. nat. Bot. 1888, p. 125 ff.).

<sup>3)</sup> BERTHOLD, Zur Kenntniss der Siphoneen und Bangiaceen (Mittheil. aus d. zool. Station zu Neapel 1880, Bd. II p. 73).

<sup>4)</sup> WENT, Les modes de reproduction du *Codium tomentosum* (Kruidd. Archief Sér. 2. V. 1889).

## 21. Abschnitt.

## Ueber die Unterschiede der beiden Volvoxarten.

Mit fortschreitender Vertiefung der Untersuchung haben sich *V. globator* und *V. aureus* immer mehr und mehr als verschieden herausgestellt, so dass es auf Grund unserer jetzigen Kenntnisse schwer verständlich erscheint, wie man ehemals beide Arten in eine einzige zusammenziehen oder höchstens als Varietäten gelten lassen wollte.

Der zwar nicht praktisch, aber wissenschaftlich wichtigste Unterschied scheint mir in der ausserordentlichen Constanz der Zusammensetzung von *V. globator* gegenüber der ausserordentlichen Variabilität zu liegen, die bei *V. aureus* in dieser Hinsicht vorherrscht. Sehr bemerkenswerth ist auch, dass diejenige Form von *V. aureus*, welche der monöcischen proterandrischen Sexualcolonie von *V. globator* in der Zusammensetzung entspricht, die vorwiegend weibliche Colonie mit einzelnen Spermatozoenbündeln, nicht proterandrisch, sondern proterogyn ist. Die proterandrische monöcische Form bei *V. aureus* besitzt einen ganz abweichenden Bau (Sphärosira) und scheint äusserst selten zu sein. Endlich zeigt *V. globator* scharfe Trennung zwischen sexueller und ungeschlechtlicher Fortpflanzungsweise, die niemals in der gleichen Colonie neben einander vorzukommen scheint, während *V. aureus* in dieser Hinsicht vollste Freiheit aufweist, die bis zur parthenogenetischen Entwicklung der Eizellen gehen kann.

Anhangsweise sei hier noch eine lediglich für die Unterscheidung beider Arten bestimmte kurze Charakteristik von *V. globator* und *V. aureus* angeschlossen: Diagnosen, die dem gegenwärtigen Stande unseres Wissens Rechnung tragen <sup>1)</sup>.

***Volvox globator* (L.) EHRENBERG.** (Synonym: *Volvox stellatus* EHRENBERG).

Erwachsene Colonieen gewöhnlich etwas in der Richtung

<sup>1)</sup> Auch die neuesten Diagnosen von OVERTON (l. c.) und DE-TONI (Sylloge Algarum p. 536) sind unvollständig und durchaus ungenau, da die OVERTONschen ohne Berücksichtigung meiner Arbeiten aufgestellt sind (die Sphärosiren fehlten hier gänzlich <sup>1)</sup>) und DE-TONI zur Zeit, wo er seine Diagnosen verfasste, weder OVERTON'S Arbeit, noch meine Studien etc. kannte. Bei DE-TONI ist uusserdem Sphaerosira Volvox irrtümlicherweise zu Volvox globator gezogen.

der Rotationsaxe gestreckt, selten vollkommen kugelig; Durchmesser zumeist 600—800  $\mu$ , erheblich kleinere (— 400  $\mu$ ) und erheblich grössere (1000—1200  $\mu$ ) sehr selten.

Zellenzahl zumeist ca. 10 000 (Minimum ca. 1500, Maximum ca. 22 000).

Protoplaste der vegetativen Zellen 2—7.5  $\mu$  gross, in der Regel 3—5  $\mu$ , unregelmässig stern- oder amöbenförmig, meist ziemlich gedrängt stehend; Chromatophor in die „Verbindungsfäden“ hineinragend, die fast stets einfach und gewöhnlich — auch wenn die Fortsätze der Chromatophoren eingezogen sind — erheblich dicker als die Cilien sind.

Parthenogonidien von der Gestalt der vegetativen Zellen (amöbenförmig), vor der ersten Theilung 15—18  $\mu$  gross werdend, mit den benachbarten vegetativen Zellen nur durch einfache „Verbindungsfäden“ zusammenhängend; fast stets kommen nur 8 zur Weiterentwicklung, selten mehr (— 14) und noch selten weniger. Die Einkrümmung zur Hohlkugel beginnt zumeist im achtzelligen Zustande. Ausserdem findet man in vegetativen Colonieen mit ziemlich entwickelten Tochterkugeln nicht selten eine grössere Zahl (10—30) ungetheilte oder auf den ersten Entwicklungsstufen stehen gebliebener Parthenogonidien.

Die Tochtercolonieen erreichen bis zum Austritt aus der Muttercolonie zumeist eine Grösse von 150—200  $\mu$  (sehr selten mehr, — 320); stets sind noch die Zellen durch gegenseitigen Druck sechseckig und die trennenden Membranen nicht verquollen, die Partheno- und Androgonidien noch ungetheilt und noch nicht völlig erwachsen.

Die Geschlechtscolonieen sind normalerweise stets monöcisch und gewöhnlich proterandrisch, seltener reifen Eier und Spermatozoiden der nämlichen Colonie gleichzeitig.

Die Androgonidien besitzen die amöbenförmige Gestalt der Parthenogonidien und nahezu deren Grösse (— ca. 15  $\mu$ ); ihre Zahl ist, wie die der Parthenogonidien, ziemlich schwankend, gewöhnlich kommen ca. 5 zur Entwicklung, oft weniger (— 1) und mehr (— 15).

Die sogenannten Antheridien sind rein männliche Colonieen, welche nur aus Spermatozoen zusammengesetzt sind; sie bilden bald tafelförmige, bald hohlkugelige Verbände und enthalten sehr zahlreiche Spermatozoen (selten unter 100, oft sehr viel mehr!). Grösse der Bündel 23—34  $\mu$  (nach COHN 35—44  $\mu$ !).

