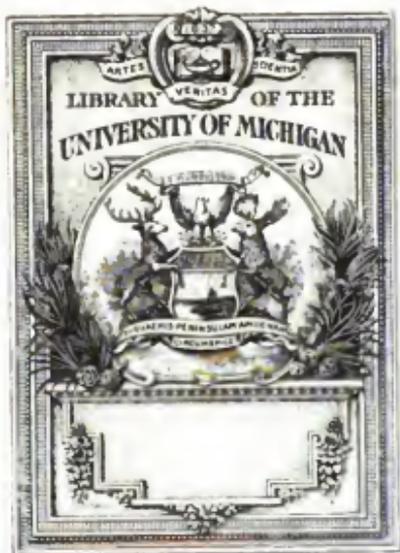
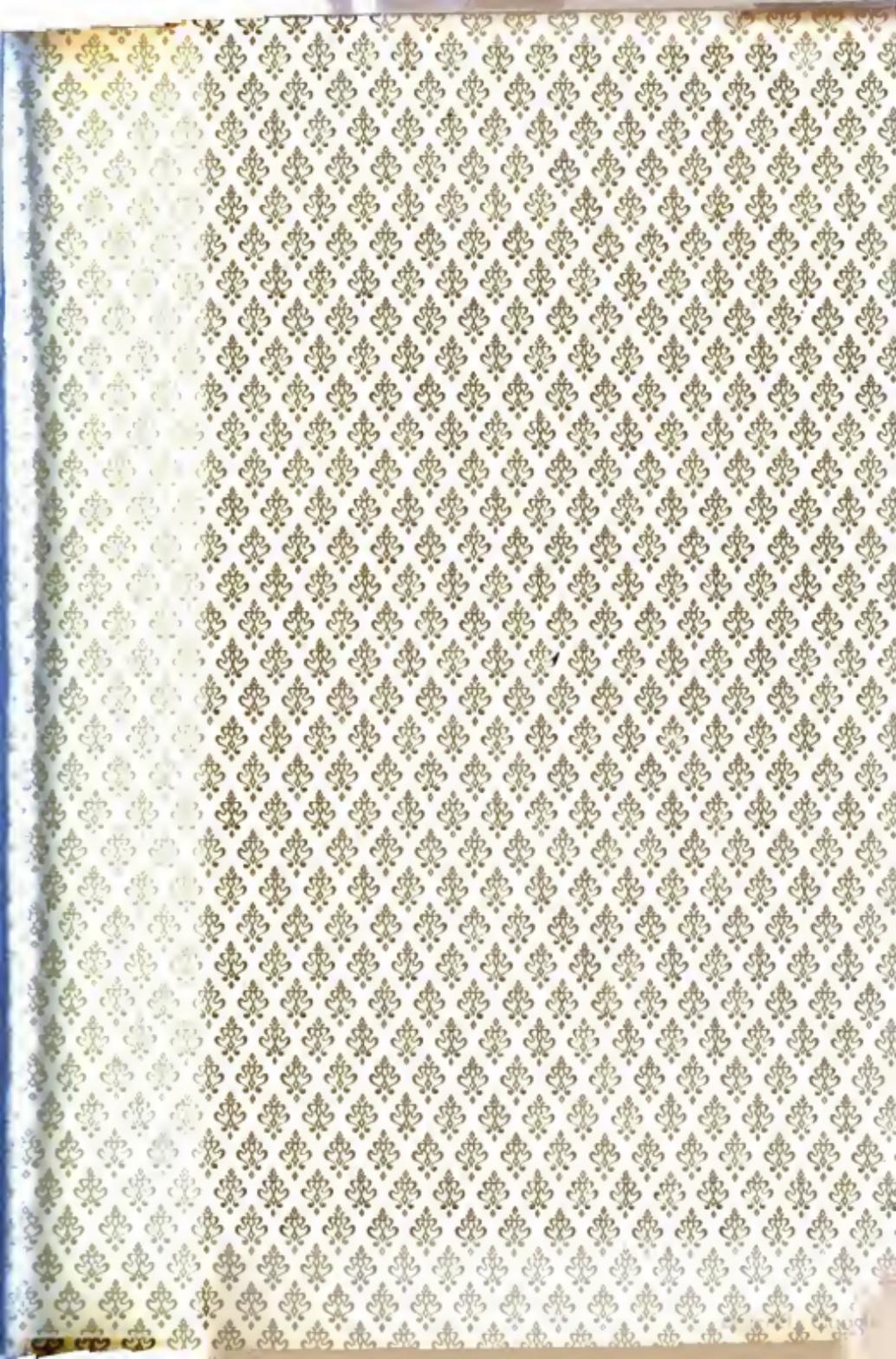


*Archiv für Protistenkunde*





# Archiv

für

# Protistenkunde.

121340

Herausgegeben

von

**Dr. Fritz Schaudinn**  
in Rovigno.

---

Erster Band.

---

Mit 13 Tafeln und 121 Figuren im Text.



JENA.  
Verlag von Gustav Fischer.  
1902.

PL

366

A1

A67

v.1

~~~~~  
**Alle Rechte vorbehalten.**  
~~~~~

Science  
transferring  
. 11-6-56

## Inhaltsübersicht.

### Erstes Heft.

	Seite
<u>HERTWIG, RICHARD, Die Protozoen und die Zelltheorie . . . . .</u>	<u>1</u>
<u>BÜTCHLI, O., Bemerkungen über Cyanophyceen und Bacteriaceen. (Mit Tafel I)</u>	<u>41</u>
<u>BRANDT, K., Beiträge zur Kenntnis der Colliden. (Mit Tafel II n. III) . . .</u>	<u>59</u>
<u>LOHMANN, H., Die Coccolithophoridae. (Mit Tafel IV—VI) . . . . .</u>	<u>89</u>
<u>PROWAZEK, S., Notiz über die Trichomonas hominis (Davaïne). (Mit 4 Textfiguren)</u>	<u>166</u>
<u>DOFLER, F., Das System der Protozoen. (Mit 3 Textfiguren) . . . . .</u>	<u>169</u>

### Zweites Heft.

<u>RHUMBLEK, LUDWIG, Die Doppelschalen von Orbitolites. (Mit Tafel VII n. VIII und 17 Textfiguren) . . . . .</u>	<u>193</u>
<u>PROWAZEK, S., Zur Entwicklung der Gregarinen. (Mit Tafel IX) . . . . .</u>	<u>297</u>
<u>SCHAUDINN, FRITZ, Beiträge zur Kenntnis der Bakterien und verwandter Organismen. (Mit Tafel X) . . . . .</u>	<u>306</u>
<u>SENN, G., Der gegenwärtige Stand unserer Kenntnisse von den flagellaten Blutparasiten . . . . .</u>	<u>344</u>

### Drittes Heft.

<u>CALKINS, G. N. and C. C. LIEB, Studies on the Life-History of Protozoa. (Mit 5 Textfiguren) . . . . .</u>	<u>355</u>
<u>HARTOG, MARCUS, Notes on Suctorina . . . . .</u>	<u>372</u>
<u>BRANDT, ARTHUR, Beitrag zur Kenntnis der im Darne der Larve von Tenebrio molitor lebenden Gregarinen. (Mit Tafel XI—XIII) . . . . .</u>	<u>375</u>
<u>KLEBAHN, H., Ein Überblick über die neuere Diatomeenlitteratur. (Mit 77 Textfiguren) . . . . .</u>	<u>421</u>
<u>LÜBE, M., Neuere Lehrbücher über Protozoen . . . . .</u>	<u>462</u>
<u>LAYERAN, A. et F. MESSIL, Des Trypanosomes des Poissons. (Mit 15 Textfiguren)</u>	<u>475</u>

*Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

## **Die Protozoen und die Zelltheorie.**

Von

**Richard Hertwig** (München).

Es ist eine allgemein bekannte Erscheinung, daß das Studium der Protozoen in der Mitte des verflossenen Jahrhunderts auf die Gestaltung der Zelltheorie einen ganz gewaltigen Einfluß ausgeübt hat. Die DUJARDIN'sche Sarkodetheorie und die durch sie zum Ausdruck gelangende Erkenntnis, daß es tierisches Leben giebt, welches nicht an besondere Organe geknüpft ist, sondern von einer gleichförmigen Substanz, der Sarkode, vermittelt wird, mußten vorausgehen, ehe man zur Vorstellung gelangte, daß die Zelle auch bei den höheren Tieren nicht, wie die SCHWANN-SCHLEIDEN'sche Zellentheorie lehrte, die nach physikalisch-chemischen Gesetzen wirkende Einheit sei, sondern selbst ein Organismus, welcher alle Rätsel des Lebens schon in sich berge, daß das Leben des vielzelligen Organismus nicht die Resultante von chemisch-physikalischen Vorgängen sei, welche durch jene Einheiten vermittelt werden, sondern sich auf den Lebensprozessen der einzelnen Zellen aufbaue. So wurde die wichtigste Reform ermöglicht, welche die Zelltheorie erfahren und ihr im wesentlichen ihre moderne Fassung gegeben hat, die Protoplasmatheorie MAX SCHULTZE'S. Um sie zu begründen, wandte sich M. SCHULTZE dem Studium der Protozoen zu, speziell der Rhizopoden (*Actinosphaerium* Eichhorni und Foraminiferen). Auch in dem bedeutsamen Streit MAX SCHULTZE'S und REICHERT'S, ob zum Begriff der Zelle die Gegenwart einer Membran notwendig sei oder nicht, wurden die entscheidenden Beobachtungen an den Pseudopodien der Foraminiferen angestellt.

Im letzten Drittel des verflossenen Jahrhunderts hat sich bei allen Fragen der Zellenlehre eine Forschungsrichtung entwickelt,

welche der bisher besprochenen genau entgegengesetzt ist. In diesem Zeitraum gingen die wichtigsten Errungenschaften von der Betrachtung der Metazoenzelle aus. Durch das Studium der Metazoengewebe, ihres Wachstums, ihrer Regeneration und ihrer Entwicklung wurde das Verhältnis von Zelle und Zellprodukt, wie es in den Bindegewebs-, Muskel- und Nervenfibrillen, der Knochen- und Knorpelgrundsubstanz gegeben ist, geklärt. An den Metazoenzellen wurden unsere Vorstellungen vom Wesen der Kernteilung entwickelt, gelang die Unterscheidung der achromatischen, die Kernteilung bewirkenden Spindelfasern und der das Chromatin enthaltenden Chromosomen, wurde als ein wichtiges Teilorgan der Zelle das Centrosoma entdeckt. Und so entwickelte sich beim Studium der Metazoen mehr und mehr ein ganz bestimmter Zellbegriff, den man nun versuchte in der engen bei Metazoen gewonnenen Fassung auf die Protozoen zu übertragen.

Wenn wir diesen Gang der Forschung überblicken, so fällt es nicht schwer, die Gründe für denselben zu erkennen. Die Ausbildung präziser schematischer Vorstellungen über die Zelle ist bei Metazoen relativ leicht gewesen, weil die Zelle im Körper der vielzelligen Tiere ein hohes Maß von Gleichförmigkeit besitzt, eine Gleichförmigkeit, welche sich als die notwendige Konsequenz der den Metazoenkörper beherrschenden Differenzierungsrichtung ergibt. Zwischen den einzelnen Geweben des Metazoenkörpers herrschen große Unterschiede des Aussehens, der Struktur und der Funktion. Aber diese Unterschiede sind nicht durch die Differenzen im Bau der Zellen bedingt. Die Zellen selbst, die Bindegewebs-, Knorpel-, Knochen-Muskelnkörperchen etc. haben im wesentlichen dieselbe Struktur; sie unterscheiden sich zwar von einander durch verschiedene Gestalt. Aber diese Formunterschiede haben wohl kaum größere Bedeutung und sind wohl nur die Folgen der Raumverhältnisse, welche den Zellen durch ihre Umgebung geboten werden. Hat man doch in der Neuzeit es in Zweifel ziehen können, ob überhaupt die Zellen der verschiedenen Gewebe, wie es Roux und seine Schule annimmt, selbst differenziert sind, oder ob sie nicht vielmehr sämtlich die gleichen Eigenschaften besitzen, die Eigenschaften der befruchteten Eizelle, aus welcher sie durch erbgleiche Teilung entstanden sind. Dass die Unterscheidung von verschiedenerlei Geweben möglich ist, würde nur durch den Einfluß der lokalen Existenzbedingungen, gleichsam den Genius loci, hervorgerufen sein, welcher Ursache wurde, daß gewisse Zellen Muskelsubstanz, andere Bindesubstanz, dritte Nervenfibrillen etc. erzeugt haben. Der Unterschied der Gewebe würde nur durch den Unterschied der Zellprodukte bedingt sein, durch

die verschiedene chemische und morphologische Beschaffenheit der Muskel-, Nerven-, Bindegewebsfibrillen etc. (O. HERTWIG). Wie sich nun auch die hier kurz berührte Frage entscheiden möge, jedenfalls können wir es als gesichert betrachten, daß vermöge der Übertragung der verschiedenen Gewebsleistungen auf die Plasmaprodukte sich eine mindestens formale große Gleichförmigkeit der Metazoenzelle entwickelt hat, welche eine einheitliche Charakteristik der Zelle ausserordentlich erleichtert.

Das Bestreben, den durch das Studium der Metazoen geläuterten Zellenbegriff auf die Protozoen zu übertragen, ist nun zweifellos bis zu einem gewissen Grade berechtigt. Ich selbst habe wiederholt Veranlassung genommen, mich gegen die allen Grundlehren der Zelltheorie widersprechenden, willkürlichen Deutungen der Organisation und Fortpflanzung der Protozoen, wie sie in den 60er und 70er Jahren des vorigen Jahrhunderts sehr verbreitet waren, und in den Schriften SCHNEIDER's, GREEFF's, WALLICH's, CARTER's u. A. zum Ausdruck kamen, zu erklären und habe an dem Grundsatz festgehalten, daß die Protozoen einzellige Organismen seien und daher keine Ausnahmen von den Gesetzen des Zellenlebens machen können, daß man bei allen Angaben und sogenannten „Beobachtungen“ über Bau und Fortpflanzung der Protozoen sich auch klar machen müsse, ob dieselben mit unseren Grundanschauungen über die Zelle vereinbar seien. In den letzten Jahrzehnten des vorigen Jahrhunderts ist indessen unzweifelhaft in der hier angedeuteten Richtung des Guten zu viel geschehen. Es ließe sich an einer ganzen Reihe von Beispielen erläutern, wie das Bestreben, die Protozoen den an der Metazoenzelle gewonnenen Erfahrungen unterzuordnen und sie gleichsam der Zwangsjacke des für die Metazoenzellen entworfenen Schemas anzupassen zu Irrtümern geführt hat. Mit diesem Bestreben ging Hand in Hand die Tendenz, bei allen Fragen des Zellenlebens die Erscheinungen der Protozoen in den Hintergrund zu stellen oder ganz zu ignorieren. Nirgends ist dies auffälliger als bei der Lehre von der Zell- und Kernteilung. Wie viel ist nicht in den letzten zwei Jahrzehnten über Kern- und Zellteilung geschrieben worden? Wie viele Theorien wurden nicht über den Teilungsmechanismus aufgestellt? Und wie selten hegegnet man dem Versuch, bei den Erörterungen auch die Teilungsprozesse der Protozoen heranzuziehen und die Teilungsvorgänge bei Metazoen aus denen der Protozoen als höhere Entwicklungsstufen abzuleiten?

Unter diesen Verhältnissen scheint es mir zeitgemäß zu sein, zu erörtern, in welchem Verhältnis die Organisation der Protozoen und

der Bau der Metazoenzelle zu einander stehen und welche Gesichtspunkte sich hieraus für die Zellenlehre ergeben.

Ich habe auseinandergesetzt, daß und warum die Metazoenzelle einen ziemlich gleichförmigen Bau besitzt. Für die Zellen, welche, wie es bei Protozoen der Fall ist, für sich ein selbständiges Leben führen, sind ganz andere Bedingungen gegeben. Alle Differenzierungsprozesse und Verschiedenheiten, welche sich am Organismus äußern und die Unterscheidung zahlloser Arten ermöglichen, äußern sich hier an der Zelle selbst. Daher ist hier von vornherein nicht zu erwarten, daß sich gleich typische Erscheinungen im Bau und in der Entwicklungsweise wie bei den Metazoen hätten ausbilden können. Da das tierische Leben gewisse überall wiederkehrende Grundzüge besitzt, so müssen auch bestimmte Grundzüge im Bau der lebenden Substanz überall gewahrt sein. Aber noch entzieht es sich unserer Beurteilung, wie weit diese notwendige Übereinstimmung reicht und wo die Möglichkeit zu verschiedenartiger Gestaltung im Bau und in der Entwicklungsweise anfängt.

Ich beginne mit dem Bau der Protozoen und stelle die Unterschiede zusammen, welche sich jetzt schon ergeben, wenn man das Schema der Metazoenzelle: Protoplasmaklumpchen mit Kern, meist auch einem Centrosoma auf die Protozoen zu übertragen sucht. Ich übergehe dabei die merkwürdige Differenzierung der Infusoriekerne in Geschlechtskern und funktionierenden Kern. Zwar ist es eine Besonderheit, welche nur im Rahmen der Organisation einzelliger Organismen möglich ist, und gehörte streng genommen hierher. Ich übergehe die Erscheinung nur, weil sie uns schon so geläufig geworden ist, daß man nicht einmal etwas Auffälliges in ihr findet.

Ganz eigentümliche Zellstrukturen finden wir bei den Rhizopoden. Bei der Heliozoe *Actinosphaerium Eichhorni* ist das Protoplasma, abgesehen von den zahlreichen schon längst bekannten Kernen, durchsetzt von kleinsten Körperchen, welche wie kleine Amöben aussehen und sich bei Karminfärbung ganz wie das Chromatin des Kernes färben. Wie ich gezeigt habe (1899), nehmen diese chromatischen Körperchen sowohl bei übermässiger Fütterung wie auch bei intensivem Hunger zu; sie können sogar dann zu dicken Klumpen zusammenbacken, welche sich zu einer bräunlich körnigen Masse umwandeln und als solche schließlich aus dem Körper ausgestoßen werden. Unzweifelhaft entwickeln sich diese Chromidien, wie ich sie nennen werde, aus dem Chromatin des Kernes, indem Teile des letzteren anstreifen und in das Protoplasma geraten. Am überzeugendsten wird diese Angabe durch Beobachtungen bewiesen, die

ich wiederholt gemacht habe, erst neuerdings wieder an einer ganzen Menge von Actinosphaerien, welche zu Encystierungsversuchen in Hungerkultur gehalten wurden. An diesen Exemplaren ging die Bildung von Chromidien aus den Kernen so lebhaft vor sich, daß schließlich alle Kerne aufgelöst wurden und die Kernsubstanz nur noch durch die Chromidien vertreten wurde, welche in großen und kleinen, rundlichen oder strangförmig ausgezogenen, stellenweise verästelten Stücken das Protoplasma durchsetzten. In solchen Zuchten findet man dann Tiere, bei denen alle Stufen der Kernauflösung beobachtet werden können. Es verdient Beachtung, daß diese Kernauflösung, welche zur Bildung von Chromidien führt, etwas ganz anderes ist als die Kernresorption, wie ich sie im Laufe der Encystierung beschrieben habe (1898), bei welcher die Kerne schwinden, ohne Reste zu hinterlassen.

Diese für Actinosphaerium durchgeführte Erscheinung ist nicht ohne jegliche Analogie bei Metazoen. Es ist eine sehr häufig bei unreifen Eizellen beobachtete, in ihrer Bedeutung noch ganz unangeklärte Erscheinung, daß aus dem Keimbläschen kleine stark färbare Körperchen austreten und in das Protoplasma geraten. Ich habe erst neuerdings wieder Gelegenheit gehabt, die Erscheinung bei Eiern von Asterias an zahlreichen Präparaten zu beobachten und die große Ähnlichkeit der Bilder mit den Bildern von Actinosphaerium festzustellen. Ferner ist das Austreten von chromatischen Partikelchen aus dem Kern für die Nierenzellen der Säugetiere von ALBRECHT und SCHMAUSS beobachtet worden unter ähnlichen Bedingungen, wie sie die Erscheinung bei Actinosphaerium in einer extrem gesteigerten Weise hervorrufen. Wenn die Nierenarterie unterbunden wird und die Nierenzellen somit unter ungünstige Ernährungsbedingungen geraten, tritt die merkwürdige Hyperchromatose ein.

Wie bei Actinosphaerien neben Kern und Protoplasma noch ein drittes normales Strukturelement der Zelle vorkommt, so findet sich etwas vergleichbares auch bei den einkernigen Heliozoen, welche durch Anwesenheit des Centrankorns ausgezeichnet sind. Hier findet sich außer Kern und Protoplasma noch eine Masse, von der ich es zunächst noch nicht mit Sicherheit sagen kann, ob sie vollkommen in ihrer Bedeutung den Chromidien des Actinosphaerium entspricht. Bei den betreffenden Heliozoen (*Acanthocystis*, *Raphidiophrys*.) haben schon vor 30 Jahren zahlreiche Forscher festgestellt, daß der Körper aus zwei Teilen, einer centralen und einer oberflächlichen Schicht, besteht. Man begnügte sich im allgemeinen mit der Deutung, daß hier das Protoplasma in zwei Zonen, eine Marksubstanz und eine Rinden-

substanz gesondert sei, wie es bei *Actinosphaerium* in der That der Fall ist. Ab und zu wurden auch die ganz unhaltbaren Vergleiche mit der Centrakapsel und dem extrakapsulären Weichkörper der Radiolarien oder dem Ento- und Ektosark der Amöben gezogen. In den letzten Jahren, in denen ich gelegentlich wieder *Acanthocystis* und *Raphidiophrys* beobachten konnte, habe ich mich überzeugt, daß es ganz unstatthaft ist, von verschiedenen Teilen der Sarkode zu sprechen. Nur die Rindenschicht ist Protoplasma; die sogenannte Marksubstanz ist eine Substanz eigener Art, die in ihrer Beschaffenheit am meisten an die von mir bei *Actinosphaerium* näher definierte Nukleolarsubstanz erinnert. Mein Assistent, Herr Dr. SCHEEL, hat die Verhältnisse in letzter Zeit weiter verfolgt und ist dabei zum Resultat gekommen, daß die betreffende Masse bei der Bildung neuer Kerne beteiligt ist und daher eher dem Kernmaterial als dem Protoplasma zugerechnet werden muß.<sup>1)</sup>

Ich schließe hier die *Monothalamien* an. Auch bei diesen Tieren findet man neben Kern und Protoplasma noch ein Drittes, welches nicht ohne weiteres dem einen oder dem anderen Zellbestandteil zugerechnet werden kann. In einer Arbeit, welche in der Festschrift für KUPFFER erschienen ist (1899), habe ich gezeigt, daß bei *Arcella* außer den bläschenförmigen Kernen noch eine der ständigen Organisation zuzurechnende Masse existiert, welche in Form eines

<sup>1)</sup> Um keine Mißverständnisse aufkommen zu lassen, füge ich hier noch einige Bemerkungen hinzu. Die Nukleolarmasse, welche ich hier mit der Marksubstanz früherer Autoren identifiziert habe, weil in sie der Kern genau so eingefügt ist, wie es früher von der Marksubstanz abgebildet wurde, behält nicht immer ihre centrale Lage bei; sie kann sich, wie ich es an Präparaten von *Acanthocystis turfaca* sehe, zu unregelmässigen Strängen und Klumpen umbilden, welche sogar ganz nach der Peripherie unter die Körperoberfläche rücken und dann wie die Chromidien von *Actinosphaerium* und das in Stücke zerlegte Chromidialnetz der *Monothalamien* aussehen. Damit wird die Umgebung des Centrosoma für Protoplasma frei gemacht, in welches keine Zooxanthellen und gröbere Protoplasmaeinschlüsse vordringen können, weil die konvergierenden Achsenfäden der Pseudopodien hier einander zu sehr genähert sind. So entsteht abermals ein Unterschied zwischen einer lichten centralen Masse und einer dunkleren Rinde, ohne daß jedoch eine scharfe Grenze beider Massen vorhanden wäre. Diese Sonderung hat SCHAUDINN (1896) als Mark- und Rindenschicht beschrieben. Was ich dagegen hier als Marksubstanz bezeichnet habe, bildet SCHAUDINN nur einmal von *Acanthocystis turfaca* ab und nennt es Kern, wobei der eigentliche Kern, der erst in die Masse eingefügt ist, nicht abgebildet wird. Wie sich SCHAUDINN's und meine abweichende Bezeichnungsweise zu den Angaben der älteren Litteratur verhalten, ist nicht mit aller Sicherheit zu entscheiden. In den meisten Fällen scheint mir, wie ich es dargestellt habe, die Nukleolarmasse als Markschicht bezeichnet worden zu sein, in einigen Fällen aber auch das centrale feinkörnige Protoplasma.

Rings die Peripherie des scheibenförmigen Arcellakörpers für sich in Anspruch nimmt; sie läßt sich schon durch Reagentien, welche Gerinnung verursachen, wie z. B. Pikrinessigsäure, Flemming'sche Lösung, Essigsäure vom Protoplasma unterscheiden, noch besser durch Färbung; während bei Anwendung von Boraxcarmin Nucleus und Nucleolus nur schwach gefärbt und bei länger andauernder Behandlung mit Salzsäure-Alkohol ganz licht werden, färbt sie sich intensiv, wie Chromatin. Ich will im folgenden von einem Chromidialnetz reden. Denn die Masse dringt häufig mit netzartigen Ausläufern in die innere Protoplasmamasse vor und kann sogar in die Pseudopodien hinein sich ausdehnen. Sehr häufig lösen sich größere und kleinere Stücke ab und liegen zerstreut im Protoplasma, ganz wie die von Actinosphaerium beschriebenen Chromidien, welche nach Auflösung der Kerne beobachtet werden. Aber auch da, wo die Masse zu einem ziemlich scharf konturierten Ring konzentriert ist und so in ihrem Habitus an Infusorienkerne erinnert, gewinnt man den Eindruck, daß sie mit netzförmig verbundenen Zügen dem auch im Bereich des Rings vorhandenen Protoplasma eingelagert ist. Chromidialnetz und Protoplasmanetz kommen vollkommen zur Deckung, wenn die Arcellen sich encystieren. Dann dehnt sich das Chromidialnetz aus, dagegen konzentriert sich das Protoplasma, bis beide vollkommen zusammenfallen und der Cysteninhalt, abgesehen von den Kernen, ein durchaus gleichförmiges Aussehen gewinnt.

Das Chromidialnetz findet sich auch bei den einkernigen Monothalamien, wenigstens bei allen von mir darauf hin untersuchten Formen; auch hier kann es im Umkreis des Kernes zu einem kompakten Körper zusammengeballt sein oder es zieht sich fast durch den ganzen Körper, das Protoplasma durchsetzend. Von den meisten früheren Untersuchern wurde die äußerst auffällige Struktur übersehen; wenn sie beobachtet wurde, wurde sie als eine besondere Modifikation des Protoplasma gedeutet. Daß diese Deutung eine irrthümliche ist, geht schon daraus hervor, daß das Chromidialnetz vom Protoplasma scharf zu unterscheiden ist, auch dann, wenn es sich diffus im Protoplasma verbreitet, daß es ein besonderes mikrochemisches Verhalten zeigt, welches vielmehr an die Kernsubstanz erinnert, daß es offenbar dieselbe Bildung ist wie die Chromidien des Actinosphaerium, deren Abstammung von Kernen keinem Zweifel unterliegen kann. In meiner sich auf Arcella beziehenden Untersuchung habe ich noch einige weitere Beweise für die Zugehörigkeit des Chromidialnetzes zum Kernapparat angeführt. Die Theilungen der meisten Monothalamien scheinen unter Karyokinese ihrer Kerne

abzulaufen. Während die Kerne im Ruhezustand chromatinarm, vielleicht sogar ganz chromatinfrei sind, sind die Spindeln chromatinreich; dafür ist dann das Chromidialnetz reduziert, wie ich das für *Arcella* direkt bewiesen, für *Euglypha* aus den Angaben SCHEWIAKOFF'S (1888), für *Cyphoderia* aus den Angaben RHUMBLER'S (1893) erschließen konnte. Offenbar wird ein Teil des Chromatin aus dem Chromidialnetz in die Spindel eingeführt. Weiterhin habe ich eine Reihe von Erscheinungen zusammengestellt, welche eine Neubildung von Kernen aus dem Chromidialnetz von *Arcella* in hohem Maß wahrscheinlich machen, und darauf hingewiesen, daß der gleiche Vorgang (Erzeugung von Tochterkernen aus dem Chromidialnetz) voraussichtlich auch die Ursache ist, daß die zumeist einkernigen Difflogien zeitweilig als vielkernige Tiere auftreten. Einen letzten Beweis für die Zugehörigkeit des Chromidialnetzes zu den nuklearen Bestandteilen der Zelle erblickte ich endlich in den Teilungszuständen von *Echinopyxis*. Bei denselben stößt man auf Stadien, in denen weder Kerne noch Spindeln — auch auf Schnittserien nicht — nachweisbar sind, sondern die zusammenhängenden Protoplasmakörper beider Teilstücke von einem einheitlichen Chromidialnetz durchsetzt sind, welches in der Richtung der Verbindungsachse beider Tiere zu faserigen Zügen angeordnet ist. Bei anderen Exemplaren findet man unscheinbare Anfänge von Tochterkernen, welche wie abgesonderte Teile des Chromidialnetzes aussehen, bei dritten deutliche Kerne von faseriger Struktur, aber noch ohne Nucleoli. Inzwischen habe ich weiteres Teilungsmaterial durch Herrn SCHUSTER aus Oxford untersuchen lassen. Derselbe kam zum gleichen Resultat, indem er selbst mit Eisenhämatoxylinfärbungen keine Spindel nachweisen konnte. Und so habe ich alle Ursache, für *Echinopyxis* anzunehmen, daß hier ein recht altertümlicher Zellteilungsprozeß vorliegt, bei welchem der Kern sich auflöst, das Chromidialnetz sich teilt und in den Teilmassen allmählich ein neuer Kern sich konzentriert.

Eine Anflösung des Kerns in eine Chromidialmasse scheint nach den Darstellungen von SCHAUDINN (1900) und SIEDLECKI (1898) auch bei den Coccidien vorzukommen, wenn der Mikrogametoblast sich in Mikrogameten verwandelt. Der Kern verliert seine Membran. Das Chromatin gelangt in das Protoplasma und verbreitet sich in demselben in körnchenreichen, mäandrischen Fäden; diese versammeln sich schließlich auf der Oberfläche des Coccidium in Gruppen, um sich zu Tochterkernen zu kondensieren. So hört auch hier der Kern vorübergehend auf, ein individualisiertes Gebilde zu sein, ohne daß er durch eine bestimmte Struktur ersetzt würde, wie dies bei der Karyokinese mit der Spindel der Fall ist. Immerhin sind die Unterschiede zu Heliozoen und Monothalamien, soweit wir unterrichtet sind, ganz erhebliche, indem die chromatischen Fäden vom Kern ab-

stammen und schließlich auch wieder ohne Hinterlassung eines Restes zu Keruen aufverbraucht werden.