Spermatozoiden, 5—6  $\mu$  lang, mit blassgrünem oder gelblichem Chromatophor, sehr langem, metabolischem („schwänenhalsartigem“), farblosem Schnabel, an dessen Basis 2 lange Cilien in der Nähe des Stigmas und der beiden contractilen Vacuolen inserirt sind. Selten stehen die Cilien an der Spitze des Schnabels, Zellkerne (nach OVERTON) bandförmig, ohne Nucleolus. Die Spermatozoidenbündel und -kugeln zerfallen theils innerhalb der Muttercolonie, theils treten sie wie bei *V. aureus* geschlossen aus, um sich erst im Wasser in einzelne Spermatozoen aufzulösen.

Die Gynogonidien runden sich frühzeitig ab und bleiben erheblich kleiner als bei *V. aureus* (44—50 (56)  $\mu$ ). Die Oosporen mit glatter Intine und stacheliger (sternförmiger) Exine sind zur Reifezeit braunroth (in Glycerin beobachtet rein orangeroth); ihre Zahl beträgt ca. 20—64, zuincist ca. 30.

*Volvox aureus* EHRENBERG (Synonyme: *Volvox globator* EHRENBERG *ex parte*, *Volvox minor* STEIN und *Sphärosira Volvox* EHRENBERG).

Erwachsene Colonieen in ihren Grössenverhältnissen je nach dem Fundort sehr schwankend, aber auch am gleichen Fundorte viel wechselnder als *V. globator* und gewöhnlich erheblich kleiner wie jene: 170—850  $\mu$ , Endosphärosiren nur 80—150  $\mu$ . Colonieen über 500  $\mu$  fast immer nur einen kleinen Bruchtheil bildend.

Zellenzahl im Durchschnitt 500—1000 (Minimum ca. 200, Maximum ca. 4400). Sexualcolonieen meist reichzelliger als gleich grosse vegetative Colonieen.

Protoplaste der vegetativen Zellen 5—8 (9)  $\mu$  gross, kreisrund, meist entfernter stehend als bei *V. globator*; Chromatophoren nicht in die „Verbindungsfasern“ hineinragend; „Verbindungsfasern“ sehr dünn, von der Dicke der Cilien und häufig verdoppelt und selbst verdreifacht.

Parthenogonidien von der Gestalt der vegetativen Zellen, kreisrund, erheblich grösser als bei *V. aureus*, 20—30  $\mu$  vor der ersten Theilung. Ebenso wie die jungen Eizellen durch zahlreiche „Verbindungsfasern“ mit den benachbarten Zellen zusammenhängend. Zahl je nach Fundort sehr schwankend, 1—16, zumeist 4—8 oder 6—10. Einkrümmung zur Hohlkugel findet stets schon im vierzelligen Stadium statt; in der Entwicklung zurückbleibende Parthenogonidien finden sich immer nur vereinzelt und viel seltener als bei *V. globator*.

Tochtercolonieen vor dem Austritt gewöhnlich 200—250



(300—350)  $\mu$  gross, viel weiter entwickelt als bei *V. globator*. Protoplaste stets durch Vergallertung der trennenden Membranen von einander entfernt und bereits abgerundet. Andro- und Parthengonidien häufig mehr oder weniger in der Entwicklung vorgeschritten.

Trennung in sexuelle und asexuelle Colonieen nicht so scharf durchgeführt wie bei *V. globator*. Neben geschlechtlichen und ungeschlechtlichen Colonieen alle möglichen Zwischenstufen (Spermatozoidenbündel und Tochtercolonieen, Eier und Tochtercolonieen und endlich Spermatozoidenbündel, Eier und Tochtercolonieen neben einander in der nämlichen Muttercolonie).

Die Geschlechtscolonieen sind entweder diöcisch (häufigster Fall) oder monöcisch, und dann gewöhnlich proterogyn (viel seltener proterandrisch oder (?) Selbstbefruchtung ermöglichend).

Sogen. männliche Colonieen = Sphärosiren (wenn schon innerhalb der Muttercolonie nahezu oder völlig gereift = Endosphärosiren) mit sehr zahlreichen Spermatozoidenbündeln (ca. 100 bis 1100), im Durchschnitt ca. 300—500 für die normalen Sphärosiren und ca. 100 für die Endosphärosiren.

Androgonidien von der Gestalt der vegetativen Zellen, kreisrund, 9—12.5  $\mu$  vor der ersten Theilung, nur durch einfache, doppelte, höchstens dreifache Verbindungsfäden mit den Nachbarzellen (wie diese unter sich) zusammenhängend, im Durchschnitt etwa  $\frac{1}{3}$  sämtlicher Zellen einer Sphärosira betragend, in anderen Combinationen höchstens 12 bis ca. 24.

Die Spermatozoidenverbände (männlichen Colonieen), die sogen. „Antheridien“, sind gewöhnlich tafelförmig, 12—18  $\mu$  gross mit meist 32 (seltener 16 oder gar nur 8) Spermatozoiden, mehr als 32 sind Ausnahmefälle. Unter Umständen kommen auch hohlkugelige Verbände in den Sphärosiren vor; diese Spermatozoenhohlkugeln können erheblich grösser, 30—(48)  $\mu$ , werden, und enthalten natürlich viel mehr Spermatozoen.

Die Spermatozoiden sind 8.5—12.5  $\mu$  lang und 2—3  $\mu$  breit, der Chromatophor deutlich laubgrün, der Zellkern (nach OVERTON) rundlich mit Nucleolus; Cilien nur terminal an der Spitze des kürzeren metabolischen Schnabels, an dessen Basis gleichfalls zwei contractile Vacuolen und das Stigma liegen. Die Spermatozoen treten nur als tafelförmige, bzw. hohlkugelige Verbände aus ihren Muttercolonieen aus.