Noch weniger vergleichbar mit dem, was ich hier beschrieben habe, sind die Angaben GRUBER's (1887) und FÖRSTNER's (1881) über die in kleine Körperchen zerstückten Kerne mancher Infusorien. Wahrscheinlich liegt eine Anpassungserscheinung vor, wie sie durch die rosenkranzförmigen und in zwei oder mehr Stücke eingeschnürten Kerne von Stentoren und Hypotrichen vorbereitet wird. Im Interesse intensiverer Wirkung hat sich der von Haus aus einheitliche Kern in Stücke zerlegt; die Stücke fließen daher meist, wenn auch nicht immer, bei der Teilung zuvor in eine einheitliche Masse zusammen. Im Chromidialnetz der Monothalamien dagegen scheint mir ein primitiver Zustand der Zelle gegeben zu sein.

Ich habe im obigen eine Reihe von Beispielen zusammengestellt, in denen ein durch die Zelle diffus verbreitetes chromatisches Material neben den Zellkernen vorhanden ist und vorübergehend sogar allein den Kernapparat vertritt. Hiermit ergibt sich die Möglichkeit von Organismen, welche vielleicht dauernd keine Kerne besitzen, sondern an Stelle derselben chromatische Stränge, welche das Protoplasma ganz oder zu einem grossen Teil durchsetzen. Solche Organismen scheinen mir die Bakterien und Oscillatorien zu sein. Ich folge hier der Darstellung BÜTSCHLI's; derselbe schildert für die in Frage stehenden Organismen einen Centralkörper, welcher gewöhnlich von einer einzigen protoplasmatischen Alveolenschicht umgeben ist, und deutet diesen Körper als Kern (1890). Bei manchen Arten ist die alveoläre Rinde nur an den Enden des Organismus entwickelt oder fehlt sogar ganz, so daß BÜTSCHLI in seiner ersten Mitteilung die Möglichkeit in Erwägung zog, es möge hier vielleicht der ganze Organismus nur aus dem Kern bestehen (1890), eine Auffassung, an welcher er in einer späteren Mitteilung (1896) aber nicht mehr festzuhalten scheint, obwohl sie von manchen Forschern Billigung gefunden hat. Ich selbst halte die Ansicht, es möge der Kern der ursprüngliche Teil der Zelle sein, das Protoplasma dagegen von ihm aus seine Entstehung genommen haben, für eine verfehlt. So sehr auch alle neueren Untersuchungen die grosse Bedeutung des Kerns bewiesen haben, so haben sie doch auch den die Quintessenz der Protoplasmatheorie bildenden Grundsatz nicht im geringsten erschüttert, daß alle Lebenserscheinungen der Zelle vom Protoplasma ausgehen und daß der Kern nur den Charakter dieser Lebenserscheinungen bestimmt und modifiziert. Eine Funktion des Kerns ist daher nur bei vorhandenem Protoplasma möglich. Nach wie vor ist es eine dem Stand unserer Kenntnisse adäquatere Vorstellung, eine funktionierende Substanz ohne dirigierendes Centrum anzunehmen, wie es eine Monere im Sinne HAECKEL's sein würde,

als ein Centrum ohne eine ihm beigegebene auf das Centrum bezogene Masse. Unter diesen Umständen scheint mir folgende Umdeutung der Beobachtungen BÜTSCHLI'S am meisten Berechtigung zu haben. Die Bakteriaceen und Cyanophyceen sind Organismen, bei denen ein Kern als histologisch definierbares Zellorgan noch fehlt, bei denen aber das Protoplasma von einem Chromidialnetz durchzogen ist. Ist das Chromidialnetz gleichmäßig, durch die ganze Zelle hindurch entwickelt, so zeigen die Organismen keine reinprotoplasmatische Rindenschicht, wie ja auch bei encystierten Arcellen das Protoplasma nirgends über die Chromidialschicht hinausragt; ist das Chromidialnetz dagegen retrahiert, so kommen in verschiedener Ausdehnung rein protoplasmatische Partien zum Vorschein.

Ich habe bei meinen Auseinandersetzungen bisher die Worte Kern und Protoplasma gebraucht, als ob die durch sie ausgedrückten Begriffe in Bezug auf die Funktionen der Zelle bei Protozoen und Metazoen ganz gleichwertig und daher auch überall vollkommen vergleichbar seien. Dies ist aber in keiner Weise bewiesen. Für diejenigen Protozoen, bei denen noch ein Drittes, das Chromidialnetz vorhanden ist, ist diese Auffassung sogar nicht einmal wahrscheinlich. Ich habe die Chromidien und das Chromidialnetz im allgemeinen dem Kern zugerechnet. Damit ist aber keineswegs gesagt, daß sich bei Heliozoen und Monothalamien Kern + Chromidialapparat zum Protoplasma genau so verhält, wie der Kern zum Protoplasma bei tierischen Zellen oder auch bei Protozoen, z. B. den Infusorien, denen der Chromidialapparat fehlt. Es wäre sehr gut denkbar, daß Qualitäten, welche sonst dem Protoplasma zukommen, im Chromidialapparat enthalten sind. Solche Erwägungen werden wachgerufen, wenn man berücksichtigt, welchen bedeutenden Anteil an der Masse der Zelle Kern und Chromidialapparat bei Heliozoen und Monothalamien haben und welche geringe Quantität für das Protoplasma übrig bleibt. Dazu kommt ein merkwürdiges Färbungsverhalten des letzteren. Während das Protoplasma der Infusorien in seiner Färbbarkeit mit dem Protoplasma der tierischen Zelle übereinstimmt, indem es Farbstoffe, wenn auch mit geringerer Intensität als der Kern, so doch immer noch ziemlich beträchtlich festhält, ist es ganz auffallend, mit welcher Schnelligkeit das Protoplasma einer Monothalamie, die Rindenschicht einer einkernigen Heliozoe und die die Chromidien enthaltende Plasmamasse eines Actinosphaerium die Farbe abgeben und wasserklar werden. Beide Beobachtungen zusammengenommen machen es wahrscheinlich, daß Substanzen von intensiverem Färbungs-

vermögen, welche sonst im Protoplasma enthalten sind, von ihm abgespalten und dem Chromidialnetz einverleibt sind.

Mit diesen Erwägungen greife ich auf Gedankengänge zurück, welche ich vor mehr als zehn Jahren geäußert habe, als ich über die spontane Entwicklungsfähigkeit der Seeigeleier Untersuchungen veröffentlichte (1888). Damals zeigte ich, daß Strychnin-Behandlung unbefruchtete Eier zur Entwicklung anreizt. Es werden Teilungsversuche eingeleitet und wieder rückgängig gemacht, wie dies in der Neuzeit auch von WILSON (1901) und zwar in viel erschöpfenderer Weise unter Anwendung der LOEB'schen Methoden bewiesen worden ist. Dabei wird der Kern enorm chromatinreich; ferner entwickeln sich abnorm starke Strahlungen, welche schließlich zum Untergang des Eies führen. Im Protoplasma bilden sich Körnchen stark färbare Materials, welches ganz wie das Chromatin des Kerns aussieht. Schließlich gehen die Eier zu Grunde und zwar allmählich, so daß ein Teil des Körpers noch am Leben ist, ein anderer schon abgestorben. Eier, die halb zersetzt sind, bestehen in ihrem lebenden Teil aus einem normalen, gut färbbaren Protoplasma, welches den Kern enthält und starke Strahlung um denselben; die abgestorbenen Teile dagegen bestehen aus einer sich nicht mehr färbenden Masse und besonders reichlich eingestrenten chromatischen Brocken. An diesen Befund knüpfte ich die Vermutung, es möchte auch im Protoplasma die für den Kern charakteristische chromatische Substanz enthalten sein, aber in gebundenem Zustand, gebunden an ein achromatisches Substrat. Durch die krankhaft gesteigerte Lebensthätigkeit der Zelle trete eine Zerlegung des Protoplasma in seine beiden Komponenten und im weiteren Verlauf der Tod ein. Ich suchte diese Ansicht weiter zu beweisen, indem ich wahrscheinlich zu machen suchte, daß auch unter normalen Verhältnissen eine Abspaltung chromatischer Substanz vom Protoplasma vorkomme. Ich ging dabei von der Erfahrung aus, daß die Zellen sich bei den karyokinetischen Teilungen sehr viel intensiver färben, als im Ruhezustand, daß ferner bei der Befruchtung der Eizelle eine stärkere Färbbarkeit des Protoplasma eintritt, die sich sofort nach dem Eindringen des Spermatozoon bemerkbar macht, so daß man befruchtete und unbefruchtete Eizellen schon mit schwachen Vergrößerungen an ihrem Verhalten Farbstoffen gegenüber unterscheiden kann. Die befruchteten Eizellen sind bei Behandlung mit Auszugsarminen viel intensiver rot als die unbefruchteten. Nun wissen wir, daß bei jeder Teilung eine bedeutende Zunahme des im Kern enthaltenen Chromatins eintritt, eine Zunahme auf das doppelte des ursprünglich

vorhandenen. Ebenso ist es eine bekannte, wenn auch in ihrer Tragweite nur selten gewürdigte Erscheinung, daß im Anschluß an die Befruchtung eine ganz enorme Vermehrung der chromatischen Kernsubstanz eintritt. Das reife Ei und später das befruchtete Ei bezeichnet einen Zustand der Organisation, in welchem ein Mißverhältnis von Zelleib und Kernsubstanz zu Ungunsten der letzteren vorhanden ist, größer als zu irgend einer anderen Zeit. Mit jeder Teilung wird dieses Mißverhältnis abgeschwächt, so daß die gesamte Embryonalentwicklung als ein zunehmendes Wachstum des Kernmaterials auf Kosten des Protoplasma bezeichnet werden kann. Man könnte daran denken, daß zum Wachstum der Kernsubstanz der Nahrungsdotter verwendet werde und zwar direkt ohne Zwischenkunft des Protoplasma. Doch würde sich für eine solche Annahme nichts geltend machen lassen, vieles aber gegen dieselbe. Denn abgesehen von der höchst auffälligen Erscheinung, daß in hungernden Zellen (vergl. unten) die Chromatinbildung rascher vor sich geht als in gut ernährten, spricht für die protoplasmatische Genese der zur Chromatinbildung dienenden Substanzen die Erfahrung, daß die Kernzunahme vornehmlich in den protoplasmatischen Teilen des Eies vor sich geht. Und so kann wohl kein Zweifel darüber bestehen, daß das Chromatin aus dem Protoplasma stammt, und nur darüber könnte man verschiedener Meinung sein, ob das Chromatin als solches vom Protoplasma geliefert wird, oder ob der Kern es aus anderweitigen Materialien erzeugt, welche ihm vom Protoplasma zugeführt werden. Da spricht denn die Gesamtheit der oben mitgeteilten Erfahrungen sehr zu Gunsten der Ansicht, daß das Chromatin im Zelleib entsteht und an den Kern nur abgeführt wird.

Unter den entwickelten Voraussetzungen würde der Unterschied von Kern und Protoplasma nicht so scharf ausgeprägt sein, als man meistens annimmt. Bisher galt die Auffassung, daß das für den Kern ausschließlich charakteristische Material das Chromatin sei, für das achromatische Kerngerüst nahm man entweder grosse Ähnlichkeit oder völlige Identität mit dem Protoplasmaerüst an. Daß achromatisches Kerngerüst und Protoplasma einander sehr ähnliche Bildungen sind, muß wohl zugegeben werden. Wenn man sieht, wie bei der Karyokinese in vielen Fällen jeglicher Unterschied zwischen Kerngerüst und Protoplasma schwindet, daß die Spindel-fasern bald nur vom Kern, bald nur (?) vom Protoplasma, bald von beiden gemeinsam geliefert werden, daß Kerngerüst und Protoplasma im Ruhezustand der Zelle gleiche Struktur besitzen, so ist es wohl ausgeschlossen, daß erhebliche Differenzen vorhanden sind. Gleich-

wohl halte ich es, wie ich schon oft betont habe, für unrichtig, eine völlige Gleichartigkeit von Kerngerüst und Protoplasmagerüst anzunehmen. Denn bei allen Behandlungsmethoden ist auch das völlig chromatinfreie, achromatische Kerngerüst vom umgebenden Protoplasma scharf unterschieden, sei es daß es je nach den angewandten Färbemethoden lichter oder intensiver gefärbt erscheint (letzteres z. B. bei Eisenhämatoxylinfärbung). Dieses verschiedene Verhalten bei weitgehender Gleichartigkeit wird sofort verständlich, wenn wir annehmen, daß im Protoplasmagerüst die achromatische Substanz noch mit einer weiteren Substanz, dem Chromatin, gepaart ist. Wird diese letztere abgespalten, dann würde völlige Gleichartigkeit resultieren, wie sie bei der Bildung von Spindelfasern erkennbar wird.

Die Idee, daß das Protoplasma aus Substanzen aufgebaut ist, welche im Kern getrennt neben einander existieren, ist selbstverständlich völlig ungenügend, um die bestehenden morphologischen und physiologischen Unterschiede beider Teile zu erklären; sie ist ungenügend, weil sie die Frage des Organisationszustandes der betreffenden Substanzen unberücksichtigt läßt. Diese Frage kommt bei der Vergleichung der achromatischen Bestandteile nicht in Betracht; dieselben zeigen sowohl im Kern wie im Protoplasma Organisation und zwar offenbar die gleiche Organisation, einen reticulierten oder, wie BÜTSCHLI annimmt, wabigen Bau in der ruhenden Zelle, welcher bei der Zellteilung in die faserige Anordnung der Spindeln und Strahlungen übergeführt wird. Anders steht es mit dem Chromatin. Dieses ist im Kern dauernd organisiert; seine Teilchen besitzen die Fähigkeit, sich zu Chromosomen aneinanderzufügen, oder sind vielleicht zu allen Zeiten, wenn auch in gelockerter Anordnung, zu Chromosomen gruppiert, wie es die Theorie von der Individualität der Chromosomen behauptet. Etwas ähnliches ist im Protoplasma nicht nachweisbar. Wir kennen keinen Fall, daß Chromosomen sich unabhängig vom Kern im Protoplasma entwickelt hätten. Wenn im Protoplasma Chromatin enthalten sein sollte, so ist es entweder an die achromatischen Strukturen gebunden oder nach seiner Abspaltung im gelösten Zustand vorhanden; es besitzt nicht die Fähigkeit sich zu organisieren. Und so würde zu dem schon erörterten Merkmal, daß die im Protoplasma vereinigten Substanzen, Chromatin und achromatisches Gerüst, im Kern aus einander gelegt sind, noch das zweite wichtigere Merkmal sich hinzugesellen, daß das Chromatin im Kern zu besonderen, vom Kerngerüst unabhängigen Strukturen organisiert ist. Die organisierten chromatischen Strukturen des Kerns wirken anziehend auf das frei gewordene gelöste Chromatin des

Protoplasma und vergrössern sich hierdurch, wie ein Krystallstäubchen in einer gesättigten Lösung eines Stoffs von gleicher chemischer Beschaffenheit herauwächst. Vielleicht wird hierbei die Abspaltung des Chromatins im Protoplasma durch die Einwirkung des achromatischen Kernmaterials bewirkt. Denn die intensive Färbbarkeit des Protoplasma bei Teilung und Befruchtung geht Hand in Hand mit der Ausbildung der Strahlungen, von denen wir wissen, daß sie bei Metazoen durch das Centrosoma ausgelöst werden. Wir werden aber in der Folge sehen, daß die Substanz des Centrosoma und die achromatische Kernsubstanz wahrscheinlich ein und dieselben Dinge sind.

Wir kommen mit den geäußerten Vermutungen zu einer bestimmten Vorstellung von den zwischen Kern und Protoplasma bestehenden Wechselwirkungen. Wir können dieselben so fassen, daß unter der Einwirkung des Kerns Teilchen vom Protoplasma abgespalten werden. In der Fortpflanzungszeit der Zelle werden diese Teilchen dem Kern zugeführt und dienen zu seiner Ernährung, zur Vermehrung seines Chromatins. Es ist aber höchst wahrscheinlich, daß derselbe Spaltungsprozeß auch bei allen formativen Leistungen der Zelle eintritt, wenn Verdauungssäfte oder histologische Differenzierungen (Muskel, Nerven, Bindesubstanz) gebildet und Schäden oder Defekte ausgebessert werden sollen. Wir wissen, daß alle diese Prozesse unter dem dirigierenden Einfluß des Kerns vor sich gehen. Für die in Funktion tretenden Drüsenzellen, bei denen, wie bei der Zellteilung, Ruhezustände mit Zuständen plötzlicher energischer Thätigkeit wechseln, ist mehrfach die gleiche Erscheinung, welche wir für befruchtete Eier und sich teilende Zellen hervorgehoben haben, bewiesen, daß sie nämlich eine intensive Färbbarkeit ihres Protoplasmas bekommen. Ich erkläre sie ebenfalls durch die Annahme, daß hier Chromatin vom Protoplasma abgespalten und damit ein erster Schritt zur Bildung von Verdauungssäften gethan wird. Und noch eine weitere Erscheinung kann ich für die hier vorgetragene Auffassungsweise anführen, die merkwürdigen Veränderungen hungernder Protozoen. Ich habe nachweisen können (1899), daß bei hungernden Paramäcien und Actinosphärien ein starkes Wachstum des Kerns auf Kosten des Protoplasmas eintritt. Am auffallendsten ist die Erscheinung bei Paramäcien im Hungerzustand. Wie ein Schüler von mir, Herr KASANZEFF, demnächst veröffentlichen wird, nimmt der Kern bei hungernden und infolgedessen kleiner werdenden Paramäcien nicht nur relativ, sondern absolut an Grösse zu. Hungernde Paramäcien, deren Größe bedeutend geringer ist als die Durchschnittsgröße gefütterter, zur Teilung schreitender Tiere, können sich noch

teilen, ein Zeichen, daß die Teilung keineswegs eine ausschließliche Konsequenz des Wachstums ist, sondern noch von einem weiteren uns unbekanntem Faktor abhängt. Bei solchen Hungerteilungszuständen ist der Kern absolut größer als bei korrespondierenden Teilungszuständen gefütterter Tiere, während der Protoplasmakörper eine Abnahme erfahren hat. Auch die sonst so chromatinarmen Nebenkerne fangen bei Hungerkulturen an zu wachsen und vor allem an Färbbarkeit zuzunehmen. In diesen Fällen ist nur die einzige Deutung zulässig, daß die Chromatinmasse des Kerns auf Kosten des Protoplasma sich vergrößert. Wahrscheinlich wird Material, welches bei den Lebensfunktionen verbraucht werden sollte, nicht verbraucht, sondern dem Kern zugeführt. So entsteht ein Mißverhältnis von Kern und Protoplasma, welches des Ausgleichs bedarf. Dies geschieht bei *Actinosphaerium* und *Paramaecium* in gleicher Weise, indem Chromatin in das Protoplasma ausgestoßen wird und sich hier zu einer bräunlichen Masse verfärbt.

Was ist nun Ursache, daß das Chromatin uns im Kern in organisierter Form entgegentritt? Höchst wahrscheinlich die Nukleolarsubstanz, deren lange Zeit strittige Funktion dadurch verständlich gemacht werden würde. In meiner Arbeit über Kernteilung und Befruchtung von *Actinosphaerium* (1898) glaube ich mit aller Sicherheit den Beweis geführt zu haben, daß das, was ich in früheren Publikationen „Nucleoli“ genannt habe, sich aus zwei Substanzen zusammensetzt, 1. einer Substanz, welche ich Nukleolarsubstanz nenne, weil ich sie mit der Substanz der echten Nucleoli tierischer Gewebe identifiziere und 2. dem Chromatin. Die Nukleolarsubstanz bildet das Substrat, in welchem das Chromatin eingelagert ist; bald ist sie von demselben gleichförmig durchsetzt, bald ist das Chromatin an bestimmten Stellen verdichtet, so daß man am Nucleolus eine chromatinhaltige und eine chromatinfreie Partie unterscheiden kann. Ich knüpfte an diese Wahrnehmung damals den Schluß, daß auch die Keimflecke vieler tierischer Eier chromatinhaltige Nucleoli seien und daß die wiederholt beobachtete Zusammensetzung derselben aus zwei Substanzen sich in der Weise erkläre, daß das Chromatin sich an einer bestimmten Stelle lokalisiert habe. Dieser Schluß ist durch die Untersuchungen meines Schülers, Herrn Dr. HARTMANN, für das Ei von *Asteracanthion* und anderer Echinodermen vollkommen bestätigt worden. Ich schließe daraus, daß auch sonst bei den Metazoen die Nukleolarsubstanz für die Organisation des Chromatins von Wichtigkeit ist.

Welcher Art die Beziehungen der Nukleolarsubstanz zum Chromatin sind, darüber giebt die Kernteilung von *Actinosphaerium*

ebenfalls einige Aufschlüsse. Bei den Actinosphaerien kommen vier verschiedene Formen von Karyokinesen vor, von denen eine jede ihre besondere morphologische Bedeutung hat; 1. die Kernvermehrung frei lebender Tiere, 2. die Kernteilung, welche die Trennung der Primär cysten in die Sekundär cysten begleitet, 3. und 4. die beiden Richtungsmitosen in den Sekundär cysten. Die einzelnen Formen der Karyokinese unterscheiden sich von einander durch den verschiedenen Grad, in welchem die Chromosomen individualisiert sind, ferner dadurch, daß nur bei den Richtungsteilungen Centrosomen vorhanden sind. Bei der unter 1 genannten Teilung, welcher die unter 2 genannte sehr ähnlich ist, wächst ein von fein verteiltem Chromatin durchsetzter Nucleolus zu dendritischen Strängen aus und zerfällt schließlich in die undeutlich individualisierten Chromosomen der Äquatorialplatte. Dagegen finden sich Chromosomen im Sinne der Metazoenhistologie während der Richtungskörperbildung; sie entstehen aus einem chromatischen Reticulum und werden noch vor der Spindelbildung zu scharf umschriebenen Körperchen formiert. Die Zeit der Richtungskörperbildung ist zugleich auch die einzige Zeit, zu welcher sich echte chromatinfreie Nucleoli bei Actinosphaerium entwickeln, ein Befund, der um so auffälliger ist, als echte Nucleoli bei Protozoen sehr selten zur Beobachtung kommen. Ich erkläre das auffällige Zusammentreffen beider Erscheinungen durch die Annahme, daß in den Nucleoli ein Überschuß von Nucleolarsubstanz abgelagert ist, welcher bei den anderen Teilungsformen die Sonderung der Chromosomen verhindert. Demgemäß sehen wir auch, daß bei der Bildung der Äquatorialplatte die Substanz der Nucleoli in dieselbe einbezogen wird und daß dann die Chromosomen unter einander verklebt werden. Wir können demnach über das Verhältnis von Chromatin und Nucleolarsubstanz uns folgende Vorstellung bilden. Das aus dem Protoplasma stammende Chromatin wird in der Nucleolarmasse kondensiert und dadurch organisiert. Zur Bildung von Chromosomen ist ein bestimmtes Quantum von Nucleolarsubstanz nötig. Der sich ergebende Überschuß wird in den Nucleoli festgelegt.

Auf Grund des mitgeteilten, teils aus Beobachtungen, teils aus Deutungen bestehenden Materials möchte ich nun versuchen, eine einheitliche Auffassung der Zelle zu entwickeln, welche für Protozoen und Metazoen in gleicher Weise paßt. Ein solcher Versuch muß sich ja auf sehr schwankendem Untergrund aufbauen. Aber ich halte es besser, eine bestimmte Auffassung zu geben, die durch präzise Formulierung eine Kritik ermöglicht, als mich mit unbestimmten Andeutungen zu begnügen.

Nach meiner Ansicht müssen wir zur Erklärung der verschiedenen Formen, in denen uns die Zelle entgegentritt, dreierlei durch ihre Rolle im Zellenleben charakterisierte Substanzen annehmen: 1. die achromatische Substanz, 2. das Chromatin, 3. die Nukleolsubstanz. Diese drei Substanzen zeigen in der Zelle der Metazoen und wahrscheinlich auch der vielzelligen Pflanzen folgende Verteilung. Das Protoplasmagerüst — das die Maschen oder Waben (BÜRSCHLI) erfüllende Material lasse ich unberücksichtigt — stellt eine innige Vereinigung von achromatischem Gerüst und Chromatin dar, welches letzteres nur unter besonderen Bedingungen in geringen Quantitäten abgespalten wird und dann eine erhöhte Färbbarkeit des Zellkörpers veranlaßt (Zellen in Teilung, vielleicht auch bei funktionellen Veränderungen, wie z. B. bei der Sekretionstätigkeit der Drüsenzellen, Eizellen im Moment der Befruchtung). Das Lininggerüst des Kernes besteht nur aus achromatischer Substanz, in welcher das an die Nukleolsubstanz gebundene und dadurch organisierte Chromatin eingelagert ist. So entsteht das chromatische Kerngerüst der Autoren. Ein Überschuß von Nukleolsubstanz bildet die echten Nukleolen, welche wohl in der Mehrzahl der Fälle bei den Metazoen in ähnlicher Weise, wie bei den Actinosphaerien, während der Karyokinese in den Aufbau der Chromosomen nachträglich noch einbezogen werden.

Viele Protozoen, so z. B. die Ciliaten, gleichen den Metazoenzellen in der Konstitution des Protoplasma, insofern letzteres aus einem achromatischen Gerüst, an welches Chromatin gebunden ist, besteht. Im Bau der Kerne weichen sie von ihnen ab. Die Makronuclei der Infusorien besitzen ein achromatisches Kerngerüst, in welches organisiertes, d. h. an Nukleolsubstanz gebundenes Chromatin in solchen Massen eingelagert ist, daß der Kern bei Färbungspräparaten nahezu gleichförmig gefärbt erscheint. Die Mikronuclei und die zum Schluß der Konjugation vorhandenen Anlagen der neuen Makronuclei, die „Placenten“, unterscheiden sich von den Makronuclei durch ihren geringen Gehalt an organisiertem Chromatin, so daß auch hier kurz nach erfolgter Befruchtung dieselbe Chromatinarmut der Kerne herrscht, auf die ich oben für die befruchtete Eizelle hingewiesen habe.

Bei *Actinosphaerium* ist das Protoplasma chromatinarm, vielleicht auch ganz achromatisch; es ist aber durchsetzt von Chromidien, d. h. von Fäden organisiertem Chromatins, welche von den Kernen herkommen.

Hier schließen sich die Süßwassermonothalamien an, deren Protoplasma wohl ausschließlich aus achromatischer Substanz besteht.

Alles Chromatin, an Nukleolarsubstanz gebunden, erstreckt sich in Form des Chromidialnetzes durch den größten Teil des Protoplasma, besonders im Umkreis des Kerns oder der Kerne reichlich angehäuft und dann scharf gegen die Umgebung abgesetzt. Die Kerne der Monothalamien scheinen völlig chromatinfrei, ihre Nucleoli nur aus Nukleolarmasse gebildet zu sein.

Einen Fall eigener Art bilden die einkernigen Heliozoen, bei denen eine reichliche Anhäufung der Nukleolarsubstanz die Markschicht erzeugt. Der Kern scheint reich an organisiertem Chromatin zu sein; ob das Protoplasma rein achromatisch ist, sei dahingestellt.

Die Polythalamien übergehe ich, da ich hier keine genügenden Erfahrungen besitze. Den Bakterien und Oscillatorien möchte ich auf Grund der Untersuchungen Anderer, besonders BÜTSCHLI's ein von einem Chromidialnetz durchsetztes achromatisches Protoplasma zuschreiben, einen Zustand des Weichkörpers, der in mancher Hinsicht an die von HAECKEL für die Moneren postulierte Organisation erinnert, insofern als in der That ein zu einem besonderen Zellorgan differenzierter Kern noch fehlen würde. Immerhin würde auch dann die von HAECKEL den Moneren zugeschriebene Gleichförmigkeit der lebenden Substanz nicht gewahrt sein.

In meinen Darlegungen habe ich die Membranbildung, welche bei der Zelle wie bei dem Kern vorkommen kann, ebenso das, was man als Kernsaft und Zellsaft bezeichnet, außer Acht gelassen. Ich glaube, daß diese Einrichtungen für die Grundzüge der Morphologie der Zelle untergeordnetes Interesse besitzen. Etwas anderes ist es mit dem Centrosoma, auf dessen morphologische Deutung ich jetzt noch eingehe.

Seit der Zeit, in welcher das Centrosoma als Teilorgan der Metazoenzelle von v. BENEDEI und BOVERI entdeckt worden ist, habe ich an der Ansicht festgehalten, daß das Centrosoma ein individualisiertes Stückchen achromatischer Kernsubstanz ist; ich habe dieser Ansicht wiederholt (1885) Ausdruck verliehen und sie in meinem Referat über Befruchtung auf dem Berliner Zoologentag (1892), in dem Aufsatz: Centrosoma und Centralspindel (1896), ferner in der genauen Darstellung der Teilung unbefruchteter, reifer Seeigelleier unter dem Einfluß der Strychninbehandlung (1896) und vor allem in der Darstellung des Encystierungs- und Befruchtungsprozesses von Actinosphaerium (1898) ausführlicher begründet. Die Auffassung hat im Laufe des letzten Jahrzehnts unzweifelhaft an Boden gewonnen. Vor allem lege ich Wert darauf, daß sie in zwei äußerst wichtigen neueren Arbeiten Vertretung gefunden hat, in BOVERI's kritischen Erörterungen

zur Centrosomafrage (1901) und WILSON's Schilderung der Veränderungen, welche Seeigeleier bei Anwendung des vielbesprochenen LOEB'schen Verfahrens erleiden (1901). BOVERI hat sich auch der von mir schon 1895 ausgesprochenen Ansicht angeschlossen, daß die Individualisierung eines besonderen Teilungsorgans aus dem Kern eine Vervollkommnung des Teilungsapparats bedeute, indem, wie ich damals aneinandersetze, „hierdurch ein viel innigerer Zusammenhang in den Teilungs- und Bewegungserscheinungen zwischen Kern und Protoplasma und damit eine größere Harmonie in den Lebensfunktionen der Zelle erzielt werde“. BOVERI ist beim weiteren Verfolgen dieses Ideenganges zu der Unterscheidung von zweierlei Kernen gekommen, Centronuclei, welche in ihrem Inneren noch das Material des Centrosoma bergen und daher die Fähigkeit zu automatischer Teilung besitzen, und Nuclei, welche die Anlage zum Centrosoma verloren haben und in ihrer Teilung daher auf die Anwesenheit eines außerhalb des Kerns befindlichen Centrosoma angewiesen sind. Ich lasse es dahingestellt sein, ob diese zunächst auf theoretischen Erwägungen begründete Unterscheidung berechtigt ist. Für mich hat sie wenig Wahrscheinlichkeit. Mir will es wahrscheinlicher dünken, daß auch die Kerne, neben denen ein Centrosoma vorhanden ist, noch achromatische Kernsubstanz und damit das Material zur Bildung von Centrosomen besitzen.