Die Gynogonidien kommen in viel geringerer Zahl als bei *V. globator*, zu 1—15 vor (wie die Parthenogonidien); zumeist 3—8 oder (seltener) 6—10.

Die Oosporen sind vollkommen kugelig, mit zwei etwas excentrischen, glatten Häuten. Ihre Farbe ist die gleiche wie bei *V. globator*, ihre Grösse dagegen etwas beträchtlicher, 60 bis 65 (70)  $\mu$ .

---

## 22. Abschnitt.

### Rückblick.

Die beträchtliche Vertiefung der morphologischen und phylogenetischen Fragen dieser Arbeit, die man meinen früheren Volvoxstudien gegenüber unschwer wahrnehmen wird, die eingehende Untersuchung des Individuums- und Coloniebegriffes u. s. w., Dinge, die mit dem Titel meiner Arbeit nur in sehr lockerem Zusammenhang zu stehen scheinen, waren durchaus nöthig, um die wesentlichsten, die biologischen Resultate in die gehörige Beleuchtung zu stellen: Bei aller Entwicklungshöhe, bei aller Arbeitstheilung der Volvoxcolonie haben wir in diesem Organismus doch noch eine zweifelhafte Urpflanze, eine Flagellate vor uns, und zwar eine Flagellate, die einzig in ihrer Art ist. Bilden wirklich die Flagellaten den gemeinsamen Ausgangspunkt für Pflanzen- und Thierreich, dann ist hier eine formbestimmende Einwirkung äusserer Factoren auf das Individuum am ehesten zu erwarten, und dann ist sie gerade hier von besonderer Bedeutung, wenn sie nicht nur den Wechsel von sexueller und asexueller Fortpflanzung als eine Function der Ernährungsverhältnisse zeigt, sondern sogar die Geschlechtsdifferenz selbst, die Bildung von männlichen und weiblichen Geschlechtszellen, wie es die Phylogenesen postulirt. Bei den Blütenpflanzen dürfte nach den Untersuchungen von HEYER und FISCH das Geschlecht bereits im Samen fixirt sein, nach einer Andeutung GUIGNARD's im Journal de Botanique 1889 hier möglicherweise sogar schon zu erkennen sein; bei den Urpflanzen, die überhaupt schon sexuelle Differenz zeigen, ist das Zahlenverhältniss der Geschlechter sehr schwankend, weil es von den so wechselnden äusseren Bedingungen (Ernährungs-

verhältnissen) in der That regulirt wird. Hier können wir dann auch erwarten, dass gelegentlich einmal eine völlige Unterdrückung des einen Geschlechtes auftritt, eine Unterdrückung, die wir nur unter dem oben angegebenen Gesichtspunkt der Abhängigkeit von äusseren Verhältnissen verstehen und begreifen können.

Wie der fabelhafte Phönix sich aus der Asche zu neuem Glanze verjüngt, so geht der wunderbare *Volvox* aus den wiederholten Untersuchungen und Massenmorden als immer interessanteres, immer wichtigeres Object der Forschung hervor, vornehmlich geeignet und bestimmt, unerwartetes Licht auch nach solchen Richtungen zu werfen, die vorher noch völlig im Dunkeln lagen. Er bildet nunmehr den Grund und Eckstein für eine biologische oder, wenn man will, physiologische Frage ersten Ranges, die Frage nach der Geschlechtsdifferenz, und in Gesellschaft von *Hydrodictyon* auch für die Frage nach der sexuellen Fortpflanzung überhaupt, im Gegensatz zur ungeschlechtlichen Vermehrung.

Freiburg i. B., 20. December 1889.

---

## Figuren-Erklärung.

---

Sämmtliche Figuren sind mit Hilfe des Prismas entworfen, die von Volvox nach lebendem Material, die von Eudorina nach Glyceringelatinepräparaten, die durch Ueberosmiumsdämpfe gehärtet waren.

Für die Vergrößerungen wurden durchweg einheitliche Massstäbe gewählt, um die Figuren auch der Grösse nach direct mit einander vergleichen zu können, für die Habitusbilder 104, für die Details (mit alleiniger Ausnahme von Fig. 23) 550.

### Tafel 1.

Figur 1. *Volvox globator* EHR. Parthie aus der hinteren Hälfte einer grossen (230:250  $\mu$ ) monöcisch-proterandrischen Tochterkugel, die noch nicht ausgeschlüpft war, aber kurz vor dem Austritt stand; die Zellen haben die Cilien vollkommen entwickelt; ihre Protoplaste sind noch durch ganz dünne feste Gallertmembranen von einander getrennt und in Folge dessen durch gegenseitigen Druck polygonal. Vegetative Zellen 5–6  $\mu$ , Gynogonidien (junge Eier) ca. 9  $\mu$ , Androgonidien 15  $\mu$ . Vergr. 550 (Winkel, Homog. Immers.  $\frac{1}{14}$ , Ocul. 1).

Figur 2. *Volvox aureus* EHR. Parthie aus der hinteren Hälfte einer grossen Sphärosira, die Vertheilung von Androgonidien (fast sämmtlich noch ungetheilt) und vegetativen Zellen zeigend. Vergr. 550.

Figur 3. *Volvox aureus* EHR. (Abnormes) Doppelei mit zwei Zellkernen. Vergr. 104. (Winkel Obj. 4, Oc. 1.)

Figur 4. *Volvox aureus* EHR. Weibliche Colonie (300  $\mu$ ) mit 48  $\mu$  grossen, vacuolenreichen, hellgrünen Eiern, die zumeist eine echt parthenogenetische Weiterentwicklung eingeleitet haben; 2 Eier bereits vier-, 3 noch zweizellig, 2 ungetheilt. Veg. Zellen 8.5  $\mu$ . Vergr. 104.

---

### Tafel 2.

Figur 5. Grosse Sphärosira von *Volvox aureus* (750  $\mu$ ) mit 8 ca. 80  $\mu$  grossen, jungen Tochtercolonieen, deren Entwicklungsgrad etwa den Figuren 33–36 entspricht. Vergr. 104. W. Obj. 4, Oc. 1.

Figur 6–22. *Volvox globator*. Successive Entwicklungsstadien der rein männlichen (Spermatozoen-)Colonie. Vergr. 550 (Winkel, Hom. Imm.  $\frac{1}{14}$ , Oc. 1).

Figur 6–12. Erste Theilungszustände der beträchtlich herangewachsenen Androgonidien.

Figur 13 und 14. Achtzelliger Zustand.

Figur 15. Beginnende Krümmung der bisher tafelförmigen Colonie; die 4 keilförmigen Zellen haben sich stark nach oben gewölbt (die 4 mittleren Kreuzzellen nur wenig).

Figur 16. Junge Hohlkugel vom oberen (vorderen) Pol gesehen (hohe Einstellung), ca. 30  $\mu$  gross.

Figur 17. Desgl. vom hinteren Pol (bei tiefer Einstellung).

Figur 18--20. Weitere Entwicklungsstadien (Fig. 18 und 19 ca. 30  $\mu$ , Fig. 20 34  $\mu$  gross).

Figur 21. Seitenansicht: o.P. = offener Pol; G = Grenzlinie (Peripherie) der Muttercolonie.

Figur 22. Spermatozoen hohlkugel (männliche Colonie) in der stark erweiterten Gallertblase langsam rotirend; die Kugel ist mit Ausnahme eines ziemlich schmalen farblosen Saumes (den Vorderenden der Spermatozoen) hellgrün gefärbt. Stellt man auf den optischen Durchschnitt ein, so erscheinen die Einzelzellen als schmale Prismen, deren Länge etwa  $\frac{1}{3}$  des Durchmessers der ganzen Kugel beträgt. Eine radiale Streifung, die den eigentlichen (helleren) Innenraum umgibt und den radialen Wänden der in der Ebene des Papiers liegenden Spermatozoen entspricht, ist deutlich zu erkennen (in der Figur durch matte Linien angedeutet).

Figur 23. Einzelne Spermatozoen (männliche Individuen); im Inneren der Muttercolonie freigeworden und alle aus derselben  $\sigma$ -Colonie stammend; dieselben zeigen bald terminale, bald seitliche Cilieninsertion, deutliches hellgrünes bandförmiges Chromatophor und 2 contractile Vacuolen in der Nähe des Stigmas; das Hinterende bald abgerundet, bald spitz ausgezogen. aa in jungen weiblichen Colonieen abgestorbene, sehr in die Länge gestreckte Spermatozoen. Vergr. 824. Hom. Imm.  $\frac{1}{14}$ , Oc. 3.

---

### Tafel 3.

Figur 24. *Volvox aureus* Ehrh. Partlie aus der vorderen Hälfte einer ca. 300  $\mu$  grossen ungeschlechtlichen Colonie, die im Anfange des Winters ab und zu beobachtete abnorme Lagerung und Ausbildung der vegetativen Zellen zeigend. Vergr. 550 (Winkel, Hom. Imm. 14, Oc. 1).

Figur 25--30. Successive Entwicklungsstadien der Androgonidien, welche, wie bei *Volvox globator* (Taf. 2) zur Bildung von hohlkugeligen Spermatozoen führen (November 1889).

Figur 25. Vierzelliges Stadium mit beginnender Einkrümmung des Randes nach oben (früher als bei *V. globator*).

Figur 26. Achtzelliges Stadium; die 4 keilförmigen Zellen bereits sehr stark, die 4 des Mittelquadrats nur schwach nach oben gekrümmt.

Figur 27. Junge Hohlkugel von oben.

Figur 28. Desgl.

Figur 29. Dieselbe Colonie bei tiefer Einstellung. 31.5  $\mu$  gross.

Figur 30. Desgl., aussergewöhnlich grosse Colonie von 49  $\mu$ , entsprechend den beiden grossen Colonieen der Fig. 36.

Figur 31. Grosse Sphärosira von 490  $\mu$  mit 7 jungen Eiern (Col. zum Theil proterandrisch). Vergr. 104 (Winkel, Obj. 4, Oc. 1).

Figur 32. Endo-Sphärosira von 160  $\mu$ , mit ziemlich gleichmässig über die ganze Kugeloberfläche vertheilten Spermatozoidenfelchen (männlichen Colonieen), die ungefähr in gleicher Zahl, wie die vegetativen Zellen, vorhanden sind. Vergr. 104.

Figur 33—36. Grosse Sphärosiren (ca. 350  $\mu$ ): im November 1889 gefunden; die Androgonidien des hinteren Endes entwickeln sich zumeist zu hohlkugeligen männlichen Colonieen, während die mehr nach vorn gelegenen bei grosser Anzahl der Androgonidien (Fig. 33 u. 34 je ca. 300) nur mehr oder weniger schüsselartig gekrümmte Platten liefern. Die jungen männlichen Colonieen entsprechen den Figg. 25—30. Je weniger Androgonidien in den Sphärosiren zur Ausbildung kommen, desto grösser werden im Allgemeinen die aus ihnen hervorgehenden männlichen Colonieen.

---

#### Tafel 4.

Parthenogonidienentwicklung, Vergr. 550 (Winkel, Hom. Immers.  $\frac{1}{14}$ , Oc. 1).

Figur 37—40. *Volvox globator* Ehr. Erste Entwicklungsstadien der Parthenogonidien; die schüsselförmige Krümmung beginnt erst im achtzelligen Stadium (Fig. 40) das anfänglich (Fig. 39) noch vollkommen tafelförmig ist.

Figur 41—43. *Volvox aureus* Ehr. desgl.; die entsprechenden Stadien sind hier viel grösser, die Parthenogonidie (Fig. 41) z. B. 28  $\mu$  gross; die Einkrümmung beginnt bereits im vierzelligen Stadium; achtzellige tafelförmige Colonieen gelangten niemals zur Beobachtung.