Dagegen bin ich geneigt, eine von BOVERI lebhaft bekämpfte Hypothese MORGAN's mindestens für diskutabel zu erklären, nämlich die Hypothese, daß Centrosomen auch vom Protoplasma aus gebildet werden können. MORGAN (1899, 1900) fand, daß bei Behandlung von Eiern mit dem LOEB'schen Gemisch und mehreren anderen Lösungen Strahlungen unabhängig vom Eikern im Protoplasma entstehen, und zwar auch an kernlosen Eistücken, wie sie durch Schütteln unbefruchteter Eier leicht erhalten werden. WILSON hat die Angaben MORGAN's nicht nur bestätigt, sondern auch in der That im Centrum der Strahlung Körperchen gefunden, die wie Centrosomen aussahen und zugleich auch die für Centrosomen charakteristische Teilfähigkeit besitzen. WILSON (1901) erklärt dieselben mit Bestimmtheit für Centrosomen, welche aus dem kernlosen Protoplasma entstanden sind.

Nach der von mir vertretenen Ansicht, daß das Achromatin das Material der Centrosomen und zugleich auch die Grundsubstanz des Protoplasma ist, welche nach Abspaltung des Chromatins übrig bleibt, würde das Material für die Bildung von Centrosomen in dem Protoplasma vorhanden sein. Die Schwierigkeit würde für die Neu-

bildung von Centrosomen nur darin liegen, daß eine spezifische Struktur, wie ein *deus ex machina*, vollkommen neu entstände, indem Teilchen organischer Substanz sich zu einem gesonderten Körper ohne Anschluß an eine vorhandene Struktur zusammenthun würden. Diese Schwierigkeit würde beim Entstehen der Centrosomen im Anschluß an den Kern nicht vorhanden sein. Ich halte sie aber nicht für so groß, daß man Ursache hätte, den Beobachtungen und Deutungen so erfahrener und kritischer Forscher, wie WILSON und MORGAN sind, Bedenken entgegenzubringen. Auch würde dieselbe Schwierigkeit für die gleich zu besprechenden Fälle vorhanden sein, bei welchen abgegrenzte Centrosomen, Nucleolo-Centrosomen, im Innern des Kerngerüsts auftreten.

Wie verhalten sich nun rücksichtlich des Centrosoma die Protozoen? Während man bei den Metazoen Ursache hat, das Centrosoma für eine dauernde Einrichtung zu erklären,<sup>1)</sup> so daß man selten Ge-

<sup>1)</sup> Ich benutze diese Gelegenheit, um ein Mißverständnis BOVEN's richtig zu stellen. BOVEN citiert aus meiner Actinosphaerieu-Arbeit folgende, von mir beifällig gemachte Bemerkung: „Ich möchte an dieser Stelle der Erwägung Raum geben, ob man in der Neuzeit in der pflanzlichen und tierischen Histologie nicht allen sehr bereit ist, aus der Anwesenheit von Strahlung einen Rückschluß auf die Anwesenheit von Centrosomen zu machen und demgemäß etwaige, wenn auch undeutliche Strukturen als solche zu deuten, was zur Folge haben muß, daß man, die Centrosomen für Dauerorgane der Zelle erklärend, sich selbst der Möglichkeit beraubt, über ihre Entwicklung ins klare zu kommen.“ Die Bemerkung schloß ich an die Darstellung, daß bei der Richtungskörperbildung von Actinosphaerium am Kern erst eine Strahlung entsteht, ehe das Centrosom vom Kern aus gebildet wird. Welche Vorkommnisse ich im Auge hatte, erläuterte ich durch Hinweise auf das erste Auftreten von Strahlungen im Anschluß an den Kern bei reifenden Eiern, ferner bei pflanzlichen Objekten und Protozoen. Nach BOVEN wäre in dem oben citierten Satz die „Vermutung ausgesprochen, daß die Rückbildung von Centrosomen, nachdem sie ihre Funktion bei der Zellteilung erfüllt haben, und ihre Wiederbildung (aus dem Kerne) zum Zweck der nächsten Teilung eine weit verbreitete, um nicht zu sagen gewöhnliche Erscheinung in den Zellen der Metazoen sein dürfte“. Ich glaube nicht, daß die Fassung jenes Satzes zu dieser Interpretation berechtigt, zumal als ich in dem kurzen Resumé meiner Ansichten, welches ich auf der folgenden Seite gab, ausdrücklich hervorgehoben habe: „Bei Metazoen scheinen die Centrosomen Dauerorgane der Zelle geworden zu sein.“ Rücksichtlich der ausführlichen Darstellung meiner Ansichten verwies ich damals auf die Festschrift für C. GEGENBACH. In dieser führte ich den Gedanken durch, daß das Centrosoma des Spermatozoon die achromatische Kernsubstanz des Spermakerns sei, welche sich im Interesse der kompensiösen Beschaffenheit des Spermatozoon verliedtet habe, bei der Befruchtung diese Beschaffenheit beibehalte und so zum Centrosoma des befruchteten Eies werde, von welchem wahrscheinlich sämtliche Centrosomen der Gewebszellen durch Teilung abstammen.

Da nun der oben angeführte Satz zu Mißdeutungen Veranlassung gegeben

legenheit hat, seine Neuentstehung zu verfolgen, kann man es als bestimmt erwiesen ansehen, daß den Protozoen im allgemeinen das Centrosoma fehlt, daß es bei einer verhältnismäßig geringen Zahl von Formen vorübergehend gebildet wird und daß nur für die Heliozoen nach Anschluß der Actinophryiden das Centrosoma als eine Einrichtung besteht, die unter gewöhnlichen Verhältnissen vorhanden ist. Damit ergeben sich die günstigsten Bedingungen, um über Genese und morphologische Bedeutung des viel umstrittenen Körperchens in das Klare zu kommen. Es ist beachtenswert, daß die Hinweise auch hier sowohl auf Kern wie auf Protoplasma deuten. Die Genese des Centrosoma aus dem Kern ist bisher wohl für keinen Fall so sicher dargethan wie für Actinosphaerium Eichhorni, bei welchem es

---

hat, halte ich es für zweckmäßig, ausführlicher zu erläutern, was ich mit ihm sagen wollte, zumal ich den Gedankengang, den ich damals zum Ausdruck bringen wollte, nach wie vor aufrecht erhalte. Durch die Untersuchungen der Neuzeit bin ich dazu vollkommen berechtigt.

Die Frage nach der Verbreitung von Centrosomen bei Pflanzen und Tieren ist entsprechend der Schwierigkeit des Gegenstandes weit davon entfernt, geklärt zu sein. Für die Metazoen ist es wahrscheinlich — man kann sogar sagen — in höchstem Grad wahrscheinlich, daß das bei der Befruchtung in das Ei eingeführte Centrosoma durch successive Teilung die Centrosomen der Gewebszellen liefert und daß demgemäß alle Gewebszellen Centrosomen, Abkömmlinge des Spermacentrum, besitzen. Bewiesen ist dieser Satz jedoch nicht; vor allem aber ist nicht ausgemacht, ob es nicht Fälle giebt, in denen die Centrosomen schwinden, und wenn sie später wieder nötig werden, von neuem gebildet werden. Ein solcher Fall scheint im unreifen Ei gegehen zu sein, bei dem bisher noch Niemand ein Centrosoma gefunden hat, auch nicht in den Fällen, in welchen die Richtungsspindel Centrosomen besitzt. Für die Pflanzen ist die Frage nach dem Vorkommen von Centrosomen völlig kontrovers. Bei den Protozoen sind Centrosomen und centrosomenartige Bildungen in einer Reihe von Fällen sichergestellt; für keinen Fall aber ist bewiesen, daß sie Dauerorgane sind. Für manche Fälle kann sogar als ausgemacht gelten, daß die Centrosomen nur zu bestimmten Zeiten auftreten. Für die meisten Protozoen endlich ist die Existenz von Centrosomen im höchsten Grade unwahrscheinlich.

Bei dieser Sachlage — so folgere ich weiter — ist es nicht zweckmäßig, beim Suchen nach Centrosomen sich mit dem Nachweis von Strahlungen zu begnügen, vielmehr sollte ein jeder Beobachter mit der Möglichkeit rechnen, daß Strahlungen auch vom Kern oder von einem in Bildung begriffenen Centrosoma ausgeht werden können. Nur auf diesem Wege kann die Frage nach der Verbreitung und der Genese des Centrosoma zu einem sicheren Abschluß gebracht werden. Der von BOVKAI citierte Satz sollte somit gar nicht meine Auffassung über die Verbreitung der Centrosomen ausdrücken, sondern hatte nur methodologische Bedeutung. Nur insoweit kommt meine eigene Auffassung in ihm zum Vorschein, als man aus ihm entnehmen kann, daß ich die Centrosomenfrage nicht für völlig entschieden halte, nicht einmal für Metazoen.

nur während der Richtungskaryokinese beobachtet wird. Sehr wahrscheinlich ist der nukleäre Ursprung des als Centrosoma funktionierenden Centralkorns für Acanthocystis durch SCHAUDINN'S Untersuchungen geworden. Beziehungen zum Kern ergeben sich für eine Anzahl extranukleärer Gebilde, die zum mindestens den Centrosomen sehr ähnlich sind: ich verweise hier auf die Untersuchungen SCHAUDINN'S über *Paramecia* Eilhardi (1896 b) und *Oxytrhis marina* (1896 a). Schließlich kennen wir von Flagellaten (KEUTHEN 1895 und LAUTERBORN 1895) und Rhizopoden (SCHAUDINN 1895 a) intranukleäre Körper, welche den Teilungsvorgang einleiten und in dieser Hinsicht an Centrosomen erinnern.

Spärlicher sind bei den Protozoen die Hinweise auf eine intraplasmatische Entstehung von Centrosomen oder centrosomaartigen Bildungen. Ich kenne nur einen Fall, der hier herangezogen werden könnte, und dieser ist strittig. Bei der Teilung von *Noctiluca* entsteht am Kern eine „Sphäre“, eine Anhäufung feinkörnigen Materials. DOFLEIN läßt die Sphäre sich aus dem Protoplasma der *Noctiluca* bilden und sich ganz wie ein Centrosoma verhalten, sich teilen, eine Centralspindel und Polkörper für die Karyokinese bilden. Bei dieser Auffassungsweise ist es von ihm ganz konsequent gedacht, daß er die Sphären aus dem Körper von *Noctiluca* mit den MORGAN'Schen Astrosphären in kernlosen Stücken des Seeigelees vergleicht. Leider ist DOFLEIN'S Darstellung nicht ganz einwandfrei. Einmal entwickelt sich die Sphäre im unmittelbaren Anschluß an den Kern, so daß es schwer ist, die Beteiligung desselben an ihrem Aufbau auszuschließen. Ferner wird von ISHIKAWA und CALKINS behauptet, daß die besprochenen Sphaeren überhaupt nicht den Centrosomen verglichen werden können, daß die *Noctilucen* vielmehr Centrosomen besitzen, welche erst innerhalb der Sphäre gelegen und die eigentlichen Centren der Ausstrahlung seien.

Die Frage nach der Bedeutung der Centrosomen kann man jetzt nicht mehr erörtern, ohne zu den zahlreichen Untersuchungen Stellung zu nehmen, welche über den Ursprung der Flagellen, Cilien und der mit Achsenfäden ausgerüsteten Pseudopodien im Innern des Protoplasma erschienen sind. Wir begegnen hier zweierlei Einrichtungen: entweder nehmen die genannten Lokomotionsorganellen ihren Ursprung vom Kern, oder von einem besonderen Körperchen, welches dann als Centrosoma gedeutet wird. Am klarsten liegen die Verhältnisse bei Heliozoen. Die Achsenfäden von *Actinophrys* sol endigen an dem central gelegenen Kern, bei den meisten übrigen Heliozoen endigen sie an dem Centralkorn, dessen Deutung als Centrosoma, wie wir

schon gesehen haben, nicht strittig sein kann. In ganz analoger Weise beginnen die Geißeln der Flagellaten oder flagellatenähnlichen Zoosporen der Rhizopoden bald am Kern (Zoosporen der Mycetozoen, Mastigamoeba), bald an einem eigenen Körperchen (Trypanosomen, *Lambia intestinalis*). Auch für die Cilien von Wimperinfusorien und Wimperzellen ist der Beginn mit kleinen Knöpfchen an der Basis der Cilien im Innern des Protoplasma erwiesen. Alle diese Erfahrungen schließen sich zu einem einheitlichen Bild zusammen, wenn wir folgende Punkte beachten: 1. Daß das Centrosoma achromatische Kernsubstanz ist und daß daher in gewisser Hinsicht — bei allen kinetischen Vorgängen — Kern und Centrosoma für einander vikariieren können. 2. Daß das Centrakorn der Heliozoen für die gesamte Teilung des Kerns und des Körpers genau die Rolle eines Centrosoma spielt. 3. Daß bei Trypanosomen die Teilung des Basalkörperchens die Teilung der Geißel veranlaßt. Wenn wir diese drei Punkte beachten, so kommen wir zu dem Resultat, daß das achromatische Kernsubstrat, die Centrosomen und die Basalkörperchen von Wimpern, Geißeln und Pseudopodien analoge Gebilde sind, daß diesen drei Bildungen ein und dieselbe Substanz zu Grunde liegt, daß in allen drei Fällen Bewegungszentren gegeben sind, welche nicht nur Kern und Zellteilung beherrschen, sondern auch in einer noch nicht näher definierbaren Weise einen Einfluß auf die motorischen Anhänge der Zelle, die Pseudopodien, Geißeln und Wimpern ausüben.

Nachdem wir dem Centrosoma-Problem diese erweiterte Fassung gegeben haben, kehren wir noch einmal zu der Frage zurück: Können Centrosomen oder centrosomoide Bildungen sich direkt aus dem Plasma differenzieren oder müssen sie immer auf dem Umweg der Differenzierung aus dem Kern heraus entstehen? Mir will es nicht wahrscheinlich erscheinen, daß die Basalkörperchen der Cilien aus dem Kern hervorgehen. Falls sie überall vorhanden und mit den Basalkörperchen der Geißel gleicher Natur sein sollten, würde die Ansicht, daß Centrosomen direkt aus dem Protoplasma hervorgehen können, neue Stützen gewinnen. Ich stimme hier DOFFLEIN bei, welcher die Noctiluca-Geißel mit einem intraplasmatischen Gebilde, der Sphäre, in Zusammenhang bringt. Bei den rapiden Fortschritten, welche die Kenntnis dieser Dinge in den letzten Jahren gemacht hat, werden wir wohl bald sichere Aufschlüsse erhalten.

An die vorstehenden Betrachtungen über Centrosomen und centrosomenartige Körper möchte ich noch einige Bemerkungen anknüpfen. Es ist eine allgemein bekannte Erfahrung, daß sich der Abgrenzung der Centrosomen von ihrer Umgebung, dem strahlig angeordneten

Protoplasma große Schwierigkeiten entgegenstellen. In vielen Fällen ist eine solche Abgrenzung bisher nicht geglückt. Dann werden die Centrosomen, oder wie man sich dann meistens ausdrückt, die Sphären als homogene Stellen abgebildet, in welche die radial angeordneten Protoplasmazüge kontinuierlich übergehen. Ich habe selbst solche Bilder gegeben. Am auffälligsten traten mir Strukturverhältnisse, wie ich sie hier im Auge habe, an Präparaten entgegen, welche ein Schüler von mir, Herr WASSILIEFF, von unbefruchteten, durch Strychnin und Nicotin zur Entwicklung gebrachten Eiern erhalten hat. Hier kann es vorkommen, daß der gesamte Eikern als Ausstrahlungscentrum funktioniert, daß die Protoplasmastrahlen kontinuierlich in eine Art Rindenschicht des Kerns übergehen, welche ihrerseits wieder mit dem Kernreticulum innigst zusammenhängt. Durch diese und ähnliche Beobachtungen sind mir Zweifel aufgestiegen, ob man zu allen Zeiten und bei allen Objekten eine scharfe Scheidung zwischen Centrosoma und Protoplasmastrahlen durchführen kann. Nach meinen Auseinandersetzungen ist ja das Substrat des protoplasmatischen Reticulums (der Wabenwände BÜTSCHLI'S) die gleiche Substanz wie die Masse des Centrosoma. Beide Substanzen stehen in beständigem stofflichem Austausch. Wie ich in meiner Arbeit über Actinosphaerium und auch BOVERI in seiner neuesten Publikation durchgeführt hat, wechseln die Größendimensionen der Centrosomen während der einzelnen Teilungsphasen ganz außerordentlich. Die Centrosomen sind sehr klein, wenn sie sich teilen; nach der Teilung wachsen sie rasch heran, um in Vorbereitung zu einer neuen Teilung abermals eine Einbuße an Masse zu erfahren. Unzweifelhaft werden somit Partikelchen des Centrosoma an das Protoplasma abgegeben und von ihm aus neue angenommen. Es wäre sehr gut denkbar, daß bei diesen Vorgängen die Abgrenzung von Centrosoma und Protoplasma nicht nur scheinbar, sondern tatsächlich schwände, wie ja auch zwischen Spindelfasern nukleärer und protoplasmatischer Abkunft häufig keine Unterscheidung mehr gemacht werden kann.

Die Erörterung der Centrosomenfrage leitet uns vom Bau der Protozoen über zur Besprechung ihrer Vermehrungsweise, welche nichts anderes ist als eine Succession von Zellteilungen. Bei einer derartigen Besprechung sind zwei Möglichkeiten der Behandlung gegeben; entweder man muß sehr ausführlich sein und die unendlich vielen Vermehrungsarten einer genauen Analyse ihres Geschehens unterziehen, oder man muß summarisch verfahren und sich auf die wichtigsten Grundzüge beschränken. Ich entscheide mich für den

letzteren Weg und beschränke mich ferner auf die Besprechung der am Kern ablaufenden Vorgänge.

Die große Mannigfaltigkeit der Erscheinungen, welche beim Vergleich der Protozoen- und Metazoenzelle schon in der Organisation zum Ausdruck kommt, fällt bei den Vermehrungsprozessen noch mehr auf. Die Ursache hierfür ist nicht nur in der Vielgestaltigkeit der Existenzbedingungen gegeben, sondern ist zum großen Teil durch die bewundernswerte Plastizität des Kerns bedingt, im Vergleich zu welcher das verschiedene Verhalten des Protoplasmakörpers einfach genannt werden kann. Unzweifelhaft besitzt der Kern noch eine primitive Struktur, welche ihn nicht zwingt, bei der Vermehrung ganz bestimmte Bahnen einzuschlagen, wie es bei der Mitose des Metazoenkerns der Fall ist. Man kann nicht sagen „einfache Struktur“. Sehr häufig ist das Gegenteil der Fall; sehr häufig ist die freiere Bestimmbarkeit der Teilchen Ursache geworden, daß der Kern kompliziertere Formen angenommen hat, als irgeud wo im Organismenreich.

Das große Interesse, welches die Kernvermehrung bei Protozoen bietet, ist das Fortschreiten vom Regellosen zum Gesetzmäßigen, welches man erkennen kann, wenn man die bei verschiedenen Ordnungen vorkommenden Vermehrungsweisen überblickt.

Die niederste Stufe der Kernvermehrung ist wohl die Vielkernbildung, wie ich sie zuerst von Radiolarien (*Thalassicolla nucleata* (1876), *Acanthometren* (1877)) beschrieben habe, die dann später BRANDT für die gleichen Objekte bestätigt hat (1890). Die Kenntnisse dieses Prozesses sind neuerdings durch das Studium analoger Vorgänge bei Thalamophoren von SCHAUDINN (1895 b), bei Sporozoen von SCHAUDINN (1900), SIEDECKI (1898) u. A. erweitert worden. Das Gemeinsame aller diese Vorgänge ist darin gegeben, daß in einem großen, oft sogar riesigen Mutterkern zahlreiche Tochterkernanlagen entwickelt werden, welche in das umgebende Protoplasma heranastreten, während der Mutterkern zu Grunde geht. Der Prozeß selbst ist vielleicht gar kein ursprünglicher; vielleicht ist er nur eine Anpassung an besondere Lebensbedingungen, aber er setzt eine sehr primitive Kernstruktur voraus, bei welcher die wichtigen Bestandteile überall in gleichförmiger Beschaffenheit und reichlicher Menge vorhanden sind, bei welcher es wahrscheinlich auch nicht darauf ankommt, ob alle Tochterkerne gleich viel Masse erhalten. Man kann sich die Verhältnisse durch einen Vergleich verständlich machen; es ist als ob man eine Spongie in Teile zerschneidet. Diese werden, gleichgültig aus welcher Gegend und in

welcher Größe die Stücke entnommen wurden, zu normalen Schwämmen heranwachsen.

Die hier angenommene gleichförmige Kernstruktur ist bei Protozoen weit verbreitet und liegt den primitiven Formen von Zweiteilung des Kerns zu Grunde, welche bei Protozoen wohl die Regel bilden. Die Kerne sind dann gewöhnlich außerordentlich groß, reich an Masse, nicht bläschenförmig, sondern massiv, vor allem reich an Chromatin, welches das achromatische Kerngerüst vollkommen bedeckt, so daß die Kerne im gefärbten Zustand gleichförmig rot, blau, grün etc. erscheinen. Solche Kerne sind die Makronuclei der Infusorien, die Kerne vieler Flagellaten, auch mancher Rhizopoden. Sie teilen sich durch einfache Durchschnürung in zwei Stücke. Dabei können Nucleocentrosomen als besondere, Teilung anregende Körper im Innern des Kerns auftreten; es können faserige Differenzierungen des Kerngerüsts und Polplatten an den Enden des Faserkerns zu stande kommen; aber diese Anfänge komplizierter Struktur sind für die gleichförmige Verteilung des Chromatins auf die Tochterkerne von keinem Einfluß; sie stehen nur mit der bestimmten Teilungsrichtung des Kerns in Zusammenhang. Offenbar würde an dem Effekt der Kernteilung nichts wesentliches verändert werden, wenn ohne Umgruppierung der Teilchen der Kern in einer anderen Richtung sich zur Teilung strecken würde oder eine Trennung in Teilstücke von ungleicher Größe stattfände. Derartiges kommt daher auch vor, erstes im natürlichen Zustand bei den Knospungsprozessen der Acineten, besonders der Podophryen und Epheloten, bei denen die jungen Kerne als seitliche Sprosse senkrecht zur Längsachse des Kerns hervorwachsen, letzteres künstlich hervorgerufen bei den Zerschneidungsversuchen der Infusorien. Wenn man einen Stentor in zwei Teile zerschneidet, macht es nichts aus, ob dem einen Teilstück mehr Anschwellungen des rosenkranzförmigen Kerns zuerteilt werden als dem anderen.

Bei den besprochenen Kernformen ist eine Organisation des Chromatins vorhanden, aber eine sehr primitive. Die Organisationseinheiten sind in kleinsten Körnchen gegeben, den PFITZNER'schen Mikrosomen, die bei der Teilung selbst nicht mehr zerlegt, sondern nur auf die Tochterkerne verteilt werden.

Wir haben nun im Lauf der letzten Jahrzehnte eine Menge die Karyokinese der Metazoen vorbereitende Kernteilungsformen der Protozoen kennen gelernt. Es werden dabei Verbesserungen bewerkstelligt im Bau des achromatischen Spindelkörpers,

der Chromatinteile und schließlich auch durch die Entwicklung von Centrosomen.

Die primitivste Form der Spindelfaserung ist ein in einer bestimmten Richtung gestrecktes Netzwerk. Dominierende Entwicklung der Längszüge des Netzes führt uns zu Spindelfasern, wie sie bei *Actinosphaerium* z. B. vorkommen, deutlich differenzierten Längsfäden, welche aber durch zarte Querbrücken mit einander verbunden sind. Gänzlicher Schwund der Querbrücken leitet über zu Formen der Spindeln, bei denen völlig isolierte Fasern von Pol zu Pol verlaufen. Am besten ist dies zu sehen an den Nebenkernspindeln der Infusorien.

Auch kommt es schon bei den Protozoen zur Ausbildung einer protoplasmatischen, sich der nuklearen zngesellenden Spindel. Die ersten Andeutungen hierzu sind in den Polkegeln des *Actinosphaerien*-kerns gegeben, welche in ähnlicher Weise bei *Actinophrys* und *Amoeba binucleata* wiederkehren. Hier ist noch eine scharfe morphologische Trennung zwischen nuklearem und protoplasmatischem Abschnitt der Spindel vorhanden, welcher auch ein Unterschied in der Funktion entspricht. Wenn letztere auch noch nicht ganz klar gestellt ist, so ist es doch wahrscheinlich, daß das Wachstum und die Teilung des Kerns nur von dem nuklearen Abschnitt ausgeht, während die Polkegel zur Seite gedrängt und zusammengepreßt werden. Die Polkegel scheinen somit nur einen trophischen Einfluß auszuüben. Dagegen verschmilzt bei einkernigen Heliozoen nuklearer und protoplasmatischer Teil der Spindel zu einem einheitlich wirkenden Apparat, womit dann Zustände geschaffen werden, welche an die Metazoen erinnern. Da bei einkernigen Heliozoen die Kernteilung unter dem Einfluß von Centrosomen abläuft, scheint das Vorkommen der letzteren mit der Entwicklung einer protoplasmatischen Spindel im Zusammenhang zu stehen. Hiermit soll nicht gesagt sein, daß das Vorkommen von Centrosomen den protoplasmatischen Teil der Kernspindel notwendig macht, sondern nur daß es seine Entwicklung ermöglicht. In letzter Hinsicht kommen zwei Punkte in Betracht: 1. Nicht immer liegt das Centrosoma bei der Kernteilung der Kernmembran unmittelbar an; oft ist ein Zwischenraum vorhanden, welcher durch die Interpolation von protoplasmatischen Spindelfasern ausgefüllt werden muß. 2. Die Einwirkung des Centrosoma auf das Protoplasma ermöglicht erst durch Abspaltung des Chromatins eine Umwandlung des Protoplasmagerüsts in eine mit dem Kerngerüst übereinstimmende und in gleichem Sinne wirkende Substanz.

Von großem Interesse ist die Art, in welcher sich die Vervoll-

kommung des Kernteilungsapparats hinsichtlich des Chromatins äußert. Die Masse desselben wird beschränkt; seine Organisation vervollkommenet zur Bildung von Chromosomen. Während bei chromatinreichen Kernen (Infusorien und Flagellaten) die Spindelfasern in ganzer Länge mit Chromatinkörnchen bedeckt sind, tritt bei typischen Kernspindeln eine Beschränkung der Chromatinteilchen auf den Spindeläquator ein, wo sie in der Richtung der Spindelfasern angeordnet bei der Teilung in zwei Gruppen auseinanderweichen (Nebenkernspindeln der Infusorien). Ich habe den Eindruck gewonnen, daß sehr häufig in der Neuzeit für derartige Reihen von Körnchen mit Unrecht der Name „Chromosomen“ angewandt wird. Nach meiner Meinung hat man nur dann ein Recht, von Chromosomen zu reden, wenn die Chromatinkörnchen sich dicht zusammenfügen und auf diese Weise Einheiten liefern, welche durch einen besonderen Teilungsakt zu Tochterchromosomen halbiert werden (Actinosphaerium). Ein weiterer Schritt der Vervollkommnung läßt die Chromosomen im Kerninnern entstehen, ehe noch die Umbildung zur Spindel eingetreten ist (Richtungskaryokinese von Actinosphaerium). Damit sind die Chromosomen Einheiten geworden, welche in ihrer Entwicklung vom Zustand des Kernreticulums bis zu einem gewissen Grad unabhängig geworden sind. Diese Unabhängigkeit kommt bei Metazoen häufig darin zum Ausdruck, daß die Chromosomen sich proprio motu durch Teilung vermehren und schon gespalten sind, ehe sie in die Äquatorialplatte eintreten. Wie es Kernteilungen giebt, die den zugehörigen Protoplastateilungen vorauseilen, so vermehren sich die Chromosomen unabhängig vom Kerngerüst. Bei Protozoen sind verfrühte Teilungen der Chromosomen äußerst selten. Mir scheint kein Fall einwandfrei bewiesen zu sein mit Ausnahme der von BORGERT (1896, 1900) und KARAWEJEW (1895) untersuchten Kernteilung von Aulacantha. Hier spalten sich die zu vielen Hunderten vorhandenen schleifenförmigen Chromosomen lange, ehe sie in die Äquatorialplatte eintreten, nach BORGERT soll sogar eine doppelte Längsspaltung eintreten, von denen jedoch nur eine Bestand hat. Mit dieser hohen Entwicklung der Chromosomen kontrastiert bei Aulacantha die mangelhafte Ausbildung des Spindelkörpers. Man kann daraus schließen, daß nur ein lockerer Zusammenhang zwischen der Differenzierung der achromatischen und chromatischen Kernstrukturen besteht.

Auf die Centrosomen brauche ich an dieser Stelle nicht noch einmal einzugehen; ich habe das Nötige hierüber schon bei der Besprechung der Zellstruktur und der Entwicklung der Spindelfasern gesagt.

Eine auffallende Erscheinung bei der Vermehrung der Protozoen ist der lose Zusammenhang zwischen Kernteilung und Protoplasmatteilung. Selbst in den Fällen, in denen die wichtigen Vermittlungsorgane zwischen Protoplasma und Kern, die Centrosomen, zur Ausbildung gelangen, ist nicht immer die Kernteilung von Protoplasmatteilung begleitet. Im Körper encystierter Gregarinen teilen sich die Kerne rasch hinter einander und so entsteht eine vielkernige Protoplasma- masse, ehe die Abfurchung in Sporoblasten erfolgt. Gerade bei diesen Kernteilungen der Gregarinen aber sind die schönsten Centrosomen entwickelt, wie sie bei Metazoen nicht schöner beobachtet werden. Ich kenne diese Verhältnisse durch noch nicht veröffentlichte Untersuchungen meines Assistenten, Herrn Dr. SCHEEL, über *Monocystis magna* des Regenwurms. Ebenso berichten BRAZEK und LEGER über Centrosomen von *Stylorhynchus*, so daß sie bei Gregarinen allgemein verbreitet zu sein scheinen. Wenn es schon bei Anwesenheit von Centrosomen zu vielkernigen Zuständen kommt, um wie viel häufiger müssen dieselben bei den keine Centrosomen besitzenden Protozoen sein, welche die Regel bilden. Und so giebt es denn eine Menge Arten, welche während der größten Teile ihres Lebens, nicht nur vorübergehend während der Fortpflanzung, vielkernig sind. Unter diesen Verhältnissen ist es für die Protozoenkunde von besonderer Bedeutung, zu entscheiden, ob man vielkernige, sonst aber einheitliche Protoplasma- massen, noch eifache Zellen nennen darf.