Figur 44 und 45. Junge Tochterkugel von 56  $\mu$ ; in Fig. 44 vom offenen, in Fig. 45 vom geschlossenen Pol (bei tiefer Einstellung) gesehen.

Figur 46—49. Successive, weiter in der Entwicklung vorgeschrittene Tochtercolonieen, sämmtlich aus derselben Muttercolonie wie Fig. 44—45; jede folgende Figur repräsentirt einen weiteren Theilungsschritt; in Fig. 49 sind die Zelltheilungen beendet; veg. Zellen der Muttercolonie ca. 8  $\mu$  gross.

---

#### Tafel 5.

Figur 50—59. *Volvox globator* Ehr. Successive Entwicklungsstadien der Tochterkugeln von der einzelligen Parthenogonidie an (Fig. 50) bis zur 126  $\mu$  grossen Tochtercolonie, deren Einzelzellen noch 10—12  $\mu$  gross sind und darum, wie der Vergleich mit Fig. 1 und den vegetativen Zellen der Fig. 6,

9, 10, 11, 12, 37, 40 und 50 zeigt, noch weitere Theilungen erfahren müssen. Vergr. 550 (Winkel, Hom. Imm.  $\frac{1}{14}$ , Oc. 1).

Figur 60—71. *Eudorina elegans*. Reihe von jungen Tochtercolonieen aus 32zelliger Muttercolonieen. Die hohlkugeligen, 32zelligen Colonieen (Fig. 67 und 68) stammen aus der gleichen Muttercolonie, welche ausserdem noch 30 32zellige, vollkommen tafelförmige Colonieen enthielt; Fig. 69 aus einer Muttercolonie, in welcher neben 31 tafelförmigen Colonieen nur diese eine hohlkugelige war.

---

Bei den Figuren, welche ganze Colonieen bei schwacher Vergrößerung (104) darstellen (Fig. 4, 5, 31, 32, 33, 34 und 35), sind die sog. „Verbindungsfäden“ der Einzelzellen absichtlich in der Zeichnung weggelassen, wie das auch in den bezüglichen Figuren meiner „Neuen Beiträge“ geschehen ist, während sie auf der Doppeltafel meiner „Studien“ noch überall eingezeichnet sind. Der Grund dafür ist einfach darin zu suchen, dass diese ungemein zarten Fäden ebenso wie die Cilien bei so schwachen Vergrößerungen mit besten Systemen kaum oder gerade eben noch zu sehen sind und darum unmöglich einigermaßen naturgetreu wiedergegeben werden können, falls man nicht besondere lithographische Hilfsmittel anwenden will.

---

## Inhaltsübersicht.

	Seite
<u>Einleitung</u> . . . . .	1
<u>1. Abschnitt: Die bei den Colonieen <i>Volvox globator</i> Ehrh. beobachteten Combinationen in der Zusammensetzung aus reproductiven und Arbeits-Individuen (vegetativen Zellen)</u> . . . . .	5
<u>2. Abschnitt: Neue Combinationen bei <i>Volvox aureus</i> Ehrh.</u> . . . . .	11
<u>3. Abschnitt: Ueber die Entwicklung und Vertheilung der „Parthenogonidien“ bei beiden Volvoxarten</u> . . . . .	15
<u>4. Abschnitt: Ueber die Entwicklung und Vertheilung der „Gynogonidien“ (Eizellen)</u> . . . . .	21
<u>5. Abschnitt: Parthenogonidie und weibliches Individuum. Parthenogenesis bei <i>Volvox</i></u> . . . . .	23
<u>6. Abschnitt: Die „Sphaerosira“-Formen bei <i>Volvox aureus</i></u> . . . . .	27
<u>7. Abschnitt: Entwicklung und Vertheilung der „Androgonidien“</u> . . . . .	29
<u>8. Abschnitt: Zur Biologie der Spermatozoen (männlichen Individuen)</u> . . . . .	34
<u>9. Abschnitt: Ueber Gonidienentwicklung bei <i>Eudorina elegans</i></u> . . . . .	36
<u>10. Abschnitt: Die morphologische Deutung der „Antheridien“</u> . . . . .	38
<u>11. Abschnitt: Morphologische Deutung der ganzen Volvoxkugel (Colonie und Individuum bei den niederen Pflanzen überhaupt)</u> . . . . .	39
<u>12. Abschnitt: Zur Biologie der Arbeitsgenossenschaft, Der Tod bei <i>Volvox</i></u> . . . . .	47
<u>13. Abschnitt: Uebersicht sämtlicher Combinationen von <i>Volvox aureus</i></u> . . . . .	50
<u>14. Abschnitt: Ueber das relative und absolute Mengenverhältniss von Sphärosiren und weiblichen, sexuellen und asexuellen Colonieen</u> . . . . .	54
<u>15. Abschnitt: Ueber die Beziehungen der verschiedenen Combinationen zur Jahreszeit und über den Generationswechsel (<i>Maxima</i> der Sexualthätigkeit, gleichzeitiges Vorkommen an verschiedenen Combinationen am gleichen Ort)</u> . . . . .	56
<u>16. Abschnitt: Ueber das Mengenverhältniss von <i>Volvox globator</i> und <i>Volvox aureus</i> bei gleichzeitigem Vorkommen</u> . . . . .	63
<u>17. Abschnitt: Bemerkungen über die Untersuchungsmethode</u> . . . . .	64
<u>18. Abschnitt: Ueber die Natur der Fundorte und ihre Veränderungen im Laufe der Vegetationsperiode</u> . . . . .	66
<u>19. Abschnitt: Ueber die Abhängigkeit der Zusammensetzung (und Sexualthätigkeit) der Volvoxcolonieen von äusseren Verhältnissen (Experimente)</u> . . . . .	69
<u>20. Abschnitt: Nächste Aufgaben und ihre Bedeutung</u> . . . . .	77
<u>21. Abschnitt: Ueber die Unterschiede der beiden Volvoxarten</u> . . . . .	82
<u>22. Abschnitt: Rückblick</u> . . . . .	86
<u>Figurenerklärung</u> . . . . .	88



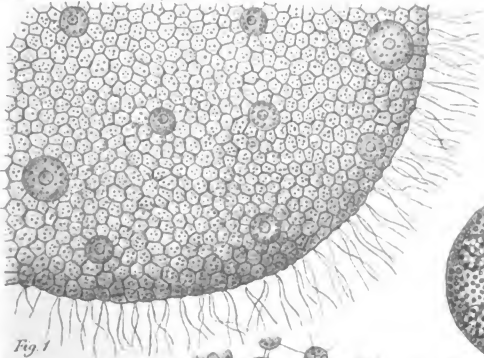


Fig. 1



Fig. 3

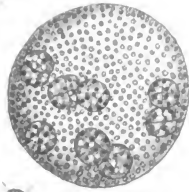


Fig. 4

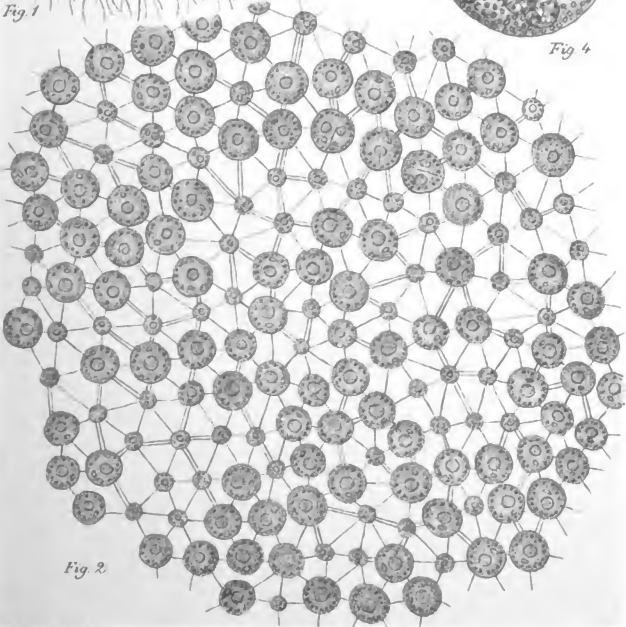


Fig. 2

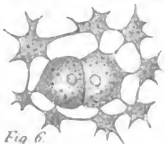


Fig. 6.



Fig. 9.

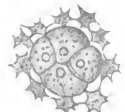


Fig. 10.



Fig. 11.



Fig. 15.



Fig. 8.



Fig. 13.



Fig. 12.



Fig. 18.



Fig. 21.



Fig. 23.



Fig. 20.



Fig. 19.

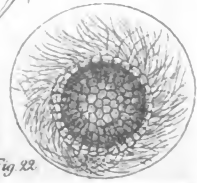


Fig. 22.

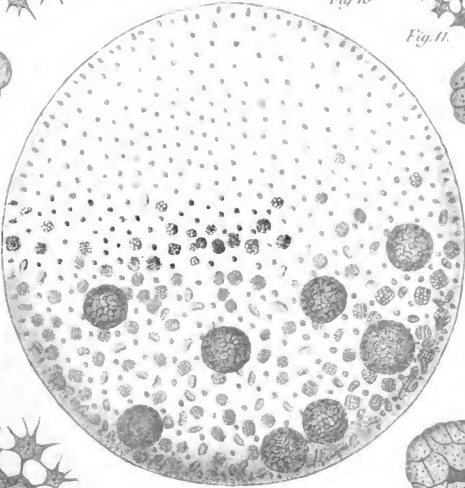


Fig. 5.



Fig. 16.

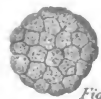


Fig. 17.



Fig. 7.



Fig. 14.

L. Klein, aut. nat. del.

Akadem. Verlagshandl. v. J. C. B. Mohr (Paul Siebeck) Freiburg i. B.

C. Laue lith.



Fig. 28.

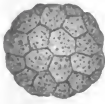


Fig. 29.

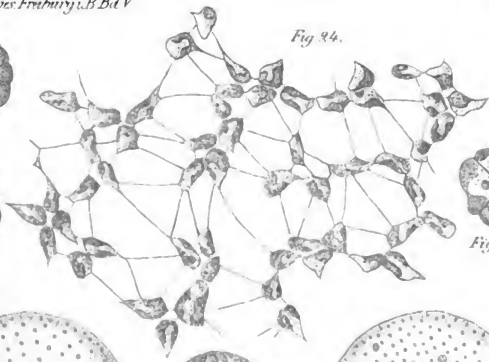


Fig. 24.



Fig. 25.

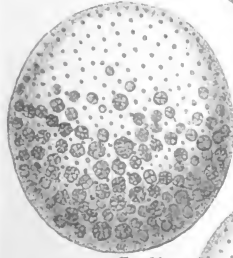


Fig. 33.

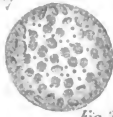


Fig. 32.

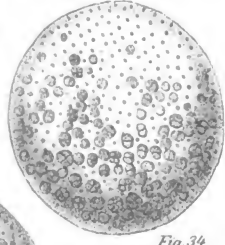


Fig. 34.



Fig. 26.

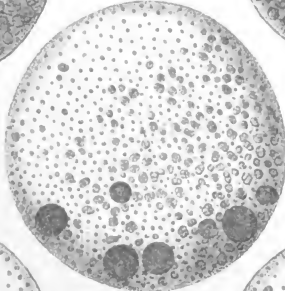


Fig. 31.



Fig. 27.