Diese Frage ist bekanntlich zuerst von HAECKEL durch seine Lehre vom Syncytium, neuerdings wiederum von SACHS durch die Energidentheorie angeregt worden. SACHS versteht „unter einer Energide einen einzelnen Zellkern mit dem von ihm beherrschten Protoplasma, so zwar daß ein Kern und das ihn umgebende Protoplasma als ein Ganzes zu denken sind, und dieses Ganze ist eine organische Einheit, sowohl im morphologischen, wie physiologischen Sinne“. „Zu einem gewissen minimalen Quantum Protoplasma gehört ein Zellkern; wenn das Protoplasmaquantum sich vermehrt, sind auch mehrere Zellkerne nötig, um seine Energie zu unterstützen.“ „Wo die Lebensverhältnisse es gestatten, da sammelt sich um einen Kern das zugehörige Quantum Protoplasma und die so gebildete Energide wird frei.“ „Aber die Euergiden brauchen sich nicht so scharf von einander abzugrenzen, so daß man ihre Grenzlinien direkt in dem Protoplasma sieht; die Kerne liegen dann in einem scheinbar homogenen Protoplasma angeordnet in den vielkernigen Zellen.“ Den Ausdruck „Zelle“ gebraucht hier SACHS in seiner ursprünglichen Be-

dentung für eine von einer Membran abgegrenzte räumliche Einheit, nicht im Sinne des „Elementarorganismus“ der neueren Histologie. Der Elementarorganismus ist für ihn die Energide; eine „vielkernige Zelle“ daher ein Multiplex von Energiden. „Werden einzelne Zellen sehr groß, so entstehen in ihr zahlreiche Energiden.“

Die Zustimmung, welche die Energidenlehre, so weit ich die Verhältnisse beurteilen kann, in Kreisen der Botaniker gefunden hat, gründet sich im wesentlichen wohl darauf, daß SACHS in ähnlicher Weise, wie es vor längerer Zeit M. SCHULTZE gethan hat, aus dem Begriff des Elementarorganismus alles accidentelle, die „Plasma-produkte“ M. SCHULTZE'S, die Zellmembran und alle Zelleinschlüsse mit Ausnahme von Kern und Centrosoma ausgeschieden hat. In dieser Hinsicht deckt sich der Begriff „Energide“ mit dem Begriff „Zelle“, wie er sich im Widerspruch zum ursprünglichen Sinn des Wortes in der tierischen Biologie entwickelt hat. Der betreffende Teil der SACHS'schen Erörterungen hat für uns keine Bedeutung, da er von allen einsichtigen Histologen und Zoologen schon lange als richtig anerkannt wird; ich habe daher die einschlägigen Sätze auch nicht citiert. Ich habe nur die andere Seite der Energidenlehre berücksichtigt, welche das Individualitätscentrum des Elementarorganismus in den Kern verlegt und dabei Kern und umgebendes Protoplasma wie eine festgefügte Einheit auffaßt, deren Wachstum von einer bestimmten Größe ab nur möglich ist, wenn eine Kernvermehrung eintritt. Die in ihr enthaltene Definition des Elementarorganismus als eines Protoplasmaeklumpchens mit nur einem Kern, ist nach meiner Ansicht unannehmbar für jeden, der sich mit Protozoen, also den Organismen, bei denen allein Vielkernigkeit weite Verbreitung besitzt, intensiver beschäftigt hat.

SACHS nimmt in seiner Energidenlehre ein bestimmtes Verhältnis des Wachstums der Zelle zur Zahl der Kerne (Energiden) an. Dies ist nur in sehr beschränktem Sinne zutreffend. Richtig an dem Gedanken ist nur, daß bei funktionierenden Zellen — für Eier gilt der Satz auch in dieser beschränkten Fassung nicht — ein bestimmtes, wahrscheinlich in engen Grenzen schwankendes Verhältnis zwischen Masse des Protoplasma und Masse der Kernsubstanz eingehalten sein muß. Aber dies Verhältnis kann in ganz verschiedener Weise gewahrt werden, entweder durch eine Vermehrung des Kerns unter Beibehaltung der geringen, jungen Individuen zukommenden Größe desselben, oder durch enormes Wachstum des Kerns unter Wahrung der Einzahl. Sehr instruktiv sind in dieser Hinsicht die Radiolarien. Eine mehrere Millimeter große *Thalassicolla* hat einen einzigen riesigen

Kern, eine sehr viel kleinere nur Bruchteile von Millimeter messende Sphärozoentralkapsel Hunderte von kleinen Kernen. Die Kerngröße wechselt somit bei nahe verwandten Arten im Verhältnis von eins zu vielen tausend. Das gleiche Quantum von Leistung kann von einem einzigen Riesenkern oder von vielen tausend kleinen Kernen geleistet werden. Noch günstiger werden die Bedingungen für Fortdauer der Einkernigkeit, wenn die Struktur des Kerns Verästelung gestattet. Denn durch Kernverästelung wird bei großen Zellen dasselbe erreicht wie durch Vielkernigkeit: Verteilung der Kernsubstanz in die entlegensten Territorien der Zelle und Vergrößerung der eine innige Wechselwirkung ermöglichenden Oberfläche. Ein geradezu klassisches Beispiel hierfür ist das *Dendrosoma radians*, eine mehrere mm. große Suctorie, welche trotz der verästelten und daher für Fortbestand der Einkernigkeit ungünstigen Beschaffenheit des Körpers einen einzigen Kern bewahrt, weil dieser mit Ausläufern in alle Äste und Zweige des Tiers eindringt.

Auch die zweite Annahme von SACHS, daß der Kern mit seiner protoplasmatischen Umgebung eine feste „organische Einheit“ bildet, ist nicht nur willkürlich, sondern widerspricht sogar der Erfahrung. Bei einem vielzelligen Protozoon ist vollkommener Austausch innerhalb des Protoplasma möglich; Material, welches in einem bestimmten Zeitpunkt um Kern a liegt, findet sich nach einiger Zeit im Umkreis der Kerne b oder c u. s. w. Hierin unterscheidet sich ein vielkerniges Protozoon erheblich von einem vielkernigen, superfiiziell sich furchenden Insektenei, bei welchem eine bestimmte Architektur der Kernverteilung wenn auch nicht bewiesen, so doch wahrscheinlich ist. Auch wirkt ein Kern nicht nur auf seine Umgebung, sondern weithin auf entfernte Territorien des Zellkörpers. Bei einer *Thalassicolla* funktionieren die Pseudopodien auf mehrere Millimeter Distanz vom Kern; sie besitzen Klebkraft und verdauende Kraft und üben somit Funktionen aus, welche nur unter Beeinflussung durch den Kern möglich sind. Das ist sicherlich nicht so zu verstehen, daß das „nukleisierte“ Protoplasma — wir wollen unter diesem Namen Protoplasma verstehen, welches die zur Funktion nötige, vom Kern ansgehende Beeinflussung erfahren hat — vom Kern nach der Peripherie abströmt und immer wieder durch der Nukleisierung bedürftiges Protoplasma ersetzt wird. Vielmehr ist wohl das Protoplasma zu jeder Zeit in allen Teilen nukleisiert. Wie rasch sich viele durch den Kern angelöste Vorgänge weithin im Protoplasma verbreiten, wird am besten durch die Befruchtungsvorgänge bewiesen. Mit welch

enormer Geschwindigkeit breitet sich im Ei die Auslösung aus, durch welche die Bildung der Dottermembran ermöglicht wird.

In den Anseinandersetzungen, mit denen SACHS seine Energidenlehre begleitet, spielt eine wichtige Rolle, daß manche einzelligen Siphoneen, welche Hunderte von Kernen in ihrem Protoplasma enthalten, sich ganz wie vielzellige Pflanzen verhalten, indem ihr Körper, wie z. B. bei *Caulerpa prolifera*, sich in Wurzeln, Stengel und Blätter differenziert. REINKE ist schon mit Recht gegen diese Beweisführung aufgetreten. Bei Protozoen, welche nur einen Kern haben, und so auch im Sinne von SACHS nur eine Energide sind, sehen wir noch viel kompliziertere Differenzierungsprozesse auftreten: ich erinnere an die einkernige *Erythroopsis agilis*,<sup>1)</sup> welche an einem Ende ein kompliziertes Auge, am anderen Ende einen Muskelstiel entwickelt hat, an die Ciliaten, welche Muskelstreifen, Cytostome, Cytopygen, gesetzmäßig angeordnete äußerst komplizierte Wimperbüschel, ab und zu wenn auch selten Nesselkapseln erzeugen und das alles unter der Einwirkung eines einzigen funktionierenden Kernes.

Man könnte zu Gunsten der Energidenlehre noch geltend machen, daß eine vielkernige Zelle potentiell eine Vielheit von Zellen sei, und darauf hinweisen, daß man künstlich einzelne Protoplaststücke mit nur einem Kern ablösen kann und daß diese dann weiter leben. Indessen ein solches Experiment beweist nichts. Denn man kann auch ein einkerniges Infusor zerschneiden. Geht der Schnitt durch den Kern und verträgt der Kern die Teilung, so bleibt jedes Teilstück am Leben. Ein Kernstück, welches zu klein ist, als daß es unter normalen Umständen durch Teilung entstehen könnte, kann so losgerüst werden und einem Bruchstück des Protoplastkörpers dauernde Existenz ermöglichen.

Aber ich gehe noch einen Schritt weiter; man braucht sich nicht damit zu begnügen, daß man die Argumentationen zu Gunsten der Energidenlehre bekämpft, man kann die Undurchführbarkeit der Lehre direkt beweisen. Ich will hier nur drei Punkte hervorheben.

1. Die ciliaten Infusorien haben bekanntlich zweierlei Kerne, einen funktionierenden Kern und einen Geschlechtskern. Ist nun ein *Paramecium* mit einem Hauptkern und einem Geschlechtskern eine Doppelenergide? Das ist nicht denkbar, wenn man zum Begriff einer Energide fordert, daß jeder Kern sein besonderes Protoplasma habe.

<sup>1)</sup> Ich benutze diese Gelegenheit, um darauf aufmerksam zu machen, daß offenbar die verschiedenen Arten der von SCHÜTT beschriebenen Gattung *Ponchetia* in das von mir aufgestellte Genus *Erythroopsis* gehören. Die Einreihung unter die Dinoflagellaten scheint mir richtig. Was ich als Muskelstiel beschrieben habe, wäre dann eine zu gewaltiger Kontraktilität entwickelte Geißel, der Spiralfaden am vorderen Ende die zweite Geißel.

Denn hier hat jeder Kern Anteil am ganzen Protoplasma, ein jeder in seiner Weise. Wir haben wohl zwei Kerne, aber nur ein Protoplasma, welches sich in keiner Weise auf die Kerne verteilen läßt. Wollte man nun für jeden Kern gleichsam ein besonderes Konto führen, so käme man zu der Ungereimtheit, daß manche Infusorien, wie z. B. die Paramäcien und Stentoren, welche einen Hauptkern, aber zwei bis viele Nebenkern haben, nach den Hauptkernen nur einer, nach der Zahl der Nebenkern mehreren Energiden entsprechen würden.

2. Nach allen unseren Erfahrungen über Kern und Zellteilung konzentriert sich nächst der Protoplasmaänderung der Individualitätsbegriff am meisten im Centrosoma, wo ein solches vorhanden ist. Fast stets führt Zweiteilung des Centrosoma zur Zweiteilung der Zelle. Nun gibt es aber Heliozoen, welche ein einziges Centrosoma haben und somit unzweifelhaft nur als eine einzige Einheit angesehen werden können, bei denen gleichwohl viele Kerne vorhanden sind. Ich erinnere an die von SASSAKI beschriebene *Gymnosphaera albidula*.

3. Die Energidenlehre setzt voraus, daß der Kern bei allen Organismen ein gut individualisiertes Formelement ist. Bei Pflanzen und Metazoen scheint das ja auch immer der Fall zu sein; bei letzteren könnten nur manche verästelte Kerne der Insekten Schwierigkeiten machen. Bei Protozoen dagegen ist es mit der Kernindividualität häufig schlecht bestellt. Das würde, wenn meine in diesem Aufsatz vorgetragene Auffassung richtig ist, bei allen Rhizopoden mit Chromidialnetz der Fall sein. Hier kann ein einheitliches Chromidialnetz sich mit einem Multiplum von Kernen kombinieren und andererseits ein einheitlicher Kern mit einem in viele Stücke zerfallenen Chromidialapparat. Aber auch aus dem Kreis feststehender und unanfechtbarer Befunde ergeben sich gegen strikte Durchführung des Individualitätsbegriffes nach den Kernen große Schwierigkeiten. Besonders bei Ciliaten-Infusorien wird der Kern oft rosenkranzförmig eingeschnürt oder in zwei weit getrennte, nur durch ein dünnes Fädchen verbundene Stücke gesondert. Wahrscheinlich wird dadurch eine Vergrößerung der wirksamen Oberfläche bezweckt. Dasselbe Prinzip wird bei manchen Ciliaten noch weiter fortgeführt und es kommt schließlich dahin, daß der Kern in viele einzelne Stücke zerfällt, als wäre er pulverisiert. Bei der Teilung des Infusors pflegen dann bei den meisten Arten die Stücke zu einem einheitlichen, nimmehr zur Teilung schreitenden Kern zu verschmelzen. Das ist aber nicht immer der Fall; die Verschmelzung kann ausbleiben, das Infusor sich in Tochtertiere teilen, die gleich von Anfang

viele unregelmäßige Kernteile enthalten. Mag man solche Fälle drehen und wenden wie man will, eine feste Entscheidung der Kernindividualität ist hier unmöglich, geschweige denn, daß man die Zahl der Energiden nach dem Verhalten des Kerns bestimmen könnte.

Ich habe die vorstehenden Auseinandersetzungen über den Anteil des Kerns an der Individualisierung der lebenden Substanz etwas ausführlicher gehalten, weil in der Neuzeit selbst hervorragende Biologen über die Stellung des Kerns in der Zelle Anschauungen huldigen, die wohl sicher über das Ziel hinausschießen. In früheren Zeiten hat man bei der Besprechung der Zellen den Kernen eine gleichgültige Rolle zugeschrieben. In der Neuzeit ist man in das entgegengesetzte Extrem verfallen. Unter dem Druck der vielen Entdeckungen, welche die große Bedeutung der Kerne für die Vererbung und für die Funktionen der Zelle nachwiesen, ist man geneigt, überall den Kern in den Vordergrund zu stellen. Haben doch hervorragende Forscher sich in dem Sinne ausgesprochen, daß man sich eher lebende Kerne ohne Protoplasma, als Protoplasma ohne Kern vorstellen könne. Wie ich oben schon gelegentlich hervorgehoben habe, werden mit solchen Ideen ganz unbewiesene Vorstellungen in die Zellenlehre hineingetragen. Die vielen Entdeckungen der Neuzeit haben in keiner Weise den alten Satz erschüttert, daß das Protoplasma der Träger der Lebensfunktionen ist. Neu hinzugekommen ist nur das Eine, daß diese Funktionen unter dem bestimmenden Einfluß des Kerns erfolgen. Wenn somit nach wie vor das Protoplasma als der Lebensherd angesehen werden muß, so hängt die Einheitlichkeit desselben ausschließlich davon ab, inwieweit die Protoplasmamasse in zwei oder mehr Stücke gesondert ist, oder mit anderen Worten, wie breit die Verbindungen sind, welche zwischen den gesonderten Stücken vorhanden sind, ob sie ganz fehlen oder so unbedeutend im Vergleich zur Gesamtmasse sind, daß man sie vernachlässigen kann.

Ich möchte das Gesagte durch einen Vergleich erläutern, der nicht vollkommen zutrifft, aber doch gerade in den Punkten, auf die es uns ankommt. Ich möchte die einkernige Zelle einer absoluten Monarchie vergleichen; die Leistungen eines solchen Staatswesens gehen von der Masse des Volkes aus, die Direktiven vom Monarchen. In entsprechender Weise kann man eine vielkernige Zelle eine Oligarchie nennen. Die Leistungen gehen hier nach wie vor von der Gesamtheit aus; diese bildet in Bezug auf die Leistungsfähigkeit nach wie vor eine geschlossene Einheit. Nur im Austeilen der Direktiven ist eine Vielheit getreten, die aber nach einem gemein-

samen durch das Ganze bestimmten Prinzip wirkt. An der Einheitlichkeit eines Staatswesens würde selbst dann nichts geändert werden, wenn die „Oligarchen“ eine Arbeitsteilung in den führenden Rollen eintreten ließen, der eine die Leitung der kriegerischen, ein anderer die der religiösen, ein dritter die der kommerziellen Leistungen übernehme. Das wäre ein Zustand, mit dem man die Arbeitsteilung einer Infusorienzelle mit ihren zweierlei Kernen vergleichen könnte.

Für das Natürliche der Auffassung, daß eine zusammenhängende Protoplasmamasse eine einzige elementare Einheit ist, ist die Protozoenorganisation ein einziger großer Beweis. Den Lebenserscheinungen eines Protozoen kann man nicht ansehen, ob das Tier einkernig oder vielkernig ist. Durch die Vielkernigkeit wird weder die Einheitlichkeit seiner Funktionen modifiziert, noch auch eine erhöhte Leistungsfähigkeit herbeigeführt. Die Differenzierungsmöglichkeit bleibt bei vielkernigen Zellen in die engen Grenzen einkerniger Zellen eingeeengt. Erst wenn die Trennung auf das Protoplasma übergreift und viele getrennte Plasmaklumpchen, viele unabhängige Lebensherde geschaffen werden, beginnt eine neue, eigenartige, zu Höherem führende Entwicklungsrichtung. —

Ich habe in der vorliegenden Abhandlung durchzuführen versucht, daß sich im Zellenleben sehr bedeutsame Unterschiede ergeben, wenn man Protozoen und Metazoen mit einander vergleicht. Mit dem, was ich über Zell- und Kernteilung gesagt habe, kann ich wohl auf allgemeine Zustimmung rechnen, wenigstens bei allen denen, welche sich eingehender mit der Kernteilung der Protozoen befaßt haben. Anders steht es mit dem, was ich über die Zellstruktur der Protozoen und im Anschluß hieran über Zellstruktur im allgemeinen gesagt habe. Hier ist zu erwarten, daß ich manchem Widerspruch begegnen werde, sowohl von seiten derer, welche den von mir beschriebenen Verhältnissen eine andere Deutung geben, als auch von seiten derer, welche die aufgeworfenen Fragen nicht für spruchreif erklären. Ich möchte daher an dieser Stelle besonders betonen, daß es mir mit meinen Darlegungen in erster Linie darauf ankam, einmal zu einer gründlichen und methodischen Erörterung des Problems anzuregen, in wie weit im Zellenbau zwischen Protozoen und Metazoen Übereinstimmung herrscht. Wir können dieser Erörterung nicht mehr aus dem Wege gehen, nachdem wir angefangen haben, auf experimentellem Wege die physiologische Bedeutung der einzelnen Zellteile zu prüfen. Wir bedürfen für unsere Experimente einer gesicherten morphologischen Wertung dieser Teile. Was ich oben mitgeteilt habe, ist mindestens geeignet, Zweifel zu erwecken, daß

wir schon zu einer gleich sicheren Deutung der im Protozoenkörper vorkommenden Strukturen gelangt sind, wie bei den Metazoen.

In der Neuzeit steht im Vordergrund des Interesses die Frage nach dem Wechselverhältnis von Kern und Protoplasma; es gilt zu entscheiden, welche Funktionen des Zellkörpers ohne die Mitwirkung des Kernes möglich sind, welche Funktionen durch seine Entfernung ganz oder bis zu einem bestimmten Grad in ihrem Zustandekommen behindert werden. Man hat zu diesem Zweck den Kern aus der zur Untersuchung dienenden Zelle (Eier von Metazoen, ganze Protozoen) entfernt und die darauf folgenden Erscheinungen geprüft. Ist man nun sicher, daß man, wenn man ein Protozoon seines Kerns beraubt hat, auch alle die funktionell wichtigen Substanzen entfernt hat, welche im Kern der Metazoenzelle enthalten sind? Das ist keineswegs der Fall. Bei den Infusorien könnten die Nebenkernkerne, bei den Heliozoen die Chromidien oder die nukleolare Marksubstanz, bei Monothalamien das Chromidialnetz im Protoplasma zurückgeblieben sein und dauernd oder vorübergehend Funktionen erfüllen, welche dem Metazoenkern zukommen. Bei Monothalamien wäre jetzt schon diese Frage experimenteller Prüfung zugänglich. Wenn man geeignete Arten wählte, wäre es möglich durch Zerschneiden 1. rein protoplasmatische Körper, 2. protoplasmatische Körper mit Chromidialnetz zu erhalten und deren Verhalten zu prüfen. Dagegen ist es bei der innigen Vereinigung von Kern und Chromidialnetz sehr zweifelhaft, ob es möglich sein wird, das letztere allein zu eliminieren und so mit Tieren zu experimentieren, welche nur aus Kern und Protoplasma bestehen.

Die so viel benutzte Methode, durch Zerschneiden kernfreie Stücke zu erhalten und diese auf ihre Leistungsfähigkeit zu prüfen, ist aber nicht das einzige experimentelle Verfahren, welches uns bei Protozoen zur Verfügung steht. Ein anderer Weg würde es sein, bestimmte Existenzbedingungen beim Experiment einzuführen und zu verfolgen, in wie weit sich bei unverletzten Tieren die einzelnen Zellteile unter dem Einfluß dieser Bedingungen, unter dem Einfluß von Licht, Wärme und anderen physikalischen und chemischen Agentien, vor allem aber bei der Ausübung der Lebensfunktionen verändern. Nach meinen Erfahrungen kann man ganz gewaltige Veränderungen im Wechselverhältnisse von Kern und Protoplasma bewirken, wenn man außergewöhnliche Bedingungen der Ernährung schafft, sei es durch fortgesetzte Hungerkultur, sei es durch übermäßige Fütterung, sei es schließlich durch raschen Übergang von der einen zur anderen.

Derartige Untersuchungen über die funktionellen Veränderungen

der Zellteile der Protozoen werden in der Zukunft vielleicht noch einmal zur Lösung wichtiger Probleme der Befruchtung beitragen. Als ein sicheres Ergebnis der Forschungen der letzten Jahrzehnte können wir den Satz betrachten, daß das Wesentliche der Befruchtung ausschließlich in der Verschmelzung zweier Individualitäten oder Individualitätsanlagen zu einer neuen Individualität gegeben ist, daß die Befruchtung dagegen als solche keinen Einfluß auf die Fortpflanzung hat. Bei den vielzelligen Tieren sind zwar die Vorgänge der Befruchtung stets mit den Vorgängen der Fortpflanzung kombiniert, weshalb man von geschlechtlicher Fortpflanzung spricht. Diese Kombination zweier ihrem Wesen nach verschiedenartiger Vorgänge hat aber nur dariu seinen Grund, daß eine vollkommene Verschmelzung zweier Organisationen allein auf dem Stadium der Einzelligkeit möglich ist, ein Zustand, welcher bei vielzelligen Tieren nur während der Fortpflanzung erreicht wird. Bei den Protozoen sind diese Einschränkungen nicht gegeben; bei ihnen kann daher die Befruchtung in den verschiedensten Entwicklungsperioden eintreten, ganz unabhängig von der Vermehrung (Infusorien), in einer die Vermehrung behindernden Weise (bei vielen Protozoen mit Dauercysten), öfters auch in einer dieselbe befördernden Weise (Noctiluca, Sporozoen). Bei den Protozoen tritt uns somit der Befruchtungsprozeß ungetrübt von anderweitigen Begleiterscheinungen entgegen.

Dazu kommt ein zweiter Punkt. — Wir wissen, daß bei den Metazoen eine Souderung eingetreten ist — um mich der WEISSMANN'schen Terminologie zu bedienen — in somatische Zellen und Geschlechtszellen. Meist wird schon frühzeitig während der Embryonalentwicklung das Material der Geschlechtszellen gesondert, so daß die Differenzierung derselben in hohem Grad unabhängig von äußeren Bedingungen ist. Auch in den Fällen, in denen für gewöhnlich die Geschlechtsprodukte fehlen und ihre Ausbildung offenbar an bestimmte Existenzbedingungen gebunden ist, wie z. B. bei Hydra, den Naideen etc., ist es nicht wahrscheinlich, daß ein unmittelbarer Einfluß der Existenzbedingungen gewisse Zellen zu Sexualzellen werden läßt; viel wahrscheinlicher ist es, daß die Umbildung in dem durch die Existenzbedingungen hervorgerufenen besonderen Zustand des gesamten Organismus begründet ist. Auch hier ergeben sich bei Protozoen ursprünglichere Verhältnisse, unmittelbare Zusammenhänge zwischen somatischer und geschlechtlicher Tätigkeit. Dieselbe Zelle, welche kurz zuvor die Tätigkeit eines selbständigen Organismus erfüllte, schränkt dieselbe ein und wird Geschlechtszelle. Man sollte meinen, es müßte durch verschärfte

Beobachtung und verfeinerte Untersuchungsmethoden möglich sein, die morphologischen Veränderungen, welche die Befruchtungsbedürftigkeit hervorrufen, und weiter die Lebensbedingungen, welche jene morphologischen Veränderungen veranlassen, zu ermitteln.

Bei den meisten Protozoen wird die befruchtete Zelle direkt wieder zum funktionierenden Organismus. Damit ist die Möglichkeit gegeben, frisch befruchtete Tiere und solche, bei denen die Befruchtung schon vor längerer Zeit stattgefunden hat, mit einander zu vergleichen und zu erforschen, ob Unterschiede im Bau und in der Energie der Lebensfunktion zwischen beiden vorhanden sind. Besonders günstige Vergleichsobjekte sind in dieser Hinsicht die Infusorien, weil man hier die Befruchtung künstlich verhindern kann, indem man frisch kopulierte Tiere trennt und gesondert aufzieht; man hat hier die Möglichkeit, Parallelkulturen anzustellen von Tieren derselben Zucht, von denen die einen an der Konjugation verhindert wurden, die anderen die Konjugation zu Ende geführt haben. Man kann hier die Lebensprozesse von Organismen vergleichen, die vollkommen übereinstimmen, mit Ausnahme, daß die einen befruchtet wurden, die anderen nicht.

So eröffnet sich uns bei den Protozoen die Aussicht auf experimentelle Prüfung der Befruchtungsvorgänge in einer Mannigfaltigkeit, wie es bei Metazoen nicht möglich ist, und damit weiter die Aussicht, das den Befruchtungsprozeß umgebende Dunkel aufzuhellen und seine Bedeutung für die Organismenwelt klar zu stellen. Aber auch für diese Untersuchungen ist eine genaue Wertung der einzelnen Zellbestandteile Vorbedingung.

---

### Litteratur.

- BOBERT, A. (1896): Zur Fortpflanzung der triplyleen Radiolarien. Zool. Anz. Bd. 19 S. 307–311.
- Derselbe (1900): Untersuchungen über die Fortpflanzung der triplyleen Radiolarien, speziell von *Aulacantha scolymantha*. Zool. Jahrb. Bd. 14 S. 203–276.
- BRANDT (1890): Radiolarienstudien. Mitteil. Ver. Schlesw.-Holst. Ärzte Heft 12.
- BOVERI, TH. (1901): Über die Natur der Centrosomen. Jenaische Zeitschr. Bd. 33 S. 1–221.
- BÜTSCHLI, O. (1890): Über den Bau der Bakterien und verwandter Organismen. Leipzig (Engelmann) 1890.
- Derselbe (1895): Weitere Ausführungen über den Bau der Cyanophyceen und Bakterien. Leipzig 1895.
- DOFLEIN, F. (1900): Zur Morphologie und Physiologie der Kern- und Zellteilung. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog., Bd. 14 S. 1–60.

- FÖTTINGER, A. (1881): Recherches sur quelques infusoires nouveaux. Arch. Biol. Bd. 2 S. 345—378.
- GRUBER, A. (1887): Weitere Beobachtungen an vielkernigen Infusorien. Ber. Naturf.-Ges. Freiburg i/B. Bd. 3.
- HERTWIG, R. (1876): Znr Histologie der Radiolarien. Leipzig 1876.
- Derselbe (1879): Der Organismus der Radiolarien. Jenaische Denkschr. Bd. 2.
- Derselbe (1888): Über die Gleichwertigkeit der Geschlechtskerne (von Ei- und Samenkern) bei den Seegeleiern. Sitzungsber. Gesellsch. für Morph. Phys. München Bd. 4 S. 99—106.
- Derselbe (1892): Über Befruchtung und Konjugation. Verh. der deutschen zool. Gesellsch. Bd. 2 S. 95—113.
- Derselbe (1895): Über Centrosoma und Centralspindel. Sitzungsber. Gesellsch. f. Morph. Phys. München Bd. 11 S. 41—59.
- Derselbe (1896): Über die Entwicklung des unbefruchteten Seegeleies. Festschr. f. C. GEGENBAUR Bd. 2.
- Derselbe (1898): Über Kernteilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung von *Actinosphaerium eichborni*. Abh. Bayr. Akad. Wissensch. Math. phys. Cl. Bd. 19.
- Derselbe (1899): Was veranlasst die Befruchtung bei Protozoen? Sitzungsber. Gesellsch. Morph. Phys. München Bd. 15.
- Derselbe (1899): Über Encystierung und Kernvermehrung bei *Arvella vulgaris*. Festschrift f. C. KYPFER.
- KARAWAIEW, W. (1893): Beobachtungen über die Struktur und Vermehrung von *Aulacantha scolymautha*. Zool. Anz. Bd. 18 S. 286—289.
- KEUTEN, J. (1895): Die Kernteilung von *Euglena viridis*. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 59 S. 167—190.
- LAUTERBOHN (1895): Kern- und Zellteilung bei *Ceratium hirundinella*. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 59.
- LAVERAN et MESSIL (1901): Recherches morphologiques et expérimentales sur les Trypanosomes des Rats. Annales de l'Institut Pasteur Bd. 15.
- METZNER, R. (1901): Untersuchungen an *Megastoma entericum* Grassi aus dem Kaninchen Darm. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 70.
- MORGAN (1899): The action of the salt solution on the infertilised egg of *Arhacia* and of other animals. Arch. f. Entw. Mech. Bd. 8.
- Derselbe (1900): Further Studies on the Action of salt solutions and other Agents on the Eggs of *Arhacia*. Ebenda Bd. 10.
- PLENGE, H. (1899): Über die Verbindungen zwischen Geißel und Kern bei den Schwärmzellen der Mycetozoen und bei Flagellaten. Verh. med. naturb. Vereins Heidelberg N. F. Bd. 6.
- RHUMBLER, L. (1895): Beiträge zur Kenntnis der Rhizopoden. Zeitschr. f. wissenschaftliche Zool. Bd. 61.
- Derselbe (1898): Zelleib-, Schalen- und Kernverschmelzungen bei Rhizopoden. Biol. Centralbl. Bd. 18.
- SACHS, J. (1892, 1895): Physiologische Notizen Nr. 2 n. Nr. 9. Flora Bd. 78 n. 81.
- SCHAUDINN (1895 a): Über Kernteilung mit nachfolgender Körperteilung von *Amoeba crystalligera*. Sitzungsber. Berlin. Akad. Jahrg. 1894 S. 1029.
- Derselbe (1895 b): Untersuchungen an Foraminiferen I. *Calcituba polymorpha*. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 59.

- Derselbe (1896 a): Über das Centrakorn der Heliozoen. Verh. d. Zool. Gesellsch. Bd. 6 S. 113.
- Derselbe (1896 b): Über den Zeugungskreis von *Paramoeba* Eilhardi. Sitzungsber. Berlin. Akad. Bd. 1896 S. 31.
- Derselbe (1900): Untersuchungen über den Generationswechsel bei Coccidien. Zool. Jahrb. Abteil. Anat. u. Ont. Bd. 13.
- SIEDLECKI, M (1898): Etude cytologique et cycle evolutif de la coccidie de la Seiche. Annales de l'Institut Pasteur 1898.
- SCHEWIAKOFF, W. (1888): Über die karyokinetische Teilung von *Englypha alveolata*. Morph. Jahrb. Bd. 13.
- WILSON, E. (1901): A cytological study of artificial Parthenogenesis in Sea Urchin Eggs. Arch. f. Entw. Mech. Bd. 12 S. 529—566.
-

*Nachdruck verboten.*

*Übersetzungsrecht vorbehalten.*

## **Bemerkungen über Cyanophyceen und Bacteriaceen.**

Von

**O. Bütschli** (Heidelberg).

Hierzu Tafel I.

---

Die Frage nach dem Bau der Cyanophyceen- und Bakterienzelle besitzt eine weit über die Spezialforschung dieser Gruppen reichende Bedeutung, da sie identisch ist mit der Frage: Gibt es kernlose Zellen oder sogenannte Moneren? Denn es sind bekanntlich nur diese Organismen, welche, wenigstens von einigen Forschern, noch heute ernstlich als kernlos angesehen werden. Aus diesem Grunde mag es gestattet sein, in diesem Archiv, welches der Protozoenkunde gewidmet ist, jene wichtige Frage, im Anschluß an eine neuerdings (1901) veröffentlichte Arbeit von R. HEGLER, kurz zu berühren. Schon auf der Naturforscherversammlung zu Lübeck (1895) hat dieser allzu früh verstorbene, zweifellos sehr begabte junge Forscher über die Ergebnisse seiner Untersuchung der Cyanophyceen vorgetragen und Präparate demonstriert. Es kam damals von dort die Kunde, es sei HEGLER gelungen, die Kernnatur des sog. Centraalkörpers der Cyanophyceen (Phycocchromaceen) sicher zu stellen, indem er dessen echt karyokinetische Teilung bei der Vermehrung der Zellen beobachtet habe. Daß hiermit die Frage zu Gunsten der von mir seit 1889 vertretenen Ansicht entschieden wäre, und damit auch die von mir hieraus gefolgerte Deutung der Bakterienzelle sehr wesentlich gesichert erschiene, bedarf keiner genaueren Ausführung für diejenigen, welche über den Stand dieser Streitfragen einigermaßen orientiert sind.

Erst vor kurzem aber, nach dem so frühen Tode des jugendlichen Forschers, wurde seine schon 1895 im wesentlichen abgeschlossene Arbeit veröffentlicht. Leider müssen wir sagen, daß die Arbeit, welche

alle an dem Problem Interessierten mit Spannung erwarteten, die in Aussicht gestellte Entscheidung nicht gebracht hat. Der Verfasser schildert zwar mit Worten den nach seiner Ansicht karyokinetisch verlaufenden Teilungsakt des Centrankörpers, dagegen zeigen seine, bei allzu geringer Vergrößerung aufgenommenen Photographien in der vorliegenden photo-lithographischen Reproduktion davon nichts Bestimmtes, selbst bei genauer Betrachtung mit der Lupe. Auch versichert ZACHARIAS (1901), der Originalphotographien HEGLER's gesehen hat, daß diese nicht mehr von dem erkennen ließen, was HEGLER beschreibt. Es ist deshalb sehr zu beklagen, daß HEGLER nicht wenigstens einen Versuch gemacht hat, das, was er beobachtet haben will, durch Zeichnungen zu verbildlichen: nämlich die Vereinigung der Chromatinkörnchen des Centrankörpers (sog. rote Körner des Centrankörpers, BÜTSCHLI) zu Chromosomen, das polare Auseinanderweichen dieser Chromosomen, sowie die streifig-faserige Beschaffenheit des sich einschnürenden Verbindungsstückes der beiden jungen Centrankörper.

Leider wird daher die HEGLER'sche Arbeit den von dem Autor erwarteten Erfolg nicht erzielen, vielmehr im Gegenteil dazu beitragen, frischen Wind in die Segel der Gegner zu blasen und die Arbeiten der Vorgänger HEGLER's, welche die Kernnatur des Centrankörpers zu erweisen suchten, wenn auch ungewollt, zu diskreditieren. Bedauerlicherweise ist ja diese Angelegenheit schon durch viele mangelhafte Arbeiten, welche keinerlei Förderung, sondern nur Verwirrung brachten, so verfahren, daß eine neue Publikation, die mit so bedeutenden Präensionen auftritt, wie die HEGLER's, und das Behauptete dennoch so wenig objektiv zu beweisen im stande ist, die Verwirrung noch erhöhen und alle jene Geister, welche an dem Zusammenbruch eines angestrebten Fortschritts in unserer Auffassung jener niederen Organismen ihre herzlichste Freude haben, in ihrem Bestreben sehr wesentlich fördern muß.

Schon in ZACHARIAS' Referat (1901) über HEGLER's Arbeit tritt die erwähnte Wirkung deutlich hervor, indem ZACHARIAS über HEGLER's Beschreibung der Teilungsvorgänge bemerkt: „Wohl aber kann man sich vorstellen, wie jemand, der mit vorgefaßten Meinungen oder Wünschen an die Betrachtung der kleinen Objekte herantritt, dahin kommen kann, zu glauben, er habe dergleichen gesehen.“ Es ist dies ja ein Vorwurf, der auch mir von gewissen Botanikern und wohl auch Zoologen schon seit geraumer Zeit gemacht wird, welche sich bemühen den Glauben zu erwecken, daß meine Beobachtungen wabiger oder wabenartiger Mikrostrukturen nur von lebhafter

Phantasie und innerem Wunsch in die Objekte hineingesehene Dinge seien. Ich bin der Meinung, daß derartige Vorwürfe besser unterblieben, da sie an der Sache doch nichts fördern; denn es steht mir ja ebenso frei, das Nichtsehen dieser Dinge bei meinen Gegnern auf ihre vorgefaßte Meinung von deren Nichtexistenz zurückzuführen, obgleich ja in der Regel näher liegende Gründe dafür anzugeben sind.

Ich bin auch keineswegs der Meinung von ZACHARIAS, daß ein Recht vorliegt, HEGLER's Schilderungen einfach in der angegebenen Weise abzuthun und HEGLER „vorgefaßte Meinungen oder Wünsche“ unterzulegen; denn darum handelt es sich doch. Ich erkenne die grossen Verdienste von ZACHARIAS um die genauere Erforschung der Cyanophyceen sehr gerne an; dagegen finde ich in seinen Arbeiten wenig Anhaltspunkte dafür, daß er in der Erkennung feiner und feinsten mikroskopischer Strukturverhältnisse mit sehr starken Vergrößerungen besonders geübt ist. Es giebt ja auch viele Biologen und Nichtbiologen, welche den Ergebnissen der mikroskopischen Beobachtung, wenn sie über eine mäßige Vergrößerung hinausgeht, überhaupt mißtrauen; bei den Botanikern ist diese Anschauung jedenfalls noch verbreiteter als bei den Zoologen. Wie gesagt, kann ich mich daher nicht entschließen, HEGLER's Angaben für bloße Gebilde einer überhitzten Phantasie zu erklären, sondern meine, daß ihnen Thatsächliches zu Grunde liegt; wenn ich natürlich auch nicht feststellen kann, wieviel dabei auf die Interpretation des Beobachters kommt.

Bevor ich dies jedoch durch eigene Erfahrungen näher zu begründen suche, schicke ich einige Worte in eigener Sache gegen HEGLER voraus. HEGLER's Untersuchungen führten ihn, wie mich meine eigenen (1890 u. 1896) zur Überzeugung, daß der Centrankörper der Cyanophyceen dem Nuclens der Zellen entspreche. Hiermit hätte dann HEGLER diese, besonders von mir verteidigte Ansicht bestätigt. Eine solche Bestätigung genügte ihm jedoch nicht, wie es in ähnlichen Fällen häufig ist; vielmehr schien es ihm gleichzeitig Aufgabe zu sein, nachzuweisen, daß die von mir seiner Zeit für die Kernnatur angegebenen Gründe nicht stichhaltig seien, womit seine Ergebnisse natürlich wesentlich an Originalität gewinnen.

Um zu diesem Ziele zu gelangen, führt HEGLER die angeblichen Gründe auf, welche ich beigebracht hätte, und findet als ersten den „Wabenbau“ des Centrankörpers, der nach meiner Ansicht dem von mir behaupteten Wabenbau der echten Kerne entspreche. Nun habe ich weder 1890 noch 1896 irgendwo behauptet, daß ich den Wabenbau des Centrankörpers als einen Charakter betrachte, der für dessen

Kernnatur entscheidend sei. Auch wurde von mir nie behauptet, daß die echten Kerne stets einen Wabenbau zeigen, wenn auch ganz entschieden derartig gebaute Kerne sich finden. Als Vertreter des Wabenbaues des Protoplasmas konnte mir überhaupt der Wabenbau des Centrankörpers in keiner Weise als etwas für den Kern Bezeichnendes erscheinen. Ich habe denn auch 1890 und 1896 nichts anderes gethan, als gezeigt, daß der Bau des Centrankörpers und der der Kerne gewisser Einzelliger sehr ähnlich sind.

Als zweiten Grund, den ich für die Kernnatur anführe, bezeichnet HEGLER das Vorkommen der sog. „roten Körnchen“, wie ich sie nannte, im Centrankörper, Körnchen, die ich mit den sog. Chromatinkörnchen echter Zellkerne identifizierte. Auch dieser Grund beweise jedoch nichts, da ich gleichzeitig dieselben Körnchen im Plasma der Cyanophyceen, dem vieler Einzelliger und gewisser Mehrzelliger gefunden habe. Dies ist nun auch insofern richtig, als ich 1890 von der Identität dieser mit saurem Hämatoxylin sich rot färbenden Körnchen im Centrankörper, den Kernen von Tieren und Pflanzen, und den erwähnten Körnchen im Plasma überzeugt war. Daß hierin eine Schwierigkeit liege, habe ich 1890 (p. 31) und 1896 (p. 41) hervorgehoben; jedoch in letzterer Schrift auch schon betont, daß die von mir 1890 angenommene Identität der roten Körnchen im Centrankörper und jener im Plasma der Cyanophyceen und anderer Organismen sehr wahrscheinlich irrig sei, indem sich nach den „unter meiner Mitwirkung von LAUTERBORN“ angestellten Untersuchungen an Diatomeen ergeben habe, daß die sog. roten oder Chromatinkörnchen des Nucleus und die roten Körnchen des Plasmas der Diatomeen verschiedene seien, was ihr Verhalten bei Vitalfärbung mit Methylenblau deutlich erkennen lasse. HEGLER hat es nun unterlassen, diese meine Ansicht von 1896 anzugeben; er weist nach, daß die sog. roten Körnchen des Plasmas der Cyanophyceen (HEGLER's Schleimvakuolen) sich in der That bei Vitalfärbung mit Methylenblau anders verhalten wie die Körnchen des Centrankörpers und bestätigt so das schon 1896 von mir Vermutete. Außerdem fand er noch, daß die sog. Schleimvakuolen sich mit Übersmiumsäure schwärzen, die Chromatinkörnchen dagegen nicht.

Einen Widerspruch findet HEGLER (p. 249) ferner in meiner Angabe (1890 p. 29), daß es mir nach der Behandlung der Cyanophyceen mit künstlichem Magensaft niemals gelang, die sog. roten Körnchen des Centrankörpers durch Hämatoxylin different zu färben. Ich glaubte jedoch hieraus nicht schließen zu dürfen, daß die Körnchen von der Verdauungsflüssigkeit wirklich gelöst werden, um

so weniger, als das Gelingen der charakteristischen Hämatoxylinfärbung der Körnchen von mancherlei unkontrollierbaren Nebenbedingungen abhängt und durch Vorbehandlung mit Säuren etc. gewöhnlich verhindert wird. Mein Widerspruch soll nun darin bestehen, daß es mir bei pflanzlichen und tierischen Gewebekernen, welche mit Magensaft behandelt waren, gelang, die charakteristische Rotfärbung der Chromatinkörnchen mit DELAFIELD'schem Hämatoxylin noch zu erzielen. Ich gebe gerne zu, daß hiermit ausgesprochen ist, daß die sog. Chromatinkörnchen der Gewebekerne sich etwas anders verhalten, wie die Körnchen des Centralkörpers der Cyanophyceen. Mir schien dieser Unterschied jedoch nicht so groß, um seinetwegen von einer Homologisierung der beiderlei Gebilde Abstand zu nehmen. Es könnte nun in der That scheinen, daß dieser Widerspruch jetzt durch HEGLER's Beobachtungen gehoben sei, indem er auf p. 329 über die von ihm angestellten Verdauungsversuche bemerkt: „An solchen Präparaten kann man mit der Hämatoxylinmethode auch noch nach der Verdauung die chromatische Substanz, welche ungefärbt den Nukleinglanz zeigt, zur Darstellung bringen.“ Dieser Ausspruch ist gleichzeitig alles, was sich bei HEGLER über die eventuelle Erhaltung der Chromatinkörnchen nach der Verdauung findet. Diese Bemerkung lautet aber so unbestimmt, daß man unmöglich aus ihr entnehmen kann, es sei HEGLER, im Gegensatz zu mir, gelungen, die Chromatinkörnchen in den mit Verdauungsflüssigkeit behandelten Centralkörpern noch distinkt zu färben. Wäre dies der Fall gewesen, dann hätte er sich doch wohl etwas präziser ausgedrückt. Daß aber der den „charakteristischen Nukleinglanz“ zeigende, nach der Verdauung erhalten gebliebene Centralkörper sich mit Hämatoxylin intensiv blau färbt, habe ich schon 1890 und 1896 betont. Auf den sog. „charakteristischen Nukleinglanz“ aber möchte ich doch lieber keinen Wert legen; das ist denn doch ein sehr zweifelhaftes und unsicheres Merkmal.

So sucht denn HEGLER darzulegen, daß meine Hämatoxylinfärbemethode „nicht geeignet erscheine, den einwandfreien Nachweis vom Vorkommen und der Verteilung chromatischer Substanz in den Zellen der Phycochromaceen und Bakterien zu erbringen.“ Dies wäre insofern richtig, als es jetzt sicher erscheint, daß, wie ich schon 1896 vermutete, die mit Hämatoxylin sich rot färbenden Granula des Plasmas von denen des Centralkörpers verschieden sind. Was aber die „Verteilung und das Vorkommen der chromatischen Substanz“ in dem Centralkörper betrifft, so möchte ich doch fragen, welcher anderen Methoden sich denn HEGLER bediente, um dieses zu er-

mitteln; doch keiner anderen als verschiedener Hämatoxylinfärbungsmethoden nach vorhergehender etwas eigenartiger Fixierung.

HEGLER scheint auch die Ansicht zu vertreten, daß er zuerst den zuverlässigen Beweis geführt habe, daß die sog. roten Körnchen des Centrankörpers Chromatinkörnchen seien. Wenn er dies mit seinen Färbungen gezeigt haben will, so muß ich bemerken, daß diese doch nicht mehr ergeben, als was ich schon beobachtete und abbildete. Glaubte er aber vielleicht durch seine Beschreibung des Verhaltens der Chromatinkörnchen bei der Teilung des Centrankörpers diesen Nachweis geführt zu haben, so dürfte er sich gründlich getäuscht haben, denn ebensowenig wie ZACHARIAS werden die übrigen Botaniker ihm Glauben schenken.

p. 248 hebt HEGLER noch hervor, „er (BÜTSCHLI) glaubte“, daß das Vorkommen desselben (d. h. des Centrankörpers) „in der Einzahl, sowie seine Teilungsfähigkeit gewichtige Wahrscheinlichkeitsgründe für seine (BÜTSCHLI's) Anschauung darstellen.“ Dazu erlaube ich mir die Bemerkung, daß es mir niemals eingefallen ist, die Einzahl des Centrankörpers als einen „gewichtigen Wahrscheinlichkeitsgrund“ seiner Kernnatur anzusehen. Was seine Teilungsfähigkeit angeht, so bildete auch sie keinen gewichtigen Grund meiner Deutung, sondern nur eine unerläßliche Bedingung für die Zulässigkeit dieser Deutung.

HEGLER hat sich eben vergeblich bemüht, in meinen Schriften einzelne Beweisgründe für meine Deutung des Centrankörpers als Kern herauszuklauben, an denen er seine Kritik ansüben konnte. Meine Deutung basierte eben viel weniger auf solchen Einzelheiten in der Übereinstimmung von Centrankörper und Kern, als auf den Eigentümlichkeiten, mit welchen uns der Centrankörper in seiner Gesamtheit, und im Gegensatz zu dem umgebenden Plasma, in der Cyanophyceenzelle entgegentritt. 1896 habe ich dies folgendermaßen ausgedrückt und hätte auch heute an diesem Ausspruch nichts Wesentliches zu ändern: „Wenn jemand in einem höheren Organismus Zellen von der Beschaffenheit gutgefärbter Oscillarienzellen mit relativ kleinem Centrankörper fände, so würde er, meiner Überzeugung nach, nicht einen Augenblick zweifeln, daß der Centrankörper der Kern dieser Zellen sei, da er in seinen Färbungs- und Bauverhältnissen mit echten Nuclei so sehr übereinstimmt.“ Für mich war und ist eben der Centrankörper in seiner Gesamtheit als innerer, vom Plasma umschlossener Teil der Zelle, dessen Eigenschaften ferner dem Nucleus der Gewebezellen sehr ähnlich sind, entscheidend. Hinsichtlich der Einzelheiten bemühte ich mich haupt-

sächlich zu zeigen, daß sie einer solchen Deutung nicht widersprechen.

HEGLER meint nun, daß eine wirkliche Lösung der Kernfrage nur durch den Nachweis der karyokinetischen Teilung des Centrialkörpers zu erreichen sei. Man muß dem insoweit zustimmen, als dieser Nachweis die Kernnatur des Centrialkörpers zweifellos sicherstellte. Dagegen könnte man durchaus nicht umgekehrt argumentieren: weil der Centrialkörper sich nicht karyokinetisch teilt, ist er kein Kern. Ich wies schon 1896 (p. 44) darauf hin, daß es bei einzelligen Kerne giebt, die sich normalerweise amitotisch teilen; die neueren Erfahrungen haben auf diesem Gebiet noch mancherlei Abweichendes über Kernvermehrungsvorgänge kennen gelehrt.

Schon 1896 (p. 44) bemerkte ich, daß ich gelegentlich Teilungszustände gewisser Centrialkörper beobachtete, welche an karyokinetische Kernteilungsbilder erinnerten. 1898 veröffentlichte ich zwei Mikrophotographien von in Teilung begriffenen Zellen einer Nostocacee, die noch entschiedener Anklänge an einen solchen Vorgang verrieten.

Wie schon gesagt, wird niemand behaupten können, daß die von HEGLER veröffentlichten Mikrophotographien den karyokinetischen Teilungsprozeß des Centrialkörpers irgendwie zu beweisen im stande sind. Selbst die genauere Betrachtung derselben mit der Lupe bei intensiver Beleuchtung läßt nichts Bestimmtes von den geschilderten Chromosomen etc. erkennen. Dennoch bin ich, wie schon oben betont, nicht der Meinung, daß HEGLER seine Schilderung ganz aus der Phantasie geschöpft habe. Es gelang mir nämlich kurz nach der Veröffentlichung von 1898 in demselben Präparat, welches die beiden damals mitgeteilten Teilungszustände enthielt, noch eine Anzahl weitere, vorzüglich gefärbte aufzufinden, welche ich mir hier zu veröffentlichen erlaube.<sup>1)</sup> Die fragliche Nostocacee ist jedenfalls der von HEGLER vorwiegend untersuchten Gattung *Anabaena* nächstverwandt oder gehört direkt zu ihr. Nur bemerkte ich an ihren Fäden nie Heterocysten und Sporen.

Eine genauere Beschreibung der abgebildeten Teilungsstadien erscheint mir kaum notwendig, um so weniger, als sich ja auch kaum wesentlich mehr angeben läßt, als die Figuren zeigen. Aus diesen ergibt sich, daß 1. bei der Teilung der Zellen eine sehr beträchtliche Längsstreckung des Centrialkörpers sowohl als

<sup>1)</sup> Wie schon 1898 mitgeteilt, handelt es sich um nach der alten LÖFFLER'schen Geißelfärbungsmethode gefärbte Trockenpräparate (s. 1898 p. 64).

der gesamten Zelle stattfinden muß. 2. Daß dabei der Centrakörper eine deutlich längsfaserige Struktur annimmt (Fig. 1, a—c). Die dunkler gefärbten Längsfasern hängen durch quere Verbindungen zusammen und enthalten körnige Bildungen, welche jedoch bei diesem Färbungsverfahren nicht different tingiert hervortreten. 3. Die Enden des längsgestreckten Centrakörpers sind manchmal deutlich zugespitzt, so daß der Körper spindelartig erscheint (1b). Auch sind diese Enden zuweilen blässer gefärbt (1b u. c), so daß der mittlere längsfaserige starkgefärbte Teil einer hohen Äquatorialplatte ähnlich sieht (1b). 4. Bei dem Weitergang der Teilung schnürt sich der Centrakörper in der Mitte ein und dieser mittlere Teil wird allmählich zu einem längsfaserigen Verbindungsstück der beiden Tochterkörper. Mehrfach fanden sich Zellen, bei welchen dieser sich einschnürende Verbindungsteil der Tochterkörper sehr wenig oder kaum gefärbt war, so daß die stark gefärbten und auch allein mit körnigen Bildungen versehenen Anteile der beiden Tochterkörper zwei halbierten und auseinandergewichenen Äquatorialplatten sehr ähnlich waren (1d, 3a u. b). Die Fasern dieser Äquatorialplatten erinnern dann an Chromosomen. 5. In der Mitte des Verbindungsstranges der beiden Tochterkörper treten zuweilen einige stärker gefärbte feine Körnchen deutlich hervor, die etwas an sog. Zwischenkörnchen, wie sie an entsprechender Stelle bei Gewebekernen häufig beobachtet wurden, erinnern (2d u. 3b). 6. Die erste Teilung des Zellkörpers zeigt sich als eine schwache Einbuchtung der Mittelregion der Zelle (1a u. b); darauf tritt in der Mitte dieser Einbuchtung ein sich stark färbender zarter Ring an der Zellwand auf, der mit der weitergehenden Einschnürung sich allmählich verengert (1c, d; 3b). Die Ausbildung eines solchen Ringes, d. h. wohl des sich neu bildenden Teils der Membran, habe ich schon früher für Chromatium (1890 Fig. 1c—h, 1896 Fig. 3 T. III) beschrieben. 7. Die Teilung der Zellen wiederholt sich so rasch, daß die Scheidewände benachbarter Zellen noch nicht vollendet sind, wenn die neue Teilung beginnt (Figg. 1 u. 2). Die Teilung und endliche Durchschnürung des Centrakörpers kann daher auch nicht passiv durch die sich bildende neue Scheidewand bewirkt werden, sondern muß ein davon unabhängiger, selbständiger Vorgang sein. In diesem Punkt, der auch mir wichtig scheint, stimme ich HEGLER durchaus bei.

Die hervorgehobenen Momente sind etwa diejenigen, welche aus den vorliegenden Beobachtungen mit einiger Sicherheit zu entnehmen wären. Sie verraten meiner Meinung nach wenigstens

gewisse Anklänge in der Teilung des Centrakörpers der Cyanophyceen an die karyokinetische Kernteilung und vermögen daher die Deutung des Centrakörpers als Zellkern zu sichern.

Über die in neuester Zeit (1901) erschienene Arbeit J. MASSART's möge es mir gestattet sein, hier einige Worte zu hemerken. Diese Untersuchung ist die „preisgekrönte“ Lösung einer von der belgischen Akademie seit langen Jahren gestellten Preisfrage: nach der Existenz eines Kerns bei den Schizophyceen und dessen eventuellem Teilungsmodus. Obgleich die Ergebnisse dieser Untersuchung, wie gesagt, preisgekrönt wurden und die belgische Akademie demnach die Meinung hegen muss, daß die von ihr gestellte Frage von MASSART gelöst oder doch wesentlich gefördert worden sei, dürfte die führlige wissenschaftliche Welt nur zum kleinsten Teil diese Ansicht teilen. Ich begnüge mich damit, hier hervorzuheben, daß die von dem Autor angewendete Untersuchungsmethode ausschließlich in der Vitalfärbung des Centrakörpers mit sehr verdünnten Methylenblaulösungen und eventueller nachträglicher Fixierung mit pikrinsaurem Ammon besteht. Andere Methoden will MASSART auch versucht haben, jedoch ohne Vorteil; deshalb kehrte er stets wieder zu der genannten zurück. Hieraus darf man doch wohl mit Sicherheit schließen, daß es dem Verfasser nicht gelang, mit anderen Methoden genügende Präparate herzustellen, was aber gewiß nicht Schuld dieser Methoden ist, sondern an dem Verfasser liegt. Mit höchst ungenügenden Gründen verwirft dann MASSART jede Beziehung des Centrakörpers zu dem Nucleus. So werden z. B. die Verdauungsversuche und die sonst auf chemischem Wege ermittelten Beziehungen zu dem Kern mit der Phrase abgethan: „Les caractères chimiques sont loins d'être constants; ils sont d'ailleurs insuffisamment établis“ (p. 28). MASSART selbst hat nicht einen Versuch gemacht, diese Verhältnisse weiter anzuklären. Die Bakterien hat Verfasser sehr wenig berücksichtigt, da ihnen ja „der Centrakörper fehlt“. Von größeren Bakterien (speziell z. B. Schwefelbakterien), die ja in dieser Frage allein als Pfadfinder dienen können, untersuchte er nur das *Achromatium oxaliferum* SCHEWIAKOFF's näher. Für diese Form wird ohne jede Angabe von Gründen die naive Behauptung aufgestellt, daß ihre stark lichtbrechenden Einschlüsse Schwefel seien. Wie man angesichts der sehr sorgfältigen Untersuchungen SCHEWIAKOFF's (1893), die unter meiner steten Teilnahme angeführt wurden, nachdem ich mich vorher eingehend mit Schwefelbakterien und ihren Schwefeltropfen beschäftigt hatte, eine solche Behauptung wagen kann, bleibt mir ein Rätsel. Die einzige Thatsache, daß jene Inhaltkörper sich weder in absolutem Alkohol noch in Äthyläther oder Schwefelkohlenstoff lösen, genügt zu ihrer Widerlegung. Wenn wir nach diesen Ergebnissen MASSART's über die Natur der Inhaltkörper des *Achromatium* seine sonstigen Beobachtungen über diesen Organismus beurteilen dürfen, so werden wir nicht erstannen, daß er von den von SCHEWIAKOFF beschriebenen Banverhältnissen absolut nichts erkannte.

Ähnlich ergeht es ihm mit der von mir und anderen bei den Schizophyten beobachteten alveolären Struktur des Plasmas (worunter MASSART nach seiner Auffassung natürlich auch den Centrakörper einbegreift). „Jamais je n'ai rien observé qui pût être pris pour de la structure alvéolaire, ni surtout rien qui rappelât, même de très loin (!), les dessins par trop schématiques que donnent M. BÜTSCHLI (1890 et 1896) et M. NANSON (1895)“ (p. 21). In einem Appendix wird dann noch angefügt, daß die von BÜTSCHLI (1901) veröffentlichten Mikrophotographien der alveolären Struktur von *Tolypothrix* (lebend und nach Behandlung mit Über-

osmiumsäuredämpfen) „ne sont aucunement convaincantes“ (p. 26). Also wieder die schon so oft gehörte Leier; die Zeichnungen sind allzu schematisch, die Photographien hingegen absolut nicht überzeugend. Nun, gewisse Leute sind eben nicht zu überzeugen, vor allem nicht diejenigen, welche sich nicht überzeugen lassen wollen. Wer aber glaubt, von den drei von mir 1901 veröffentlichten Mikrophotographien behaupten zu dürfen, daß sie nicht überzeugend einen alveolären (resp. nach anderer Auffassung retikulären) Bau bei den betreffenden photographierten Zellen zeigten, mit dem gebe ich jede Diskussion auf, ebensowenig als ich mich mit einem Farbenblinden in eine Erörterung über die Farben eines Körpers einzulassen vermag. Hätte sich MASSART etwas mehr in der Litteratur umgesehen, so wäre ihm eine 1897 veröffentlichte Arbeit ZETTSNOW's nicht entgangen, in welcher der alveoläre Bau zahlreicher gewöhnlicher Bakterien und Schwefelbakterien gerade mit der Methode der Methylenblauvitalfärbung auf das Klarste erwiesen und durch zahlreiche vortreffliche Mikrophotographien dargelegt wird. Da ich die vorzüglichen ZETTSNOW'schen Originalphotographien kenne, welche die leider sehr mäßigen photolithographischen Reproduktionen nur sehr unvollständig wiedergeben, so vermag ich natürlich die Richtigkeit der ZETTSNOW'schen Angaben besser zu beurteilen, als dies mit Hilfe der beiden von ihm veröffentlichten Tafeln möglich ist. Immerhin genügen diese doch, um jeden Unbefangenen davon zu überzeugen, daß es mit dem alveolären Bau seine Richtigkeit hat. Ich glaube zwar sicher annehmen zu dürfen, daß MASSART auch über diese Mikrophotographien urteilen wird, daß sie „aucunement convaincantes“ seien. Nun, darauf läßt sich nur sagen: habeant sibi. Zur erfolgreichen wissenschaftlichen Beobachtung ist eben noch mancherlei anderes erforderlich als ein gutes Mikroskop und eine Anzahl Anilinfarben!

Bei diesem Anlaß möge es mir noch gestattet sein, einiger Beobachtungen zu gedenken, welche ich im Laufe der letztvergangenen Jahre gelegentlich an gewissen größeren Bakterien anzustellen vermochte.

#### Spirillum volutans EHRG.

Dieses große schöne Spirillum wurde 1897 in einem Sumpfwasser von Herrn Dr. H. PLENGE in großer Menge angefundnen. Seine Identität mit der von COHN (1872) unter diesem Namen beschriebenen und abgebildeten Form unterlag keiner Frage. Herr Dr. PLENGE, der zu dieser Zeit auf meinem Institut arbeitete, hatte die Güte eine Anzahl Präparate herzustellen, bei deren Untersuchung ich das Nachfolgende beobachtete.

Präparate der mit Alkohol getöteten, dann mit DELAFIELD'schem Hämatoxylin vorsichtig gefärbten und in Kanadabalsam übergeführten Spirillen (s. Fig. 4g) zeigten stets die von mir 1890 und 1896 von anderen Spirillen beschriebenen hellen ungefärbten Enden in ganz gleichmäßiger Ausbildung; was mir wiederum beweist, daß es sich

dabei um normale Dinge, nicht dagegen um plasmolytische Erscheinungen handelt, wie A. FISCHER meint.

Der übrige Inhalt der Spirillen, welchen ich als dem Centrakörper der Cyanophyceen entsprechend betrachte, war mäßig stark gefärbt und enthielt in der Regel zahlreiche der sog. roten Körnchen von intensiv rotvioletter Färbung. Die genauere Untersuchung dieser häufig recht ansehnlichen Körner erwies ihre Hohlheit sehr bestimmt; es ließ sich sogar häufig erkennen, daß der schwächer brechende Hohlraum excentrisch gelagert war (Fig. 4h). Eine feinere Struktur dagegen zeigte der Centrakörper an diesen Präparaten nicht. Sehr sorgfältige Betrachtung ließ ferner an vielen Individuen feststellen, daß der gefärbte Centrakörper von einem schmalen ungefärbten Saum umgeben war, dessen Dicke jedoch nicht überall dieselbe war. Vielmehr umzieht er (p) den Centrakörper in 2 bis 3 Schraubenturen, wie es Fig. 4g zeigt. Hier und da gelang es in dem Saum eine alveoläre Struktur, wenn auch schwierig, zu erkennen (s. bei p). Daß dieser Saum nun in der That schraubig, oder doch schraubig verdickt den Centrakörper umzieht, verrät auch der optische Durchschnitt solcher Spirillen, der häufig recht klar den Durchschnitt des gefärbten Centrakörpers excentrisch in dem ungefärbten Saum zeigt (Fig. 4f).

Trockenpräparate, die mit wässrigem Gentianaviolett stark gefärbt waren, ergaben nun noch weitere interessante Verhältnisse. An den aufgetrockneten Spirillen trat der schraubige Saum häufig viel klarer und relativ höher hervor und erwies sich nun ganz deutlich als alveolär. Er setzt sich an den Enden des Spirillum direkt in die oben erwähnten hellen Polspitzen fort (Fig. 4a—c). Nun finden sich in diesen Trockenpräparaten auch sehr seltsame Zustände der Spirillen, wie sie Fig. 4b zeigt. Die Betrachtung derselben ergibt, daß sie nur so zu erklären sind, daß in solchen Fällen die Spirillen mit ihrer alveolären schraubigen Hüllschicht auf dem Deckglas antrockneten oder festklebten, während der Centrakörper noch frei und zusammenziehungsfähig blieb. Bei dem weiteren Antrocknen zog sich der Centrakörper mehr oder weniger zusammen, so daß er häufig viel kürzer wurde als die Alveolarhülle, deren Zusammenziehung durch das Haften am Deckglas verhindert war. Gleichzeitig geschah es häufig, daß sich der Centrakörper mehr oder weniger weit von der Hülle entfernte (Fig. 4d). Im Centrakörper sind die roten Körnchen vielfach deutlich zu sehen; eine sonstige Struktur desselben zeigen jedoch auch diese Präparate nicht deutlich.

Die schraubige Hüllschicht gewisser Spirillen wurde schon 1891

und 1897 von ZETZNOW bei *Spir. serpens* und *Sp. undulatus* an Trockenpräparaten, die nach der Löffler'schen Geißelfärbemethode hergestellt waren, beobachtet und vortrefflich photographisch wiedergegeben. Ihre alveoläre Zusammensetzung bemerkte er nicht. ZETZNOW deutete diese Hüllschicht, im Anschluß an meine Untersuchungen, als das Protoplasma der Spirillen. Hierfür spricht namentlich auch der direkte Übergang der Hülle in die beiden hellen Enden, von welchen die Geißeln entspringen. Ich schloß mich 1896 diesen Anschauungen ZETZNOW's vollkommen an, indem ich gleichzeitig hervorhob (p. 55), daß der von ZETZNOW entdeckte Bau der Spirillen ganz mit jenem übereinstimmt, den ich 1890 bei *Spirochaete serpens* und *Spirulina* festgestellt hatte. Bei beiden letzteren Gattungen findet sich nämlich ein langfadenartiger Centrankörper, welcher die langgestreckten Organismen durchzieht, und eine diesen Faden schraubig umziehende Schicht von alveolärem Plasma (vergl. 1890 Fig. 10 und 1896 Tf. II Fig. 29 und 38, Tf. V Fig. 2). Die geschilderten Befunde bei *Sp. volutans* bilden daher eine neue Stütze der von ZETZNOW und mir entdeckten Bauweise der größeren Spirillen.

An den Trockenpräparaten wurde gelegentlich noch ein eigenartliches Verhalten der Geißel beobachtet, indem von deren Ursprung an der hellen Endkappe eine dunklere fädchenartige Fortsetzung bis zum Centrankörper zu verfolgen war (Fig. 4b). Auch auf die eigenartigen Verhältnisse der Geißelbasis auf Fig. 4e möchte ich hier hinweisen, ohne daran weitere Folgerungen zu knüpfen.

Dagegen muß ich bei dieser Gelegenheit auf eine gewisse Analogie zwischen dem Bau der großen Spirillen und demjenigen großer Geißeln der Flagellaten hindeuten. Seit einigen Jahren liegen mir nicht vollendete Untersuchungen über die Geißeln einer Reihe von Flagellaten vor, die ich gemeinsam mit Fran MARGOULOËS anstellte. Das Ergebnis dieser Untersuchungen war eine teilweise Bestätigung der Erfahrungen A. FISCHER's und derjenigen KUNSTLER's über diesen Gegenstand. Es ergab sich an nach LÖFFLER gefärbten Trockenpräparaten, daß sich ein Achsenfaden in den Geißeln (speziell von *Euglena*) erkennen läßt, der in schraubigen Turen von einer alveolären feinen Hülle umzogen wird, ganz ähnlich wie der Centrankörper der Spirillen, oder fast ebenso wie der von *Spirochaete* von der alveolären plasmatischen Hülle. Das äußerste Ende dieses Achsenfadens läßt keine Hülle mehr wahrnehmen und bildet die schon von LÖFFLER entdeckte und dann von FISCHER eingehend dargestellte Endspitze der Geißel. Die alveoläre Bildung der Hülle entspricht dem von KUNSTLER entdeckten Alveolarbau der Geißel. Physiologisch vermute ich, daß

der Achsenfaden als elastischer Bestandteil funktioniert, die plasmatische schraubige Hülle dagegen das Kontraktile darstellt, was erklärt, warum die Geißeln sich zur Schraubenform kontrahieren. Um die tatsächlichen Schraubenbewegungen der Geißeln nach dieser Auffassung zu erklären, wäre anzunehmen, daß die kontraktile plasmatische Hülle um den Achsenfaden zu rotieren vermöge, eine Möglichkeit, welche nicht ganz unzulässig erscheint. Nach dieser Auffassung des Geißelbaues würde derselbe ferner in nahe Übereinstimmung mit jenem gebracht werden, welcher durch die neueren Erfahrungen bei den Geißelfäden tierischer Spermatozoen ermittelt wurde.

Dagegen gelang es uns nie, die von A. FISCHER angegebenen haarförmigen seitlichen Anhänge der Engleuengeißel mit Sicherheit nachzuweisen. Zwar begegnet man häufig Bildern, welche etwas derartiges zu zeigen scheinen; die genauere Untersuchung ergibt jedoch stets, daß es sich um krystallitisch-trichitische Ansätze an die Geißel handelt, welche sich beim Eintrocknen des Tropfens, oder auch bei der Färbung bilden.

---

Am Schlusse dieser kurzen Mitteilung berichte ich noch über zwei Schwefelbakterien, welche ich bei Gelegenheit der Geißelstudien gemeinschaftlich mit FRAN MARGOULIÈS beobachtete.

Die erste derselben ist eine kleine Form, welche gleichzeitig mit anderen Schwefelbakterien, wie *Ophidomonas*, *Chromatium* und der gleich zu erwähnenden *Rhabdomonas* ziemlich reichlich in schwefelwasserstoffhaltigem Wasser von Ludwigshafen vorkam. Sie zeichnet sich durch die meist eigentümlich-eckige Körperform aus (s. Fig. 5b—c). Bald ist diese annähernd quadratisch, bald mehr fünfeckig oder sogar sechseckig; gelegentlich jedoch auch mehr abgerundet (5a). Sowohl in den mit Jodalkohol abgetöteten und mit DELAFIELD'schem Hämatoxylin vorsichtig gefärbten Präparaten, als auch bei den nach LÖFFLER gefärbten Trockenpräparaten läßt sich der wabig strukturierte Centralkörper (ck) deutlich von der plasmatischen Rindenschicht unterscheiden. Die alveoläre Struktur der letzteren war dagegen nur selten einigermaßen deutlich (s. Fig. 5d). Interessant ist der relativ mächtige Geißelapparat, welcher bei den nach LÖFFLER gefärbten Exemplaren meist sehr gut hervortritt. Er erscheint an den aufgetrockneten Individuen in der Regel als ein aus einer sehr verschiedenen Zahl von Geißeln bestehender

dicker Busch, der in den meisten sicheren Fällen von einer der Körperecken breit entspringt.

An dem Fig. 5e abgebildeten Exemplar war zwischen dem Centrankörper und der Geißelbasis eine dunkelrot gefärbte Partie vorhanden, wie eine Art Verbindung zwischen dem Centrankörper und der Geißelbasis. — Fig. 5d ist ein Teilungszustand; der linke, etwas kleinere Geißelbusch ist vermutlich der neugebildete. Die Membran zeigt auf der Teilungsgrenze deutlich einen sich stärker färbenden Ring, ähnlich wie ich dies zuerst bei *Chromatium* beobachtete.

Unter den Beschreibungen von Schwefelbakterien, die ich vergleichen konnte, fand ich keine Form, welche der vorliegenden zu entsprechen scheint. Die etwas wechselnde eckige Form des Körpers beruht wahrscheinlich darauf, daß zuweilen eine Vermehrung in geißellosen Zustand eintritt, wobei sich die benachbarten Individuen gegenseitig polygonal pressen.

*Rhabdomonas rosea* COHN (1875, Tf. VI Fig. 14). Diese von COHN mit *Chromatium Okenii* in einem Wasser von Kahla entdeckte Art, fand sich auch ziemlich häufig in dem Wasser von Ludwigs-hafen. Daß sie mit COHN's Form identisch ist, unterliegt keinem Zweifel. Zur Ergänzung der von COHN gegebenen Schilderung bemerke ich, daß ein großer Centrankörper, ähnlich wie bei *Chromatium* und *Ophidomonas*, das ganze Innere durchzieht und die Schwefeltröpfchen einschließt (Fig. 6a). Die Membran zeigt eine feine Spiralstreifung ähnlich der der Euglenen. Die von COHN nur einmal beobachtete Geißel entspringt von dem etwas dickeren Ende und erschien bei den nicht aufgetrocknet untersuchten Individuen stets einfach. In den nach LÖFFLER gefärbten Trockenpräparaten dagegen war die Geißel teils einfach (Fig. 6b), teils in ihrem Verlauf mehrfach zerfasert (Fig. 6c), teils dagegen bis zur Basis in mehrere Geißelfäden zerspalten (6e und 6d).

Die nach LÖFFLER gefärbten Trockenpräparate dieser Schwefelbakterien boten Gelegenheit, auch die Geißelverhältnisse von *Chromatium okenii* und *Ophidomonas jenensis* an vielen Exemplaren zu studieren. — Bei *Chromatium* beobachtete ich früher (1890 p. 7) sowohl im lebenden Zustand als nach verschiedener Behandlung stets nur eine einzige anschuliche Geißel. Diese Erfahrung wird durch die zahlreichen nach LÖFFLER gefärbten Trockenpräparate, welche ich seither untersuchte, bestätigt, denn die Geißel erscheint auch in ihnen fast ausnahmslos einfach. Nur ganz vereinzelt fanden sich Exemplare, deren Geißel an ihrem äußersten

Ende auf eine kurze Strecke, in zwei Fäserchen auslief. Vielfach ließ sich an der stark gefärbten Geißel das in Fig. 8 abgebildete Verhalten erkennen. An der Geißel treten in ziemlich regelmäßigen Abständen etwas dunklere, stärker gerötete Stellen hervor, zwischen welchen die schwächer gefärbten Verbindungsstücke etwas spindelig angeschwollen erscheinen. Im Zusammenhang mit meinen an Flagellatengeißeln gesammelten Erfahrungen erkläre ich mir dieses Verhalten so, daß die etwas bandförmig abgeplattete Geißel schraubig gedreht ist, also ein steiles Schraubenband darstellt. Die dunkeln Partien sind diejenigen Stellen, an welchen man das Schraubenband von der schmalen Seite erblickt, und so durch dessen ganze Breite hindurchsieht. Die blässeren Zwischenpartien zeigen dagegen das Schraubenband in der Fläche und daher breiter und viel blässer. Eine ähnliche Beschaffenheit beobachtete ich auch an vielen ebenso präparierten Flagellatengeißeln.

Für *Ophidomonas jenensis* war ich früher (1890 p. 15) der Meinung, daß drei Geißeln an dem einen Ende sich fänden. Diese Erfahrung gründete sich auf die Beobachtung lebender oder mit Osmiumsäure und anderen Reagentien getöteter, schwach gefärbter Exemplare. Dagegen zeigen nun die nach LÖFFLER gefärbten Trockenpräparate, daß die Sache wesentlich anders liegen muß. Die Geißelverhältnisse, die man hier beobachtet, sind äußerst mannigfaltig, indem sich alle Zwischenstufen von einer anscheinend einfachen Geißel, die an ihrer Basis sehr dick ist und sich gegen das Ende ganz fein zuspitzt, bis zu einem aus sehr zahlreichen Einzelgeißeln bestehenden förmlichen Geißelschopf finden. Der Zustand mit einer einfachen Geißel ist in Fig. 7e abgebildet und auch auf Fig. 6b von *Rhabdomonas* dargestellt. Eine solche Geißel macht gleichfalls den Eindruck eines an ihrer Basis recht breiten, stark abgeplatteten Bandes. Die äußerst mannigfaltigen Zustände mit zwei, drei bis vielen einzelnen Geißelfäden erwecken nun bei mir durchaus die Vorstellung, daß es sich um sehr verschiedengradige Zerfaserung einer ursprünglich einheitlichen Geißel handelt. Hierfür sprechen namentlich die häufigen Zustände, welche die Geißel nur an ihrem Ende in einzelne Fasern aufgelöst zeigen, z. B. Fig. 7c, während Fig. 7b eine bis an die Basis ungemein reich zerfaserte Geißel darstellt. Auch Fig. 7d scheint mir sehr für diese Auffassung zu sprechen, da sie eine mittlere Anflösung zweier anscheinender Geißeln in drei und zwei Fäden aufweist.

Bekanntlich wird die vorstehend besprochene, bei Spirillen sehr gewöhnliche Erscheinung des Geißelapparates meist gerade umge-

kehrt gedeutet, d. h. angenommen, daß der Normalzustand ein Schopf zahlreicher feiner Einzelgeißeln sei, während die Zustände mit weniger Geißeln oder nur einer einzigen von mehr oder weniger vollständiger Verklebung der Geißeln herrührten.

Wenn ich sehr geneigt bin, diese Erscheinung in umgekehrter Weise zu beurteilen, so bestimmt mich hierzu vor allem der Gesamteindruck, den die Vergleichung zahlreicher Individuen machte; andererseits jedoch auch der Umstand, daß wir einige Analogien für die weitgehende Zerfaserung schwingender protoplasmatischer Gebilde kennen, dagegen keine für einen solchen Verklebungsprozeß. Es ist bekannt, daß die Cirrengelbilde der hypotrichen Ciliaten häufig in feinste wimper- oder geißelartige Fädchen zerfasern; ähnliches gilt auch für die Membranellen der Ciliaten. Ebenso haben namentlich BALLOWITZ' Untersuchungen nachgewiesen, daß die Geißelfäden vieler tierischer Spermatozoen bei Einwirkung macerierender Flüssigkeiten in feinere Fasern zerfallen. Für meine Auffassung ließ sich vielleicht noch anführen, daß das Entstehen eines Schopfs von Einzelgeißeln durch Zerfasern eines ursprünglich einheitlichen Geißelgebildes leicht begreiflich ist, hingegen das Entstehen des letzteren durch Verkleben eines Schopfes von Geißeln schwerer; denn in letzterem Fall dürfte doch schwerlich ein so einheitliches regelmäßiges Geißelgebilde zu stande kommen, an welchem von den Einzelgeißeln gar nichts zu erkennen ist.

In seltenen Fällen ließ sich an den Geißeln der *Ophidomonas* noch eine interessante Struktur wahrnehmen. Fig. 7c stellt ein Geißelband dar, das, etwa von der Mitte ab, reich zerfasert ist. Dasselbe zeigt, soweit es einheitlich ist, eine regelmäßige Querbänderung durch etwas dunklere Linien. Bemerkenswerterweise besitzt auch eines der abgelösten Geißelfädchen die Querbänderung noch als eine Reihe dunklerer Punkte, die in entsprechenden Abständen aneinanderfolgen. Auch auf den Zeichnungen, welche FRAN MARGOULIS von den zerfaserten Geißeln der *Ophidomonas* angefertigt hat, ist diese feine und regelmäßige Punktierung öfter angegeben. Ob die Punktierung, welche auf Fig. 4a und 4c an den Geißeln des *Spirillum volutans* dargestellt wurde, ein ähnliches Strukturverhältnis bedeutete, oder nicht eher eine schraubige Bildung, wie sie Fig. 8 von der Geißel eines Chromatium angiebt, erscheint mir zweifelhaft. — Dagegen dürfte es nach meinen Erfahrungen an Flagellatengeißeln ganz sicher sein, daß die auf Fig. 7c dargestellte Querbänderung der Geißel von *Ophidomonas* zu der von KUNSTLER an den Flagellatengeißeln entdeckten feinen Quer-

bänderung gehört, die ich mit ihm als die Andeutung einer Alveolarstruktur des Geißelplasmas ansehe. — Ich habe Geißelbänder von *Euglena* in nach LÖFFLER gefärbten Trockenpräparaten beobachtet, die eine ganz ähnliche Querbänderung zeigten.

Fig. 7a zeigt noch einen Teilungszustand von *Ophidomonas jenensis*, der in ähnlicher Weise mehrfach wiederkehrte und deshalb interessant ist, weil die alte Geißel vielfach zerfasert ist, während die neu gebildete des sonst geißellosen Pols einfach erscheint. Wie bemerkt, wurden mehrere solche Teilungszustände beobachtet, welche dasselbe verschiedene Verhalten der alten und der neuen Geißel zeigten; woraus hervorgehen dürfte, daß die neue Geißel zunächst keine Neigung zur Zerfaserung besitzt. Gleichzeitig ist an diesem Teilungszustand die mittlere Durchschnürungsstelle schon als ein sich stark färbender Membraning angedeutet.

Heidelberg, Ende November 1901.

### Litteratur.

- BÜTSCHLI, O. (1890): Über den Bau der Bakterien und verwandter Organismen. Leipzig. 1 Tf.
- Derselbe (1896): Weitere Ausführungen über den Bau der Cyanophyceen und Bakterien. Leipzig. 5 Tf. 87 pp.
- Derselbe (1898): Notiz über Teilungszustände des Centrikörpers bei einer Nostocacee etc. Verb. d. naturh. med. Vereins Heidelberg. N. F. Bd. 6 p. 63—68. 1 Tf.
- Derselbe (1901): Meine Ansicht über die Struktur des Protoplasmas und einige ihrer Kritiker. 1 Tf. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 11. p. 526.
- HEGLER, R. (1901): Untersuchungen über die Organisation der Phycochromaceenzelle. Jahrb. f. wiss. Botanik. Bd. 36. p. 229—354. 2 Tf.
- MASSART, J. (1901): Sur le protoplasme des Schizophytes. Mémoires couronnés et autres mémoires p. p. Acad. R. de Belgique. T. 61 pp. 40. 6 Pl.
- SCHEWIAKOFF, W. (1893): Über einen neuen bacterienähnlichen Organism. d. Süßwassers. Verhandl. d. naturh. med. Vereins Heidelberg. N. F., Bd. 5 p. 44—79 Tf. 2.
- ZACHARIAS, E. (1901): Referat über „HEGLER“. Botan. Zeitung. Bd. 59 (11) p. 322—327.
- ZETZNOW, E. (1891): Über den Bau der Bakterien. Centralbl. f. Bakteriol. Bd. 10 p. 690—694. 1 Tf.
- Derselbe (1897): Über den Bau der grossen Spirillen. Zeitschr. f. Hygiene. Bd. 24 p. 72—92. Tf. 1—2.

### Erklärung der Abbildungen.

#### Tafel I.

Figg. 1—3. Verschiedene in Teilung begriffene Zellen einer kleinen blaugrünen Nostocacee aus Süßwasser. Trockenpräparat nach dem LÖFFLER'schen Geißelfärbungsverfahren gefärbt. Canadabalsam. Vergr. ca. 4800. In einigen Zellen

sind die ungefärbten und daher sehr schwer sichtbaren Cyanophycinkörner (cy) des Plasmas zu sehen. Näheres siehe im Text.

Figg. 4a—h. *Spirillum volutans* ENNO. Vergr. v. 4a—e n. g. ca. 2500. 4a—e. Trockenpräparate, mit wäßrigem Gentianaviolett gefärbt, Canadabalsam. 4a u. 4c Exemplare, bei welchen der Centralkörper und die plasmatische Hülle ihr normales Verhalten bewahrten, abgesehen davon, daß die Hülle dicker ist, wie bei nicht getrockneten Präparaten. — 4b. Exemplar mit am Deckglas angetrockneter Hülle und stark zusammengezogenem Centralkörper, der viel kürzer ist als die Hülle. 4e ähnliches Exemplar wie Fig. 4a. 4d. Ähnliches Exemplar wie Fig. 4b, bei dem sich der Centralkörper stark verkürzt und gestreckt und daher von der angetrockneten Hülle streckenweise entfernt hat. Nur ein Teil abgebildet. 4e. Das eine Ende dieses Exemplars, wo der Centralkörper im normalen Verhalten sich erhielt. — 4f—4h. Präparation: Konservierung mit Pikrinschwefel-Osmiumsäure oder Alkohol, darauf mit DELAFIELD'schem Hämatoxylin gefärbt, Canadabalsam. 4g. Ganzes Exemplar mit schwach gefärbtem Centralkörper (ck), sog. rote Körnchen darin schön gefärbt, meist excentrisch hohl, siehe 4h stärker vergrößerte; plasmatische Hülle (p) als scheinbar ungefärbter Saum kenntlich, der in die hellen Pole übergeht. — 4f. Optischer Querschnitt eines Exemplars. Der intensiv gefärbte Centralkörper (ck) excentrisch in der plasmatischen Hülle (p).

Figg. 5a—d. Kleines Schwefelbakterium. Trockenpräparat, nach LÖFFLER gefärbt. ck Centralkörper, p plasmatische Rinde. 5d Exemplar in Teilung.

Figg. 6a—e. *Rhodomonas rosea* COHN. 6a. Ganzes Exemplar nach Alkoholbehandlung mit DELAFIELD'schem Hämatoxylin gefärbt, Canadabalsam. Der wabig strukturierte Centralkörper (ck) deutlich, ebenso die spiralgestreifte Membran. 6c—e. Verschiedene Zustände des Geißelapparates in nach LÖFFLER gefärbten Trockenpräparaten.

Figg. 7a—c. *Ophidomonas jenkinsii* ENGB. aus nach LÖFFLER gefärbten Trockenpräparaten. 7a in Teilung begriffenes Exemplar. 7b—c verschiedene Zustände des Geißelapparates.

Fig. 8. *Chromatium okenii* ENGB. Geißel eines Exemplars. Trockenpräparat, nach LÖFFLER gefärbt.



*Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

## **Beiträge zur Kenntnis der Colliden.**

Von

**K. Brandt** (Kiel).

Hierzu Tafel II und III.

Während des Winters 1886/87 gewährte mir die Königliche Akademie der Wissenschaften zu Berlin die Möglichkeit, meine früheren Untersuchungen an Radiolarien in der zoologischen Station zu Neapel fortzusetzen. Ich benutzte den Aufenthalt in Neapel zum Studium des Baues und der Fortpflanzung verschiedener Radiolarien, vor allem der Colliden.

Eine kurze Mitteilung über das eigentümliche Verhalten des Kernes von *Thalassicolla* bei der Schwärmerbildung habe ich bereits 1890<sup>1)</sup> veröffentlicht. Die übrigen Ergebnisse meiner Untersuchungen in Neapel wollte ich zusammen mit den Studien an dem konservierten Material der Plankton-Expedition darstellen. Da aber die Veröffentlichung sich zu lange verzögern würde, so lege ich einige bereits abgeschlossene Teile hiermit vor, und zwar zunächst zwei Mitteilungen, von denen die eine den Bau und die Fortpflanzung von Thalassophysiden, die zweite die Einteilung der Colliden und ihre Stellung im System der Radiolarien behandelt.

### **I. Über Bau und Fortpflanzung von Thalassophysiden.**

#### **I. Bau der vegetativen Zustände von Thalassophysa und verwandten Colliden.**

Es sind bisher drei Arten der Gattung *Thalassophysa* aufgestellt worden, die sämtlich von HAECKEL im atlantischen Gebiet

<sup>1)</sup> Das Litteraturverzeichnis befindet sich am Ende dieser Abhandlung vor der Tafelerklärung (S. 87).

entdeckt und *Th. pelagica* (1862), *Th. sanguinolenta* (1870), *Th. papillosa* (1887) genannt worden sind. Ich habe von diesen Species in Neapel nur die beiden ersteren zu Gesicht bekommen und kann bezüglich des Baues derselben den gründlichen Untersuchungen von HAECKEL und HERTWIG nur wenig hinzufügen. Außerdem beobachtete ich in Neapel zwei Exemplare einer neuen Species, die ich wegen des Vorhandenseins zahlreicher Kieselnadeln *Th. spiculosa* nenne. In Fig. 8 (Taf. 2) habe ich das eine Exemplar nach dem Leben gezeichnet. In der Mitte befindet sich die Centrakapsel. Von derselben strahlen Pseudopodien aus, die mit großen Vakuolen in Verbindung stehen. Die Pseudopodien sowohl als auch die Vakuolen liegen in einer Gallerts substanz, welche — ebenso wie bei anderen Colliden — von dem Pseudopodienplasma secerniert ist. Außerdem befinden sich im extrakapsularen Gallertmantel Ölkugeln, gelbe Zellen und zahlreiche, sehr mannigfach geformte Kieselnadeln (Taf. 2 Fig. 7 a—h). Im Centrum der Centrakapsel (Taf. 2 Fig. 2) findet sich ein sog. Binnenbläschen, das mit spitzen, etwas unregelmäßig verteilten Ausstülpungen versehen ist, welche sich bei Deckglasdruck zusammenziehen und abrunden (Taf. 2 Fig. 6). Im Binnenbläschen (Kern) waren nach Osmiumbehandlung nur einige kleine Binnenkörper (Kernkörper) sichtbar. Im körnigen Centrakapselinhalt fehlten Ölkugeln. Pigment war weder intra- noch extrakapsular vorhanden. — Diese neue Art ist deshalb besonders interessant, weil sie der *Th. sanguinolenta* in hohem Grade ähnlich ist, namentlich in Bezug auf den Kern, und weil sie sich hauptsächlich, und zwar in recht auffallender Weise, durch das Vorhandensein von Spikeln von dieser skeletlosen Art unterscheidet.

Bezüglich des Kernes lassen sich bei diesen drei *Thalassophysa*-Arten zwei Gruppen unterscheiden. Zu der einen gehören *Th. sanguinolenta* (Taf. 2 Fig. 12a) und *spiculosa*, zu der anderen *Th. pelagica*. Während die beiden ersten Arten spitze Ausstülpungen an der Kernmembran besitzen und nur einige kleine Kernkörper enthalten, finden sich bei *Th. pelagica* abgerundet lappige Blindsäcke und ein schlangenförmig gewundener, ungemein langer Chromatinfaden. Die Beschreibung und Abbildung, welche HERTWIG (1879) von dem Kerne dieser Species gegeben hat, kann ich durch die Abbildung eines Schnittes ergänzen. Wie die Fig. 5 (Taf. 2) zeigt, stellt das Binnenkörperchen einen außerordentlich stark gewundenen peripher gelegenen Faden dar, der von einer grobkörnigen Innenmasse des Körpers ausgeht. Das Kernplasma besteht nämlich aus zwei deutlich gesonderten Teilen: der körnigen Innen-

masse und dem körnerlosen peripheren Teil. Auch der erstere Teil erstreckt sich, wie der Schnitt zeigt, in die Ausstülpungen hinein.

Das Plasma, welches zwischen dem Kern und der Centralkapselmembran sich findet, ist deutlich in zwei Schichten gesondert, wie HERTWIG bereits fand und ich für *Th. pelagica* (Taf. 2 Fig. 1 und 4) und *sanguinolenta* bestätigen kann. Daß ich davon bei dem einzigen Exemplar von *Th. spiculosa*, das ich in der Hinsicht näher untersucht habe, nichts bemerkt habe, ist vielleicht nicht von großer Bedeutung. Möglicherweise hängt das nur mit gewissen Entwicklungszuständen zusammen, denn ich fand auch bei den beiden anderen Arten zuweilen die beiden intrakapsularen Plasmaschichten gemischt. Im intrakapsularen Plasma der drei Arten vermißte ich — ebenso wie HAECKEL und HERTWIG — völlig die Eiweißkugeln und Konkretionen, welche bei den Thalassicollen so sehr auffallen. Bei *Thalassophysa pelagica* und *sanguinolenta* fand ich nur zwei Einschlüsse des intrakapsularen Plasmas, abgesehen von kleinen Vakuolen und groben und feinen Körnchen: Ölkugeln und rote Pigmentkörner. Nach HAECKEL und HERTWIG besitzt *Thal. sanguinolenta* rote Ölkugeln, welche in großer Menge vorkommen und eine blaßrosa Färbung der Centralkapsel hervorrufen. Nach meinen Untersuchungen sind sowohl bei *Th. pelagica* als bei *Th. sanguinolenta* häufig zahlreiche rote Farbstoffkörner vorhanden, die größtenteils den Ölkugeln dicht anliegen. Die Öltröpfen selbst habe ich bei beiden Arten nie rot, sondern stets farblos bzw. blaßgelb (zuweilen bei *Th. sanguinolenta*) gefunden. In Fig. 12b der Taf. 2 habe ich eine solche blaßgelbe Ölkugel von *Th. sanguinolenta* mit den anliegenden Pigmentkörnern dargestellt; ferner zeigt Fig. 12a derselben Tafel die Anordnung der Ölkugel und Pigmentkörner im Centralkapselinhalt einer nicht gedrückten *Th. sanguinolenta*. In der letzteren Figur ist erkennbar, daß die Pigmentkörnchen zum Teil dicht der Innenseite der Centralkapselmembran anliegen, zum Teil aber auch die Ölkugeln umlagern. In Fig. 1 der Taf. 2 habe ich auch bei einer durch Deckglasdruck etwas abgeplatteten Centralkapsel von *Th. pelagica* und in Fig. 13 bei einer nicht abgeplatteten Centralkapsel derselben Species die von rötlich violetten Pigmentkörnern umgebenen Ölkugeln genau wiedergegeben. Die letztere Figur zeigt zugleich die höchst auffallende Erscheinung, daß die Ölkugeln nur an ihrer äußeren Hälfte von Pigment umlagert sind, während die dem Binnenbläschen zugekehrte Seite frei davon ist. Dasselbe konstatierte ich bei beiden Arten in allen Fällen, wenn die Ölkugel eine beträchtliche Größe besaß (vergl. auch eine

Taf. 2 Fig. 12 b wiedergegebene Ölkugel von *Th. sanguinolenta*). Diese interessante centrifugale Anordnung des Pigments wird jedenfalls von denselben Kräften hervorgerufen, welche die regelmäßig radiale Anordnung der verschiedenen Teile des Radiolarienkörpers bedingen.

Dadurch, daß ich mehrere Exemplare von *Th. pelagica* und *sanguinolenta* wochenlang züchtete, konnte ich mich ferner davon überzeugen, daß die Ölkugeln in Größe, Zahl und Lagerung in demselben Individuum große Veränderungen in wenigen Tagen durchmachen. Sie treten auf und verschwinden wieder, um einige Tage darauf wieder zu erscheinen; zeitweise sind die großen überwiegend, zeitweise mehr die kleinen; bald sind die Ölkugeln in Gruppen vereinigt, bald gleichmäßig verteilt; endlich liegen sie in demselben Exemplar an verschiedenen Tagen näher oder ferner der Centralkapselmembran. Wenn wenig oder gar keine Ölkugeln in der Centralkapsel sich finden, so ist entweder das intrakapsulare Plasma reicher an stark lichtbrechenden Körnern als sonst, oder die Ölkugeln finden sich außerhalb der Centralkapsel. Bei *Th. sanguinolenta* traf ich auffallend häufig außerhalb der Centralkapsel Ölkugeln und konnte bei demselben Exemplar das Hin- und Herwandern der Ölkugeln ganz besonders dann konstatieren, wenn die unten zu schildernden eigentümlichen Entwicklungsvorgänge sich vorbereiteten oder abspielten. Dadurch, daß die beiden von mir beobachteten Exemplare von *Th. spiculosa* extrakapsulare Ölkugeln zeigten, verrät sich eine weitere Ähnlichkeit mit *Th. sanguinolenta*; denn bei *Th. pelagica* beobachtete ich nur in einem Falle einige extrakapsulare Öltropfen.

Auch bezüglich der extrakapsularen Teile zeigt sich eine Verschiedenheit zwischen *Th. pelagica* und den beiden anderen Arten. Die erstere Species besitzt stets, wie auch HAECKEL (1887) hervorhebt, kleine oder größere Plasmaklumpen in seinen Pseudopodien, während den anderen Arten solche extrakapsulare Plasmaansammlungen immer fehlen. Ferner zeigen *Th. sanguinolenta* und *spiculosa* eine auffallende Neigung zu *Myxobrachia*-Zuständen<sup>1)</sup>; bei *Th. pelagica* hingegen habe ich nie etwas derart beobachtet.

Die drei lebend untersuchten Arten von *Thalassophysa* unterscheiden sich in folgender Weise:

<sup>1)</sup> Von HAECKEL und NIC. WAGNER sind mehrere Formen als *Myxobrachia rhopalum* etc. beschrieben worden, die HERTWIG als Deformitäten von *Th. sanguinolenta* erkannte.

1. *Th. pelagica* Hkl. Kern (Binnenbläschen) mit abgerundeten kurzen Anstülpungen. Ölkugeln farblos, oft von feinen rötlich violetten Pigmentkörnern umgeben. In den Pseudopodienbahnen feinkörnige Plasmaklumpen stets vorhanden.

2. *Th. sanguinolenta* Hkl. Kern mit spitzen, langen Ausstülpungen. Ölkugeln farblos oder blaßgelb bis orangegegelb, nicht selten außerhalb der Centralkapsel. An der Innenseite der Centralkapselmembran und zuweilen auch an den Ölkugeln rötlich violette Pigmentkörner. Extrakapsulare Plasmaklumpen fehlen.

3. *Th. spiculosa* n. sp. Kern mit spitzen, langen Ausstülpungen. Ölkugeln farblos. Pigmentkörner und extrakapsulare Klumpen fehlen. Im Extrakapsulum zahlreiche zerstreute Kieselnadeln von sehr verschiedener Form vorhanden.

Diesen drei Arten schließen sich zwei von HAECKEL (1887) beschriebene Species an, nämlich *Thalassophysa papillosa* von den Canaren und Capverden und *Thalassopila cladococcus* aus dem antarktischen Gebiet (südlich von Kerguelen). Beide Arten haben einen ganz ähnlichen Kern wie *Thalassophysa pelagica*, nur zahlreichere stumpfe Ansaackungen an demselben. Die Gattung *Thalassopila* wird deshalb von den übrigen Colliden gesondert, weil die sonst extrakapsular vorkommenden großen Vakuolen sich hier — ähnlich wie bei *Physematium* und *Thalassolampe* — innerhalb der Centralkapsel ausgebildet finden. Daß die Challenger-Expedition nur an zwei Stellen je eine *Thalassophysa*-ähnliche Species gefunden haben soll, und daß HAECKEL keine einzige nadelführende Art mit *Thalassophysa*-Kern anführt, kann bei der Häufigkeit des Vorkommens solcher Colliden nur an ungenügender Untersuchung des Weichkörpers liegen. Ich habe in dem konservierten Material der Plankton-Expedition eine ganze Reihe von *Thalassophysiden*-Arten, teils mit, teils ohne Nadeln gefunden, von denen ich die wichtigsten kurz charakterisiere.<sup>1)</sup> Folgende drei Gattungen habe ich zu unterscheiden.

<sup>1)</sup> Bei der Untersuchung von konserviertem Material fehlen zahlreiche Anhaltspunkte, welche bei lebenden Exemplaren die Bestimmung der Arten sehr erleichtern. Die Ölkugeln z. B. sind aufgelöst, die röhrliehen Hohlräume, die nach Beseitigung der Fetttropfen übrig bleiben, kann man leicht für Vakuolen ansehen. In Alkohol lösliche Farbstoffe sind gleichfalls beseitigt, und über die Beschaffenheit von Gallerte und extrakapsularen Vakuolen läßt sich nur in besonders charakteristischen Fällen etwas aussagen. Im ganzen ist die Gallerte der *Thalassophysiden* weicher und sind die Vakuolen vergänglicher als bei *Thalassicola*, so daß die Unterschiede der Arten an konservierten Exemplaren nur wenig

### I. *Thalassophysa* HAECKEL.

Kern mit stumpfen oder spitzen radiären Aussackungen. Intrakapsuläres Plasma ohne große Vakuolen.

Unterschiede der Species nach konservierten Exemplaren.

#### a) Ohne Nadeln.

*Th. pelagica* HAECKEL. Centrakapselmembran ziemlich dick. Intrakapsuläres Plasma mehr oder weniger deutlich in Außen- und Innenmasse gesondert. Kern mit abgerundeten Aussackungen. Chromatin in Gestalt eines sehr langen Fadens oder kürzerer, zum Teil rundlicher Stücke. Extrakapsularium mit wenig deutlichen Vakuolen, ohne Pigment, mit vielen gelben Zellen.

Fundorte: Messina, Corfu, Nizza, Gemma HAECKEL, Messina HERTWIG. Ferner Neapel. Im Material der Plankton-Expedition Golfstrom (1. XI.), Sargassosee (18. und 20. VIII.) Nordäquatorialstrom (23. VIII.).

*Th. papillosa* HAECKEL (?) Centrakapselmembran dick (nach HAECKEL sehr dünn, aber fest). Kern mit dicker Membran und kurzen lappenförmigen Aussackungen, die Chromatinmassen enthalten. Extrakapsuläre Vakuolen zahlreich und groß; in anderen Fällen Gallerte fast homogen. Gelbe Zellen fehlen (nach HAECKEL sind sie in großer Zahl vorhanden).

Fundorte: Canaren (Lauzerote) HAECKEL, Capverden, Oberfläche, Challenger-Expedition. Zweifelhaft ob hierher gehörig aus dem Material der Plankton-Expedition Exemplare vom Nordäquatorialstrom (2. IX.) und Südäquatorialstrom (9. IX.).

*Th. sanguinolenta* HAECKEL. Centrakapselmembran von geringer Dicke (nach HAECKEL dick). Intrakapsuläres Plasma in Innen- und Außenplasma gesondert. Kern mit langzipfligen Aussackungen, die in konservierten Exemplaren nicht immer die Zuspitzung zeigen, und dicken Chromatinmassen. Extrakapsuläre Vakuolen zahlreich und ansehnlich. Gelbe Zellen vorhanden.

Fundorte: Canaren (Lauzerote), HAECKEL, Messina, HERTWIG. Ferner Neapel und an folgenden Stationen der Plankton-Expedition: Nordäquatorialstrom (2. IX.), Südäquatorialstrom (7. IX.).

hervortreten. Eine weitere große Schwierigkeit für die Artbestimmung nach konserviertem und geschnittenem Material besteht darin, daß sowohl das intrakapsuläre Plasma mit seinen Einschlüssen, namentlich Ölkugeln und Vakuolen, als auch der Kern bedeutende Verschiedenheiten in den verschiedenen Entwicklungszuständen aufweist.

## b) Mit Nadeln.

*Th. hirsuta* n. sp. Geminate Nadeln<sup>1)</sup> sehr zahlreich und klein (0,04—0,08 mm lang), mit drei glatten, zuweilen etwas gebogenen Schenkeln an jedem Ende des Mittelbalkens. Centralkapselmembran dick. Kern — ähnlich dem von *Th. papillosa* (?) — mit dicker Membran und kurzen lappenförmigen Aussackungen, welche Chromatinmassen enthalten. Extrakapsulare Vakuolen zahlreich, wenig deutlich. Gelbe Zellen fehlen.<sup>2)</sup>

Fundorte: Sargassosee (18. und 19. VIII., 19. X.), Südäquatorialstrom (6. und 15. IX.).

*Th. guttulosa* n. sp. Geminate Nadeln nicht sehr zahlreich; meist 3, selten 4 Schenkel jederseits des Mittelbalkens; klein (0,04 bis 0,06 mm lang), zum Teil etwas höckrig. Centralkapselmembran sehr dick. Kern entweder ganz wie bei *Th. sanguinolenta* oder mit Fäden in den Aussackungen. Extrakapsulare Vakuolen scheinen zu fehlen, Gallerte kompakt. Gelbe Zellen vorhanden.

Fundorte: Nordäquatorialstrom (1. IX.) und Südäquatorialstrom (7. IX.).

*Th. spiculosa* n. sp. Kleine glatte Nadeln von verschiedener Form vorhanden; meist einfach (0,05—0,1), auch radiate, drei- oder vierschenklige (0,1) sowie geminate Nadeln mit 2, 3 oder 4 Schenkeln jederseits (0,07 mm lang). Centralkapselmembran außerordentlich dick, dicker als bei irgend einer anderen von mir untersuchten Collide. Der Kern ist ein echter Physidenkern; die Ausbuchtungen, in konservierten Exemplaren meist stumpf, enthalten große und kleine Chromatinstücke, zum Teil auch kurze Fäden. Extrakapsulare Vakuolen undeutlich. Gelbe Zellen vorhanden.<sup>3)</sup>

<sup>1)</sup> Als geminate Spikeln bezeichnet HAECKEL solche, die (ähnlich wie die Taf. 2 Fig. 7f wiedergegebene Nadel von *Th. spiculosa*) an jedem Ende eines Mittelbalkens drei bzw. vier gespreizte Schenkel besitzen.

<sup>2)</sup> Dieser Species schließen sich Exemplare aus verschiedenen Fängen des Nord- und Südäquatorialstromes an, die in Bezug auf die Nadeln abweichen. Die geminaten Nadeln mit drei Schenkeln jederseits sind nur wenig zahlreich, dafür aber größer (0,07—0,11) und zugleich etwas bedornt.

<sup>3)</sup> Ähnlich dieser Species sind Exemplare aus dem Sargassomeer, dem Golfstrom und dem Nordäquatorialstrom, die in Bezug auf den Weichkörper im wesentlichen mit *Th. spiculosa* übereinstimmen, aber entweder größere und zugleich bedornete oder vorzugsweise schenklige (radiate) Spikeln besitzen. Bezüglich der mannigfaltigen Form der Spikeln steht die Species auch HAECKEL'S nordpazifischer Species *Lampoxanthium pandora* nahe, aber erstens sind bei *L. pandora* die Spikeln viel größer, und zweitens läßt der von HAECKEL auch abgebildete Weichkörper einen Kern mit zahlreichen kugligen Nukleolen,

Fundorte: Neapel; Golfstrom (29. X. und 1. XI.) und Nordäquatorialstrom (21. und 22. VIII.).

## II. *Thalassopila* HAECKEL.

Kern mit zahlreichen, meist langen radiären Aussackungen. Intrakapsulares Plasma mit sehr großen Vakuolen. Auch extrakapsular kommen in manchen Fällen große Vakuolen vor.

### a) Ohne Nadeln.

*Th. cladococcus* HAECKEL (1887, T. 1. F. 3). Nach HAECKEL ist die Centralkapselmembran dick. Kern mit mehr als 100 stumpfen Blindsäcken, die etwa ebenso lang wie breit sind. Intrakapsulares Plasma: innen große Vakuolen, außen eine Lage von Ölkugeln. Extrakapsulare Gallertschicht dünn, frei von Vakuolen, mit vielen gelben Zellen.

Fundorte: Antarktischer Ocean südlich von Kerguelen, Challenger-Station 154.

*Th. pustulosa* n. sp. Ähnlich der vorigen Species. Centralkapselmembran ziemlich dünn. Kern mit wenig zahlreichen, langen dünnen Zipfeln versehen, die sich zwischen die den Kern umlagernden sehr großen Vakuolen drängen. Extrakapsulare Gallertschicht ansehnlich, mit außen großen, innen kleinen Vakuolen. Gelbe Zellen fehlen.

Fundorte: Guineastrom (5. IX.) und Südäquatorialstrom (10. IX.).

### b) Mit Nadeln.

*Th. laciniata* n. sp. Geminate Nadeln von mittlerer bis sehr beträchtlicher Größe (0,1–0,7 mm) vorhanden, nicht zahlreich, mit drei Schenkeln jederseits des Mittelbalkens, höckerig. Weichkörper in Bezug auf intra- und extrakapsulare Teile ganz ebenso wie *Th. pustulosa*.<sup>1)</sup>

Fundorte: Nordäquatorialstrom (2. IX.), Guineastrom (5. IX.), Südäquatorialstrom (9. IX.).

## III. *Pachysphaera* n. g.

Kern mit sehr dicker Membran, ohne Ausstülpungen, höchstens mit leichten Vorwölbungen. Kerninhalt (wie bei *Thalassophysa*)

aber ohne Anssackungen erkennen. Da jedoch die Centralkapselmembran als sehr dick beschrieben und abgebildet wird, so gehört doch vielleicht *L. pandora* zu den Physiden.

<sup>1)</sup> Andererseits stimmt *Thalassopila laciniata* in Bezug auf die Nadeln genau mit einer echten *Thalassicollide* des Materials der Plankton-Expedition überein.

aus centraler körniger Masse und gut davon gesonderten, peripheren, klumpigen Chromatin-Fäden und -Stücken bestehend. Die letzteren, bei anderen Physiden grobenteils in den Anssackungen liegend, sind hier klumpenweis dicht an die sehr dicke Kernmembran gepreßt. Intrakapsulares Plasma wie bei *Thalassophysa*.

a) Ohne Nadeln.

*P. globosa* n. sp. Centralkapselmembran mäßig dick. Plasma und Kern s. Gattung. Gallerte fast ohne Vakuolen. Gelbe Zellen vorhanden.

Fundorte: Südäquatorialstrom (10. IX.).

b) Mit Nadeln.

*P. octofurcata* n. sp. Mittelgroße bis sehr große (0,14 bis 0,8 mm lange) geminate Nadeln mit jederseits vier vollkommen glatten Schenkeln an einem ganz kurzen Mittelbalken, zahlreich oder spärlich vorhanden. Centralkapselmembran, intrakapsulares Plasma und Kern ganz wie bei *P. globosa*. In dem intrakapsularen Plasma scheint nahe der Centralkapselmembran eine Schicht von ansehnlichen Ölkugeln stets vorhanden zu sein. Dentliche Vakuolen in der Gallerte vorhanden. Gelbe Zellen fehlen.<sup>1)</sup>

Fundorte: Guineastrom (4. IX.), Südäquatorialstrom (8. und 9. IX.).

<sup>1)</sup> Ähnlich sind Exemplare aus Guinea- und Südäquatorialstrom, bei denen die Nadeln nicht so groß (nur 0,1—0,46 mm lang) sind, aber fast sämtlich nur drei (selten vier) meist etwas gebogene Schenkel an jedem Ende des auch hier sehr kurzen Mittelbalkens besitzen. HAECKEL beschreibt zwei Arten mit ähnlichen Spikeln, wie sie bei *P. octofurcata* vorkommen (*Thalassoxanthium octoceras* aus dem Indischen Ocean, Madagaskar und *Lampoxanthium octoceras* aus dem Südatlantik, Challenger-Station 331). Die erstere Species wird folgendermaßen charakterisiert: Die (abgebildeten) Spikeln sämtlich geminat, aus einem einfachen, kurzen Mittelbalken und vier divergierenden Schenkeln an jedem Ende desselben zusammengesetzt. Die Schenkel sind ganz glatt, unregelmäßig gekrümmt oder gebogen und vier- bis achtmal so lang als der Mittelbalken. Centralkapsel dunkel, mit Farbstoffkörnern erfüllt, ohne Ölkugeln, viermal so groß als der Kern. Durchmesser der Centralkapsel 0,5, des Kerns 0,12 mm, Länge der Spikeln 0,2—0,4 mm. Für *Lampoxanthium octoceras* wird nur folgendes angegeben: Spikeln sämtlich geminat, mit einem sehr kurzen einfachen Mittelbalken und vier sehr langen divergierenden Schenkeln an jedem Ende desselben. Die Schenkel sind glatt, fünf- bis zehnmal so lang als der Mittelbalken, unregelmäßig gebogen und gekrümmt. Von *Th. octoceras* verschieden durch dünnere, mehr gebogene Schenkel und durch die voluminöse Gallerte, die sie vollständig einschließt. Durchmesser der Centralkapsel 0,5, des Nukleus 0,2, des „Calymma“ 3,0 mm. Außerdem kommt der Gattungsunterschied in Betracht, der nach HAECKEL darin besteht, daß *Thalassoxanthium* keine Vakuolen aufweist, während

## 2. Die Fortpflanzung von *Thalassophysa*.

Bezüglich der Fortpflanzung von *Colliden* haben R. HERTWIG (1876) und ich (1890) nähere Mitteilungen gemacht. Dieselben betreffen nur *Thalassicolla*. Ich habe bei zwei Arten dieser Gattung sowohl die Bildung von Isosporen als auch diejenige von Anisosporen in allen wichtigeren Stadien ermittelt und habe auch die beiden Schwärmerformen selbst in reifem Zustande kennen gelernt. Außerdem habe ich bei *Physematium Mülleri* die Bildung von Isosporen mit ansehnlichen Krystallen in Neapel verfolgt.

Diesen reproduktiven Vorgängen stehen die Zweiteilungen gegenüber, die im vegetativen Zustande stattfinden, und die bei *Thalassicolla spinida* sich so schnell folgen können, daß man in derselben Gallerte mehrere (2–4) Individuen, jedes eventuell mit zwei Kernen, findet. Ähnliches ist neuerdings für die *Triplylee Aulacantha scolymantha* von KARAWAIEW<sup>1)</sup> und von BORGERT<sup>2)</sup> nachgewiesen worden. Während aber im vegetativen Zustande die Vermehrung des Kernes durch Zweiteilung erfolgt, findet in den reproduktiven Zuständen eine Viel-Kernbildung statt. Der Verlauf der plötzlichen Ausbildung von tausenden von kleinen Kernen aus einem Mutterkern ist ein wesentlich anderer bei der Isosporenbildung als bei der Bildung von Anisosporen.

Über die Fortpflanzung der *Thalassophysa*-Arten ist bisher gar nichts mitgeteilt worden. Auch ich habe von Schwärmerbildung bei den Angehörigen dieser Gattung ebenso wenig wie meine Vorgänger das geringste bemerkt; dagegen beobachtete ich bei zwei Arten von *Thalassophysa* (an drei Exemplaren von *Th. pelagica* und an ebenso vielen Individuen von *Th. sanguinolenta*) einen höchst eigentümlichen Entwicklungsvorgang, auf dessen mutmaßliche Bedeutung ich erst unten bei der Zusammenfassung der beobachteten Thatsachen eingehen werde. Zunächst glaube ich die Befunde detailliert mitteilen zu müssen, weil sie von allem bisher Bekannten abweichen.

*Lampoxanthium* zahlreiche große extrakapsuläre Vakuolen (aber keine intrakapsulären) besitzt. — Es ist nicht ausgeschlossen, daß *P. octofurcata* mit *Lampoxanthium octoceras* identisch ist; nach den bis jetzt vorliegenden Angaben über *L. octoceras* ist das aber nicht zu entscheiden.

<sup>1)</sup> W. KARAWAIEW, Zool. Anz. 18. Jahrg. 1895.

<sup>2)</sup> A. BORGERT, Zool. Anz. 19. Jahrg. 1896. Ein besonders großes Exemplar von *Aulacantha* besaß acht Centrakapseln.

## a) Beobachtungen.

1. Eine *Th. pelagica*, die am 9. November 1886 in ein Kulturglas<sup>1)</sup> gesetzt war, hatte ich bis zum 16. Dezember täglich beobachtet, ohne erhebliche Veränderungen an ihr wahrnehmen zu können. Sie besaß, wie andere vegetative Individuen dieser Species, eine kuglige Centralkapsel mit regelmäßig verteilten Ölkugeln. Fig. 13 der Taf. 2 ist am 26. November nach diesem Individuum gezeichnet worden. Am 17. Dezember war die Centralkapselmasse unregelmäßig lappig geworden und ließ keine Membran mehr erkennen (Taf. 3 Fig. 13). Bis zum 20. Dezember blieb das Exemplar in ungefähr demselben Zustande, dann wurde der Versuch abgebrochen.

2. Eine andere *Th. pelagica* war am 14. Dezember 1886 gefangen und allein in ein großes Glas mit filtriertem Seewasser gesetzt worden. Bis zum 22. Dezember erwies es sich bei täglich wiederholter Untersuchung als ein vegetatives Individuum. Nach fünftägiger Unterbrechung der Beobachtungen sah ich am 28. Dezember, daß das Individuum nicht mehr eine kuglige Centralkapsel besaß, sondern an Stelle derselben einen langen, an beiden Enden kolbig angeschwollenen Plasmastrang. Von einem Binnenbläschen war keine Spur zu erkennen, ebenso wenig von einer Centralkapselmembran. Die Masse enthielt zahlreiche, meist kleine Öltropfen; die größeren waren mit violetterm Pigment bedeckt. Das Individuum hatte sich bis zum nächsten Tage (29. XII.) erheblich verlängert. In einem vakuolären Gallertstrang von 11 mm Länge und 1,2 mm Dicke befand sich ein fast ebenso langer Plasmafaden (die modifizierte Centralkapsel), der von etwas ungleicher Dicke (0,03 bis 0,13 mm) war. Dieser Faden, von dem Taf. 3 Fig. 8 ein Stück wiedergegeben ist, war nicht mehr, wie am Tage zuvor, gerade gestreckt, sondern an verschiedenen Stellen geknickt und bildete hier und da auch Schleifen.

<sup>1)</sup> Nachdem sich für längere Beobachtungen an Radiolarien und anderen Auftriebsorganismen die Kultur in fließendem Wasser, in durchlüftetem Wasser und auch in unbewegtem Wasser, das in offenen oder in kleinen geschlossenen bzw. nur zugedeckten Gläsern sich befand, als unzureichend erwiesen hatte, wurden die weiteren Kulturversuche stets in der Weise gemacht, daß isolierte Organismen in große Stüpselgläser gesetzt wurden, die etwa zu drei Viertel mit filtriertem Seewasser aus dem äußeren Teile des Golfes gefüllt waren. Es ist dabei auch notwendig, daß die zu kultivierenden Organismen von Zeit zu Zeit (nach 3—8 Tagen) in gut gereinigte Gläser mit filtriertem und möglichst frischem Seewasser übersetzt werden. Thalassicolle konnte ich auf diese Weise länger als ein Vierteljahr, koloniebildende Radiolarien zwei Monate lang und Thalassophysen während sechs Wochen fortgesetzt beobachten.

Am 30. Dezember war die fadenförmige Centralkapselmasse im mittleren Teile in zahlreiche kleine Stücke zerfallen (s. Taf. 3 Fig. 9 und 11); die beiden etwas angeschwollenen Enden des Fadens dagegen waren noch strangförmig. Das eine Ende des Gallertstranges wurde abgeschnitten, in Jodspiritus konserviert und nach Färbung mit Karmin in Balsam eingelegt. An dem Präparat zeigt sich, daß der Plasmastrang sehr zahlreiche homogene Kerne enthält (Taf. 2 Fig. 10). Am 31. Dezember war die Zerkleinerung noch weiter vorgeschritten. Auch das Ende des Fadens war jetzt in viele Stücke zerfallen. Aus der ursprünglich einkernigen kugligen Centralkapselmasse waren jetzt tausende von kleinen Individuen, jedes mit mehreren ganz einfachen Kernen, entstanden. Während am Tage zuvor die gelben Zellen und die extrakapsularen Plasmaklumpen noch Gemeingut des ganzen Kolonialverbandes gewesen waren (s. Taf. 3 Fig. 9) und nahe der Oberfläche der umhüllenden Gallerte gelegen hatten, waren dieselben jetzt von den einzelnen Individuen herangezogen worden, so daß die umgewandelte *Thalassophysa* sehr lebhaft an gewisse koloniebildende Radiolarien erinnerte (Taf. 3 Fig. 10). Fast jedes Individuum besaß jetzt einen extrakapsularen Plasmaklumpen und eine Anzahl gelber Zellen. Viele Individuen waren im Begriff sich zu teilen.

Am folgenden Tage (1. Januar) besaß der Gallertstrang eine Länge von 20 mm. Die Kolonie war also seit dem 29. Dezember fast noch einmal so lang geworden, obwohl inzwischen, wie erwähnt, ein großes Stück zur Konservierung abgeschnitten worden war. Die Individuen hatten zum Teil Kugelgestalt angenommen, verhielten sich aber im übrigen noch ebenso, wie am 31. Dezember.

Eine sehr wichtige Veränderung wurde am folgenden Tage konstatiert: statt einer Kolonie fand ich zwei. Wahrscheinlich waren außer diesen beiden Kolonien, die ich auffand, noch mehrere kleinere durch Teilung der Mutterkolonie entstanden, wenigstens schien mir die Gesamtmenge der Individuen in den erwähnten zwei Kolonien bedeutend geringer zu sein, als die Menge der Individuen am Tage zuvor.

In den folgenden Tagen machten sich wenige Veränderungen bemerkbar. Die einzige Eigentümlichkeit, die der Erwähnung wert ist, bestand darin, daß sich ein gewisser Dimorphismus der Individuen insofern zeigte, als in einem Teil der Individuen die Ölkugeln sich zu einem Haufen zusammendrängten, während sie bei den anderen verteilt blieben (s. Taf. 2 Fig. 11 vom 4. Januar). Auch am 7. Januar

waren diese zwei Arten von Individuen zu unterscheiden; eine ganz scharfe Grenze ließ sich jedoch nicht ziehen, vielmehr kamen auch einige Übergänge vor. Am 7. Januar war die eine Kolonie verschwunden, die andere wurde bis zum 12. Januar täglich beobachtet, ohne daß wesentliche Veränderungen eintraten. Am 12. Januar jedoch waren einige Individuen dieser Kolonie weit aus der Gallerte herausgetreten und standen augenscheinlich im Begriff sich abzulösen. Um die Trennung der Individuen von der Mutterkolonie näher zu verfolgen, setzte ich den Rest in ein kleines Gefäß. Leider waren die Bedingungen in demselben zu ungünstig, so daß die Individuen am 14. Januar abgestorben waren und die gelben Zellen ausschwärmten.

3. Eine dritte *Th. pelagica*, die am 30. Dezember 1886 gefangen worden war, verhielt sich am 30. und 31. Dezember ganz wie ein vegetatives Individuum. Am 2. Januar jedoch hatte die Centralkapsel eine unregelmäßige, lauggestreckte Form angenommen (Taf. 3 Fig. 7). An den beiden Enden strahlten Pseudopodien aus. Die Centralkapselmasse war trübgrau, wohl von sehr zahlreichen, kleinen Öltröpfchen. Ölkugeln fehlten ganz, während sie am 30. und 31. Dezember vorhanden gewesen waren. Am 3. und 4. Januar war die Centralkapsel zu einer im allgemeinen hufeisenförmigen Masse zusammengezogen; doch hatten sich an verschiedenen Stellen noch neue Hervorragungen und kleine Knickungen gebildet. Am 5. Januar war die Masse abgestorben.

4. Die noch zu schildernden drei Fälle betreffen *Th. sanguinolenta*. Am 25. Januar 1887 wurde ein vegetatives Exemplar dieser Species gefangen, das nur dadurch auffiel, daß die Ölkugeln außerhalb der kugligen Centralkapsel sich befanden. In dem trüben, undurchsichtigen Centralkapselinhalt war von einem Binnebläschen nichts zu erkennen. Schon am nächsten Tage zeigte sich an dem Individuum, daß die Centralkapsel eine etwas unregelmäßige, ungefähr nierenförmige Gestalt angenommen hatte, und daß das intrakapsulare Plasma aus zahlreichen kleinen Klümpchen bestand, die regelmäßig strahlenförmig angeordnet waren. Bis zum darauffolgenden Tage (27. Januar) hatte sich das Tier in sehr eigentümlicher Weise verändert. Es bestand jetzt aus einem etwas geschlängelten Gallertbände (Taf. 2 Fig. 9) mit Vakuolen und einem doppelten, in Zerfall begriffenen Plasmafaden, von dem zahlreiche feine Pseudopodien nach der Gallertoberfläche ausstrahlten. Das Plasma der umgewandelten Centralkapsel war, wie am vorhergehenden Tage, grau, von feinen und groben Körnern sowie von

vaknolenartigen Tropfen (Kernen?) durchsetzt. Außerhalb des in Zerstückelung begriffenen Centralkapselfadens waren zahlreiche Ölkugeln vorhanden. Ein Binnenbläschen fehlte jetzt sicher.

Am 28. war der Faden in mehrere hundert kleine Stücke (Individuen) zerfallen. Fast an jedem derselben befanden sich einige größere Fettkugeln; außerdem besaßen einige Individuen auch schon in ihrem Plasma einen oder mehrere Öltröpfchen (s. Taf. 3 Fig. 12). Als die Kolonie am folgenden Tage wieder untersucht werden sollte, zeigte sich, daß sie inzwischen in sechs kleinere Kolonien zerfallen war. Die Individuen waren noch unverändert. Auch am 31. war noch alles im wesentlichen ebenso, nur hatte das intrakapsulare Fett in gleichem Maße zu -, wie das extrakapsulare abgenommen. Vom 1. Februar an waren die Individuen der verschiedenen Kolonien nur mit intrakapsularem Fett versehen. Entweder befanden sich mehrere kleine oder nur eine große Ölkugel oder endlich eine Ölkugel nebst einigen kleinen Fetttropfen im Centrum der Individuen.

Am 2. Februar war alles noch unverändert. Eine der Kolonien wurde konserviert und nachher in Balsam eingelegt. Es zeigte sich auch hier, daß die Individuen stets mit mehreren homogenen Kernen versehen waren (Taf. 3 Fig. 3). Am 3. Februar (s. Fig. 3 der Taf. 2 nach dem Leben) und in den folgenden Tagen wurden keine erheblichen Veränderungen wahrgenommen. Am 6. Februar waren nur noch drei Kolonien zu finden, die zwei anderen waren spurlos verschwunden. Am 7. Februar konnten auch diese drei Kolonien nicht mehr aufgefunden werden. Vermutlich hatten sich die Individuen von einander getrennt und waren bei ihrer geringen Größe nicht mehr zu erkennen.

5. Eine zweite *Th. sanguinolenta* (*Myxobrachia*) war schon beim Fange (am 2. Februar) mit einer in Teilung begriffenen, langgestreckt cylindrischen Centralkapsel versehen (Taf. 3 Fig. 4). Auch dieses Exemplar besaß nur extrakapsulare Ölkugeln. Aus dem dicken, an einem Ende gespaltenen Cylinder war am nächsten Tage ein mehrfach gebogener, in Stücke zerfallender Faden geworden (Taf. 3 Fig. 5). Am 4. Februar war die Gallertmasse walzenförmig geworden, 8 mm lang, 1,8 mm dick. Der Centralkapsel faden war in zahlreiche Individuen zerfallen (Taf. 3 Fig. 6). Das Ganze stellte nun eine Kolonie dar, die von gewissen koloniebildenden Radiolarien sich hauptsächlich dadurch unterschied, daß das Fett, wie am ersten Beobachtungstage, nur in Form extrakapsularer Tropfen vorhanden war. In den folgenden Tagen wanderte das Fett allmählich aus

dem extrakapsularen Mutterboden in die Markmasse der Individuen. An allen Tagen bis zum 8. Februar wurde die Kolonie beobachtet, am 9. Februar jedoch war sie nicht mehr aufzufinden.

6. Das letzte Exemplar von *Th. sanguinolenta*, bei welchem ich derartige Vorgänge beobachtete, wurde mit dem vorigen Exemplar zusammen gefangen und besaß ebenfalls schon am 2. Februar statt der kugligen eine fadenförmige Centralkapselmasse ohne Ölkugeln (Taf. 3 Fig. 1). Die Fettkugeln lagen extrakapsular. Die Form der Centralkapsel war hier um so auffallender, als die Gallertmasse noch Kugelgestalt besaß. Am nächsten Tage war aus dem gerade gestreckten Faden ein ringförmiger Strang geworden, der sich an mehreren Stellen gespalten hatte. Ein Stück davon mit extrakapsularen Ölkugeln ist Taf. 3 Fig. 2 wiedergegeben. Am 4. Februar war der Strang in sehr zahlreiche, dicht zusammengedrückte, kleine Individuen zerfallen, die im allgemeinen noch zu einem großen Ringe gruppiert waren. Leider war am darauffolgenden Tage das Exemplar abgestorben und durch eingedrungene Infusorien schon teilweise zerstört.

#### b) Zusammenfassung und Deutung der Beobachtungen.

Wie die sechs Beobachtungsreihen zeigen, gehen sowohl *Thalassophysa pelagica* als auch *Th. sanguinolenta* in einen polyzoen Zustand über. Aus der einkernigen *Thalassophysa* wird eine Kolonie von Tausenden von Einzelindividuen, die den Individuen von jungen koloniebildenden Radiolarien überraschend ähnlich sind.

Die *Thalassophysa* wird zunächst vielkernig. Statt des einzigen, stark differenzierten großen Kernes sind nach kurzer Zeit (1—2 Tagen) viele Tausende sehr kleiner und äußerst primitiver Kerne vorhanden. Wie das geschieht, habe ich in Neapel nicht untersuchen können, weil ich zu wenig Material zur Verfügung hatte und vor allen Dingen das Endresultat des ganzen Vorganges zu ermitteln wünschte. Die strahlenförmige Anordnung des intrakapsularen Plasmas, die ich in einem Falle (dem oben unter 4 angeführten) beobachtet habe, macht es wahrscheinlich, daß sich bei dieser Kernvermehrung ähnliche Vorgänge abspielen, wie ich sie für die Anisosporenbildung von *Thalassicolla* bereits kurz geschildert habe (1890). Diese Vermutung wird dadurch gestützt, daß ich unter den in Schnitte zerlegten *Thalassophysiden* der Plankton-Expedition mehrere Exemplare gefunden habe, die in ähnlicher Weise von den vegetativen Zuständen abwichen, wie die in Anisosporenbildung be-

griffenen Thalassicollen von vegetativen Exemplaren derselben Art. Der Kern war kleiner, seine Masse nur schwach färbbar; Fäden jedoch waren noch vorhanden. In unmittelbarer Umgebung des Kernes fanden sich sehr viele intensiv färbbare Körnchen, die ich für ausgetretenes Chromatin des Kernes ansehe. Ich halte es nach den mir vorliegenden Präparaten für ausgeschlossen, daß *Thalassophysa* durch sehr schnell wiederholte Zweiteilung des Kernes in den polyzoen Zustand übergeht.<sup>1)</sup> Unzweifelhaft findet eine plötzliche und gleichzeitige Bildung von außerordentlich zahlreichen kleinen Kernen, ähnlich wie bei *Thalassicolla* statt, doch sind die Einzelheiten dieses Vorganges bei *Thalassophysa* noch weiter zu studieren.

Die vielkernige Centralkapselmasse nimmt alsdann amöboide Formveränderungen vor und streckt sich stets in die Länge. Aus der kugligen Centralkapsel wird eine walzen- oder fadenförmige Centralkapselmasse. Die Gallerte erfährt dieselbe Längsstreckung. Der Centralkapseladen dehnt sich dann immer mehr in die Länge, und da er in der Gallerte nicht genügend Platz findet, so biegt er sich mehrfach hin und her oder er verzweigt sich geweihartig oder endlich er spaltet sich der Länge nach in zwei parallele, unter einander anastomosierende Fäden.<sup>2)</sup>

Darauf erfolgt die Teilung des Fadens in mehrere große, und dann in immer kleinere Stücke, bis schließlich viele Hunderte von kleinen Individuen entstanden sind, die eine überraschende Ähnlichkeit — selbst in ihren Dimensionen — mit den Individuen von *Collozoum pelagicum* HkL. und ähnlichen Formen zeigen.<sup>3)</sup> Jedes der zahlreichen Individuen einer solchen *Thalassophysa*-Kolonie enthält mehrere homogene Kerne<sup>4)</sup> sowie einen centralen Öltropfen, besitzt eine Anzahl von gelben Zellen und strahlt nach allen Seiten Pseudopodien aus, die mit denen anderer Individuen und mit den Vakuolenwänden zusammenhängen.

<sup>1)</sup> Eine einfache Zweiteilung des Kernes kommt zwar bei *Thalassophysiden* vor, doch führt dieselbe ebenso wie bei *Thalassicolla* nur zur Halbierung des vegetativen Individuums, nicht aber zur Bildung von Kolonien.

<sup>2)</sup> Diesem Stadium entsprechen z. B. die Figuren Taf. 2 Fig. 9, Taf. 3 Fig. 1 und 2, 4 und 5, 7, 8, 13.

<sup>3)</sup> Eine vollständige Kolonie, die aus einem Individuum von *Th. sanguinolenta* hervorgegangen ist, zeigt Taf. 3 Fig. 6. Kolonialindividuen von polyzoen *Thalassophysen* sind Taf. 2 Fig. 3, 11, Taf. 3 Fig. 9—11, 3 und 12 wiedergegeben.

<sup>4)</sup> Im Material der Plankton-Expedition fand ich jedoch auch *Thalassophysiden*-Kolonien mit nur einem Kern in jedem Individuum.

Die Umwandlung der vegetativen *Thalassophysa* in eine Kolonie kann bei *Th. sanguinolenta* in etwa 3—4 Tagen vollendet sein (z. B. in dem oben unter 5 angeführten, Taf. 3 Fig. 4—6 abgebildeten Falle). Zuweilen dauert jedoch der Vorgang länger.

Die beiden Arten zeigen einige Verschiedenheiten unter einander; die auffallendste besteht in dem Verhalten der Ölkugeln. Die drei Exemplare von *Th. sanguinolenta*, welche ich in dieser Hinsicht untersuchte, besaßen von Beginn der Formveränderungen an nur extrakapsuläre Ölkugeln. Erst nachdem der polyzoen Zustand eine Weile angedauert hatte, wanderten die Ölkugeln in die Individuen zurück. *Th. pelagica* jedoch zeigte niemals extrakapsuläre Ölkugeln während dieses Entwicklungsvorganges. Eine weitere Verschiedenheit zwischen den beiden Arten bestand darin, daß *Th. sanguinolenta* bei der Umformung zur Kette und den Zerfall derselben in viele Individuen die gelben Zellen sämtlich im „Pseudopodienmutterboden“, also in der unmittelbaren Umgebung der Individuen zurückhielt, während bei *Th. pelagica* die Algen zunächst im äußeren Teil des Gallertmantels sich befanden und erst allmählich und nur zum Teil von den vielen kleinen Kolonialindividuen herangezogen wurden.

In zwei Fällen (2 und 4) teilte sich die Kolonie in eine Anzahl von Tochterkolonien. Schließlich „verschwanden“ die Kolonien, die lange genug beobachtet waren, stets. Es ist höchst wahrscheinlich, daß die einzelnen Individuen der Kolonien sich von einander trennten, und daß dadurch ein Wiederauffinden in der großen Wassermasse nicht möglich war. In einem Falle (es ist der unter 2 angeführte) konnte ich auch eine darauf bezügliche Beobachtung machen: einige Individuen der einen Kolonie waren weit aus der Gallerte herausgetreten und hingen nur noch durch wenige zarte Pseudopodien mit den anderen zusammen; sie waren augenscheinlich im Begriff sich loszulösen.

Bezüglich des weiteren Schicksals der Kolonialindividuen dieser polyzoen Zustände von *Thalassophysa* scheinen mir zwei Möglichkeiten vorzuliegen: entweder entwickeln sie sich direkt zu *Thalassophysen*, oder sie zerfallen zunächst in Schwärmer, um dann erst zu jungen *Thalassophysen* zu werden.

Es ist wohl unzweifelhaft, daß der geschilderte Vorgang den reproduktiven Zuständen anderer Radiolarien an die Seite zu stellen ist. Doch fragt es sich, ob dieser Entwicklungsvorgang der Schwärmerbildung oder der Bildung extrakapsularer Körper vergleichbar ist.

Für die erstere Annahme ließe sich die immerhin sehr auffallende Thatsache anführen, daß HÄCKEL, HERTWIG und ich keine Schwärmerbildung bemerkt haben, obwohl ich selbst mehr als hundert lebende Exemplare längere Zeit, z. T. wochenlang beobachtet habe. Vorläufig ist jedoch die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, daß bei *Tbalassophysa* Schwärmerbildung noch gefunden wird.

Andrerseits entspricht der eigentümliche Entwicklungsvorgang auch nicht vollkommen der Bildung extrakapsularer Körper bei Sphärozoen. Die Bildung der extrakapsularen Körper hat an und für sich große Ähnlichkeit mit der Anisosporenbildung, doch ist der Verlauf ein erheblich anderer; auch das Endresultat — bei manchen Arten wenigstens — abweichend von dem der Anisosporenbildung. Wenn ich nun auch in den *Thalassophysa*-Kolonien zuweilen einen ähnlichen Dimorphismus der Individuen antraf (s. Fall 2), wie ich ihn früher (1885) für *Colloosphäriden* geschildert habe, und wenn ich auch ferner an Schnitten Vorgänge in der *Thalassophysa*-Centrakapsel nachweisen kann, die nur der Anisosporenbildung vergleichbar sind, so fand ich doch bei einer in Schnitte zerlegten *Thalassophyside* auch einen Zustand des Kernes, der den in Isosporenbildung begriffenen *Tbalassicollen* vergleichbar ist. Nachdem sich das Chromatin gleichmäßig in der Kernmasse verteilt hat, verschwindet die Kernmembran und die Kernmasse fließt nach allen Richtungen hin, sich in Tausende von kleinen Kernen zerklüftend, auseinander.<sup>1)</sup> Dieser letztere Befund, der noch dadurch gestützt wird, daß ich in polyzoen *Thalassophysen* nur in dem angeführten Falle 2 einen gewissen Dimorphismus der Individuen, der bei jungen *Colloosphäriden* stets deutlich erkennbar ist, bemerkte, läßt es mir doch wahrscheinlicher erscheinen, daß jener eigentümliche Vorgang beide Arten der Schwärmerbildung — der Isosporenbildung wie auch der Anisosporenbildung — ersetzt, und daß er eine sehr eigentümliche Anpassung an das Leben unmittelbar an der Oberfläche repräsentiert. Statt daß, wie bei der Schwärmerbildung, der hydrostatische Apparat zu Grunde geht und deshalb ein Untersinken (bei *Thalassicolla* bis in ziemlich beträchtliche Tiefen) stattfindet, nehmen hier die Schwärmeranlagen die Form von kleinen Kolonialindividuen an und bleiben auf diese Weise in innigster Beziehung zu den vegetativen Teilen des Mutterorganismus sowie zu den eingemieteten gelben Zellen. Der ganze Schwebapparat von Gallerte und Vakuolen hält

<sup>1)</sup> BRANDT, 1890.

die Individuen bis zu dem Augenblicke an der Wasseroberfläche, wo sie aus der Gallerte hervortreten. Es kommt zu einer enormen Vermehrung der Individuenzahl, ohne daß ein Untersinken in nennenswerte Tiefen stattfinden müßte. Den gleichen Vorteil erreichen auch die koloniebildenden Radiolarien durch die Bildung extrakapsularer Körper.

Das auffallendste Ergebnis der mitgeteilten Beobachtungen besteht jedoch darin, daß manche Entwicklungszustände von *Thalassophysa* gewissen koloniebildenden Radiolarien so außerordentlich ähnlich sind, daß man sie zu den Sphärozoëen rechnen müßte, wenn nicht die Entstehung dieser Kolonien aus den monozoen Thalassophysen vollkommen sicher gestellt wäre. Jeder Radiolarienkennner würde eine Kolonie, wie sie Taf. 3 Fig. 6 wiedergegeben ist, oder Individuengruppen aus Kolonien, wie ich sie Taf. 2 Fig. 3, Taf. 3 Fig. 9, 10 u. 12 nach dem Leben gezeichnet habe, als Sphärozoëen, und zwar als Angehörige der Gattung *Collozoum* bezeichnen; denn diese Kolonien entsprechen in allen wesentlichen Einzelheiten den Collozoen. Wie ich jedoch im Vorstehenden zeigte, habe ich an mehreren Exemplaren von *Thalassophysa*, die jedes für sich in großen Stöpselgläsern mit filtriertem Seewasser gezüchtet wurden, alle wichtigeren Stadien des Überganges aus dem monozoen Zustand in den polyzoen verfolgt, so daß hier eine Verwechslung gänzlich ausgeschlossen ist.

Man kann auch nicht den Einwand erheben, daß es sich hier um eine abnorme, durch die Kulturbedingungen hervorgerufene Erscheinung handelt. Dagegen sprechen die unter 5 und 6 mitgeteilten Fälle, bei denen frisch gefangene Individuen diese merkwürdigen Entwicklungsvorgänge zeigten, noch mehr aber zahlreiche Beobachtungen, die ich während der Plankton-Expedition an ganz frischem, eben dem Meere entnommenen Material machte. Ich fand die verschiedensten Stadien dieses Vorganges und konnte bald die polyzoen Zustände der Thalassophysiden makroskopisch von den koloniebildenden Radiolarien (Sphärozoëen) unterscheiden. An den lebenden polyzoen Zuständen der Thalassophysen fällt die dichte Lagerung der Individuen und die weiche Beschaffenheit der Gallerte auf.

Mehrere von HAECKEL 1887 beschriebene und zum Teil auch abgebildete *Collozoum*-Arten, *C. contortum*, *C. serpentinum* und *C. vermiforme*, sind zweifellos nichts weiter als polyzoe Entwicklungszustände von Thalassophysiden. Ebenso wie diese drei Arten ist auch die *Species Collozoum pelagicum* HKL. einzuziehen. Die neuerdings von HAECKEL gegebene Diagnose seines

*Collozoum pelagicum* (1887 S. 28) paßt genau auf die polyzoen Zustände von *Thalassophysa sanguinolenta*.<sup>1)</sup> Höchst wahrscheinlich gehört auch das von HAECKEL als Stück einer jungen Kolonie von *Collozoum inerme* (1887 Taf. 3 Fig. 12) bezeichnete Präparat in den Entwicklungskreis von *Thalassophysa*, und vielleicht ist dasselbe auch bei *Collozoum amoeboides* der Fall.

Auch die mit Spikeln versehenen *Thalassophysiden* (z. B. *Thalassophysa spiculosa*) fand ich im Material der Plankton Expedition in polyzoen Zuständen. Solche Kolonien können leicht mit echten koloniebildenden Radiolarien der Gattung *Sphaerozoum* verwechselt werden. Die Form der Spikeln ist oft vollkommen übereinstimmend und die Individuen sind sich ja gleichfalls sehr ähnlich.

So groß aber auch die Ähnlichkeit der geschilderten Entwicklungszustände mit koloniebildenden Radiolarien ist, darf man doch nicht außer Acht lassen, daß man hier vegetative Sphärozoen mit reproduktiven *Thalassophysiden* vergleicht. Niemand wird auf den Gedanken kommen, die Endstadien der reproduktiven Vorgänge von *Thalassicolla*, also die Schwärmer, mit den Kolonialindividuen von vegetativen Collozoen zu vergleichen, sondern man wird einerseits die vegetativen, andererseits die reproduktiven Zustände in Parallele bringen. Was aber für *Thalassicolla* gilt, ist auch für *Thalassophysa* zutreffend.

## II. Die Einteilung der Colliden und ihre Stellung im System der Radiolarien.

### I. Die Familien der Colliden.

In HAECKEL's neuem System (1887) finden wir Colliden vertreten in zwei Ordnungen mit folgenden Familien und Gattungen:

1. Ord. *Colloidea*, Skelet fehlt ganz.

1. Fam. *Thalassicollida*, Individuen einzeln lebend.

Gatt. <i>Actissa</i> , Kern kugelig, ohne	}	Alveolen weder in-
Aussackungen,		nerhalb noch außer-
		halb der Centralkapsel.

<sup>1)</sup> Um Irrtümer zu vermeiden, will ich für das *Collozoum pelagicum* HCKL., das ich (1885 S. 225 Taf. 1 Fig. 10, 33, Taf. 2 Fig. 3, 20) näher beschrieben und abgebildet habe, und dessen Identität mit HAECKEL's *C. pelagicum* ich schon damals für zweifelhaft hielt, nun definitiv den bereits von mir vorgeschlagenen Namen *C. radiosum* BRANDT einführen.

Gatt. <i>Thalassolampe</i> , Kern kugelig,	} Nnr innerhalb der	
„ <i>Thalassopila</i> , Kern mit radialen Anssackungen,		Centralkapsel zahl-
„ <i>Thalassicolla</i> , Kern kugelig,	} Zahlreiche Alveolen in	
„ <i>Thalassophysa</i> , Kern mit radia- len Anssackungen,		der extrakapsularen
		Gallerte.

2. Fam. **Collozoidea**, Individuen in Kolonien lebend. Gattung *Collozoum*.

2. Ord. **Beloidea**, Skelet besteht aus zahlreichen, soliden, unregelmäßig durch die Gallerte verstreuten Nadeln.

3. Fam. **Thalassosphaerida**, Individuen einzeln lebend.

Gatt. <i>Thalassosphaera</i> , Spikeln einfach,	} Alveolen weder inner-	
„ <i>Thalassozanthium</i> , Spikeln ver- zweigt,		halb noch außerhalb
„ <i>Physematium</i> , Spikeln einfach,	} Nur innerhalb der	
„ <i>Thalassoplaneta</i> , Spikeln ein- fach,		Centralkapsel zahl-
„ <i>Lampozanthium</i> , Spikeln ver- zweigt,		reiche Alveolen.
		Zahlreiche Alveolen in
		der extrakapsularen
		Gallerte (nicht inner-
		halb der Centralkapsel).

4. Fam. **Sphaerozoidea**, Individuen in Kolonien lebend. 3 Gattungen nach der Form der Nadeln.

Der Einteilung HAECKEL'S kann ich mich nicht anschließen. Der einzige Unterschied der beiden Ordnungen besteht in dem Fehlen bzw. Vorhandensein von isolierten, durch die Gallerte verstreuten Kieselnadeln.

In einem System, das die natürliche Verwandtschaft ausdrücken soll, möchte ich so unwesentlichen Gebilden, wie es die isolierten Kieselnadeln sind, nur einen ganz untergeordneten Wert beimessen. Dieselben sind meines Erachtens für die Speciesunterscheidung zwar sehr wertvoll, bei der Abgrenzung von Gattungen läßt dieses Unterscheidungsmerkmal schon im Stich, für höhere systematische Kategorien aber ist es nur dann verwendbar, wenn der Bau des Weichkörpers dabei berücksichtigt wird. Das ist aber in diesem Falle nicht geschehen. Der Kern ist unzweifelhaft einer der wichtigsten Teile des Radiolarienkörpers. Auf seine auffallenden Verschiedenheiten ist in der Haupteinteilung gar keine Rücksicht genommen; sein Bau wird nur bei der Aufstellung von Gattungen skeletloser Colliden benutzt. In der Einteilung wird ferner den in vielen Fällen



<i>Thalassopila laciniata</i>	mit Nadeln
<i>Pachysphaera globosa</i>	ohne "
" <i>octofurcata</i>	mit "

Während *Thalassopila laciniata* im Weichkörper mit *Th. pustulosa* übereinstimmt, sind die Nadeln dieser *Thalassophyside* denjenigen einer echten *Thalassicollide* (aus dem Material der Planktonexpedition) vollkommen gleich. Es genügt also nicht, daß man bei einer *Collide* nur die Spikeln ansieht und beschreibt, um sie zu bestimmen oder als besondere Art zu charakterisieren, sondern es bedarf stets auch einer Untersuchung des Weichkörpers.

Die Gattung *Thalassicolla* unterscheidet sich einerseits von *Thalassophysa*, andererseits von *Physematium* in so bemerkenswerter Weise, daß für sie eine besondere (dritte) Familie, die der *Thalassicolliden*, errichtet werden muß. Derselben gehört auch die Mehrzahl der von HAECKEL als *Thalassosphaera*, *Thalassoxanthium*, *Thalassoplancta* und *Lampoxanthium* unterschiedenen nadelführenden Arten an, während einige Vertreter dieser Gattungen zu den *Thalassophysiden* zu stellen sind. Auch bei den *Thalassicolliden* giebt es skeletlose und nadelführende *Species*, die im Bau des Weichkörpers fast vollkommen übereinstimmen. Die Gattung *Actissa* HAECKEL (1887) endlich scheint Entwicklungsstadien von *Physematiden* und *Thalassicolliden* zu umfassen. Wie geringer Wert dem einzigen Charakter dieser Gattung (gänzlich Fehlen von „Alveolen“) beizumessen ist, geht daraus hervor, daß er z. B. für *Thalassolampe primordialis* Hertw., die HAECKEL zu *Actissa* stellt, überhaupt nicht zutrifft. Nach HERTWIG'S Beschreibung (1879, S. 33) ist die Zahl der intrakapsularen Vakuolen bei größeren Exemplaren so groß, „daß der Zwischenraum zwischen dem Kern und der Kapselmembran von kleineren und größeren Bläschen fast vollkommen erfüllt ist“. Auch bei dem Typus der Gattung *Actissa princeps* Hkl. ist sowohl nach der Beschreibung wie nach der Abbildung (1887, Taf. 1 Fig. 1), die HAECKEL giebt, eine große Anzahl von kleinen Vakuolen im intrakapsularen Plasma vorhanden.

Die drei Familien der *Colliden*, welche ich unterscheidet, lassen sich folgendermaßen charakterisieren:

1. *Physematidae* (*Physematium*, *Thalassolampe* und *Actissa* p. p.). Kern kugelig, mit glatter Membran und einigen rundlichen Kernkörpern. Konkretionen, die bei den *Thalassicolliden*, auch den nadelführenden, stets vorhanden zu sein scheinen, fehlen; dagegen entsprechen die spindelförmigen oder auch annähernd kuge-

ligen, glänzenden, körnerfreien Plasmastücke (VON HAECKEL als Kerne angesehen), augenscheinlich den sog. Eiweißkugeln der Thalassicolliden, Centrankapselmembran sehr dünn. Große Vakuolen nur intrakapsular. Intrakapsuläres Plasma meist in einzelnen Portionen an der Centrankapselmembran (centripetale Zellgruppen HAECKEL'S). Echte Zooxanthellen scheinen ebenso wie Pigmentkörner stets zu fehlen. Nadeln vorhanden oder fehlend. Schwärmerbildung beobachtet.

2. Thalassicollidae (Thalassicolla, Actissa p. p. und der größte Teil der Thalassosphäriden HAECKEL'S). Kern kuglig, mit glatter Membran und meist mit fadenförmigen Chromatingebilden. Sogenannte Eiweißkugeln mit Konkretionen vorhanden. Centrankapselmembran derb, meist von ansehnlicher Dicke, setzt sich oft (oder immer?) aus polygonalen Stücken zusammen. Große Vakuolen extrakapsular. Meist extrakapsuläres Pigment (gelb, rot, bläulich, schwarz etc.) und Zooxanthellen vorhanden. Nadeln vorhanden oder fehlend. Bildung sowohl von Isosporen als auch von Anisosporen nachgewiesen.

3. Thalassophysidae (Thalassophysa, Thalassopila, Pachysphaera und ein Teil der sog. Thalassosphäriden). Kernmembran meist mit radialen Aussackungen versehen. Kernsubstanz in Innen- und Außenmasse gesondert. Kernkörper in der Außenmasse liegend, fadenförmig oder rundlich. Konkretionen und Eiweißkugeln (bzw. spindelförmige glänzende Plasmastücke) fehlen stets. Centrankapselmembran von sehr verschiedener Dicke. Die großen Vakuolen extrakapsular oder intrakapsular (oder sowohl außerhalb wie innerhalb der Centrankapsel). Oft intrakapsuläres Pigment vorhanden, dagegen scheint das extrakapsuläre Pigment zu fehlen. Nadeln und gelbe Zellen vorhanden oder fehlend. Gehen in polyzoen Zustände über. Eigentliche Schwärmerbildung scheint nicht vorzukommen.

## 2. Sphärozoëen und Colliden.

In seinem neuen Radiolariensystem hat HAECKEL nicht allein die Ordnung der Colliden nach dem Fehlen bzw. Vorhandensein von Kieselspikeln in zwei Familien geteilt, sondern er hat das gleiche auch bei den Polyzoen (oder Sphärozoëen) gethan. Er vereinigte dann die skeletlosen Colliden und Sphärozoëen zu einer Ordnung, die nadelführenden Familien dieser zwei Gruppen zu einer anderen. Dabei blieb von Sphärozoëen die Familie der Collosphäriden übrig. Diese wurde in einer zweiten Subregion der Radiolarien untergebracht und mit derjenigen Ordnung von unozoen Sphärellarien

vereinigt, welche auch eine kniglige Gitterschale (wie die Individuen der Collosphäriden-Kolonien) besitzen.

Dieser Einteilung, die ich in der nachfolgenden Übersicht (links) wiedergebe, kann ich nicht beistimmen, sondern halte an der früheren Gruppierung der in Rede stehenden Ordnungen fest. Die Änderung des Systems deute ich an der rechten Seite an.

Klasse <i>Radiolaria</i> (HAECKEL 1887).	Klasse <i>Radiolaria</i> .
1. Unterkl. <b>Porulosa.</b>	1. Unterkl. <b>Porulosa</b> , Peripylea (HERTWIG).
1. Legion <b>Spumellaria.</b>	1. Legion <b>Spumellaria.</b>
1. Unterleg. <b>Colledaria.</b>	1. Unterleg. <b>Sphaerocollida.</b>
1. Ord. <i>Colloidea.</i>	1. Ord. <i>Collida.</i>
1. Fam. <i>Thalassicollida.</i>	1. Fam. <i>Thalassicollidae.</i>
2. " <i>Collozoidea.</i>	2. " <i>Thalassophysidae.</i>
2. Ord. <i>Beloidea.</i>	3. " <i>Physematidae.</i>
1. Fam. <i>Thalassosphaerida.</i>	2. Ord. <i>Sphaerozoa.</i>
2. " <i>Sphaerozoidea.</i>	1. Fam. <i>Sphaerozoida.</i>
2. Unterleg. <b>Sphaerellaria.</b>	2. " <i>Collosphaerida.</i>
1. Ord. <i>Sphaeroidea.</i>	2. Unterleg. <b>Sphaerellaria</b>
1. Fam. <i>Liosphaerida.</i>	u. s. w.
2. " <i>Collosphaerida.</i>	
u. s. w.	

Um die Verwandtschaft, welche zwischen den Colliden und den Polyzoen besteht, zum Ausdruck zu bringen, habe ich die beiden Ordnungen in einer besonderen Unterlegion zusammengestellt. Daß in der That eine Verwandtschaft zwischen den beiden Abteilungen besteht, giebt sich in folgenden Übereinstimmungen kund:

1. Die allseitig durchbohrte Centralkapselmembran ist in manchen Fällen ungemein zart, in anderen außerordentlich derb. Bei den Sphärellarien und Acantharien sind die Extreme nicht so wie bei den Colliden und Sphärozoëen vereinigt.

2. Die Colliden weichen fast nie, die Individuen der Polyzoen nur selten von der Kugelform ab, während in den anderen großen Abteilungen des Radiolariensystems häufiger einachsige oder zweiachsige neben den gleichachsigen vorkommen.

3. Stets fehlen bei den Spumellarien jene eigentümlichen kontraktilen Gebilde, welche bei Nassellarien, Phäodarien und Acantharien meist vorhanden sind und für die Hydrostatik dieser Radiolarien von Wichtigkeit zu sein scheinen.

4. Umgekehrt ist bei den meisten Colliden und Sphärozoëen die Gallerte äußerst voluminös, bei anderen Radiolarien viel weniger. Diese Erscheinung ist im wesentlichen ebenfalls eine Anpassung an das Leben an hoher See.

5. In den Pseudopodien der Colliden und Sphärozoöen fehlen die Achsenfäden, welche bei Sphärellarien und Acantharien häufig vortreten sind.

6. Ein Skelet fehlt in diesen beiden Radiolarien-Abteilungen entweder — eine