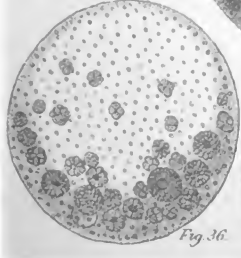


Fig. 36.

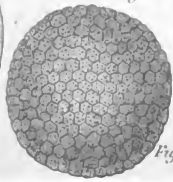


Fig. 30.

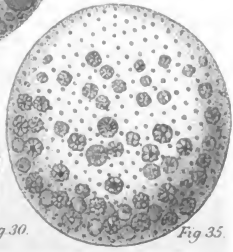
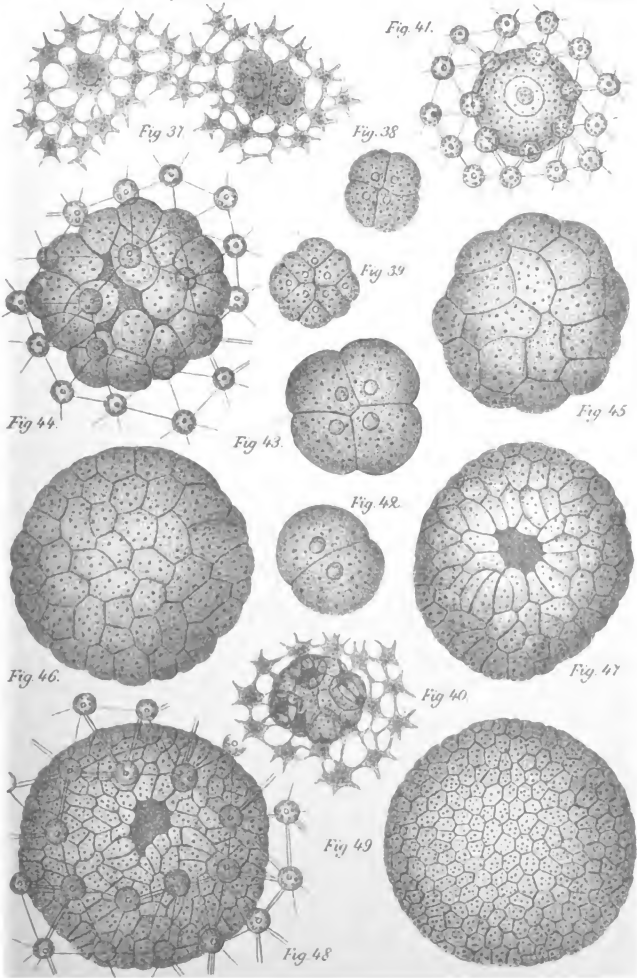


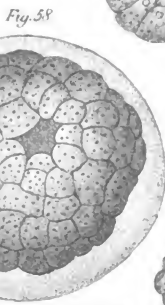
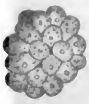
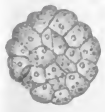
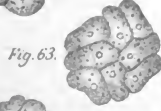
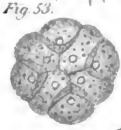
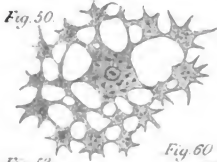
Fig. 35.

I. Klein ad nat. del.

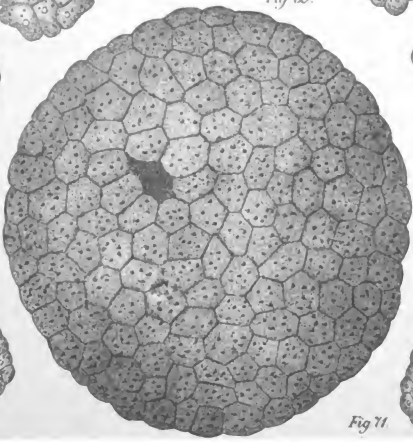
Academ. Verlagsbuchh. v. J. C. B. Mohr (Paul. Nebeck) Freiburg i. B.

C. Laue lith.





*Fig. 59.*



*Fig. 71.*



*Fig. 51.*



*Fig. 54.*



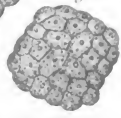
*Fig. 55.*



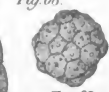
*Fig. 56.*



*Fig. 65.*



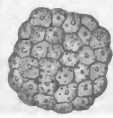
*Fig. 66.*



*Fig. 68.*



*Fig. 69.*



*L. Klein uel nat. del.*

*Akadem. Verlagsbuchh. v. J. C. B. Mohr (Paul Siebeck) Freiburg i. B.*

*C. Lauer lith.*

# Berichte

der Naturforschenden Gesellschaft zu Freiburg i. B.

## Erscheinungsweise und redactionelle Bestimmungen.

Jährlich erscheint ein Band, der in **zwanglosen** Heften ausgegeben wird, 24 Druckbogen, wobei auch jede den Raum einer Druckseite einnehmende Tafel als 1 Druckbogen gerechnet wird, bilden einen Band.

Der Abonnementspreis ist auf M. 12.— festgesetzt.

Einzelne Hefte werden nur zu erhöhtem Ladenpreise abgegeben.

Band I enthält: 15 Druckbogen, 10 Tafeln, zusammen 35 Bogen.

Band II enthält: 18 Druckbogen, 6 Tafeln, zusammen 24 Bogen.

Band III enthält: 10 Druckbogen, 8 Tafeln, 4 Doppeltafeln, zusammen 26 Bogen.

Band IV enthält: 21 Druckbogen, 2 Tafeln, 3 Doppeltafeln, zusammen 29 Bogen.

In den Berichten finden Aufnahme:

I. Abhandlungen aus dem Gebiete der Naturwissenschaften

II. Kurzer Mittheilungen über bevorstehende grössere Publicationen, vom Fonds etc. etc.

Die für die „Berichte“ bestimmten Beiträge sind in vollständig druckfertigen Zustande an ein Mitglied der Redactions-Commission einzusenden.

Die Redactions-Commission besteht zur Zeit aus den Herren: Professor Dr. A. GÜNTHER, Hofrath Professor Dr. J. LEFRANT und Professor Dr. G. STEINMANN.

Ueber die Aufnahme und Befreiung der Beiträge entscheidet lediglich die von der Naturforschenden Gesellschaft ernannte Redactions-Commission. Auch ist mit dieser über die etwaige Besatzung von Tafeln und Illustrationen zu verhandeln.

Von jedem Beitrag erhält der betr. Mitarbeiter 40 Separat-Abzüge gratis, weitere Separat-Abzüge werden mit 20 Pf. pro Druckbogen berechnet; jeder Theil eines Druckbogens zählt als volle Bogen.

Tafeln werden zu den Separatdrucken gegen Erweis der Herstellungskosten geliefert.

Von Separat-Abzügen können spätestens bei Rücksendung der Correctur Beistell. werden.

Separat-Abzüge von Abhandlungen können dem Autor erst am Tage der Ausgabe des betr. Heftes bezogen werden; Separat-Abzüge von „kleinern Mittheilungen“ dagegen sofort.

Die in den Berichten zum Abdruck gelangten Abhandlungen dürfen von den betreffenden Autoren erst 2 Jahre nach Erscheinen des betreffenden Berichtes an irgendwo anderweitig veröffentlicht werden.

Die Redactions-Commission.

Im Verlagsbandung.

## Berichte der Naturforschenden Gesellschaft zu Freiburg i. B.

Band I—III à M. 10. —.

### B A N D III

- I. UEBER DIE BILDUNG DER RICHTENSKÖRPER BEI THERISCHEN EIERN. Von Geh.-Rath Dr. A. WEISMANN, Professor in Freiburg, und C. ISHIKAWA in Freiburg.  
Mit 4 lithographischen Tafeln.  
ZUR ENTSTEHUNG DES SCHWARZWALDES. Von Dr. G. STEINMANN, Professor in Freiburg.  
Mit 1 lithographischen Tafel.  
WEITERE BEOBSACHTUNGEN AN VIELKERNIGEN INFUSORIEN. Von Dr. A. GRUBER, Professor in Freiburg.  
Mit 2 lithographischen Tafeln.  
DAS GEHIRN DES SEEHENDEN (PROCA VITELINA). Von Dr. F. THEODOR in Freiburg.  
Mit 3 lithographischen Tafeln.  
BEITRÄGE ZUR ANATOMIE DER THÄNENDRÜSE. Von Dr. E. SARDENMANN in Marburg.
- II. NEUES LIAS-VORKOMMEN AUF DEM DINKELBERGE BEI BASEL. Von Dr. GEORG BOEHM, Privatdocent an der Universität Freiburg.  
UEBER DIE SOGENANNT „SCHLEIMDRÜSE“ DER MÄNNLICHEN CYPRIDEN. Von CARL GEORG SCHWARZ.  
Mit 2 lithographischen Tafeln.

### B A N D IV M. 12. —.

- I. DIE NAGELFLUH VON ALPERSBACH IM SCHWARZWALDE. Von Dr. G. STEINMANN, Professor in Freiburg.  
Mit 4 Zinkographien.  
UEBER EINIGE RHIZOPODEN AUS DEM GENESEER HAFEN. Von Dr. AUG. GRUBER, Professor in Freiburg.  
Mit 1 lithographischen Tafel.  
DIE MITTLERE KAMMHOHE DER BERNER ALPEN. Von Dr. LUDWIG NEUBAUER, Professor in Freiburg.  
UEBER PARTIELLE BEFRUCHTUNG. Von A. WEISMANN und C. ISHIKAWA.
- II. NACHTRAG ZU DER NOTIZ UEBER „PARTIELLE BEFRUCHTUNG“. Von A. WEISMANN und C. ISHIKAWA.  
UEBER DEN DARMKANAL DER EPHEDERITEN. Von Dr. A. FRITZE.  
Mit 2 lithographischen Tafeln.
- III. ZUR ANATOMIE UND PHYSIOLOGIE VON PROTOPHYTES ANSETZENS. Von W. N. PARKER, Professor der Biology an University College in Cardiff.  
ZUR URGESCHICHTE DES BECKENS. Von R. WIEDERSHIM.  
VORLAUFER MITTHEILUNG UEBER DIE ORGANISATION DER AMOEBEN. Von G. STEINMANN.  
UEBER DAS ALTER DES APENNINKALCKES VON CAPRI. Von G. STEINMANN.
- IV. UEBER DEN WERTH DER SPECIALISIRUNG FÜR DIE ERFASSUNG UND ANPASSUNG DER NATUR. Von Dr. A. GRUBER, Professor an der Universität Freiburg.  
Mit 16 Holzschnitten.  
GEDANKENÜBERTRAGUNG. Von Dr. HUGO MÜNSTERBERG, Privatdocent an der Universität Freiburg.
- V. DIE ENTSTEHUNG DES BLUTES DER WIRBELTHIERE. Von Dr. H. E. ZIEGLER, Privatdocent an der Universität Freiburg.  
Mit 5 Zinkgraphien.  
UEBER DEN HEUTIGEN STAND DER FRAGE VON DER GLYCOSURIE UND UEBER DIE BESTIMMUNG DER GESAMTKOBLHYDRATANSICHTUNG IM MENSCHLICHEN HAAR. Von Dr. LADISLAV V. UDELSKY, Privatdocent an der Universität Freiburg.  
ZUR KENNNTNIS DER REACTIONZEITEN. Von Dr. JULIUS BARTENSTEIN.  
EIN BEITRAG ZUR KENNNTNIS FÖSSLIGER OPHIDIEN. Von GEORG BAEZEL, B. O., Professor an der Universität Freiburg.  
Mit 2 lithographischen Tafeln.  
UEBER SCHWELZ- UND KALKTRISPHENO. Von G. STEINMANN.



3 2044 107 306





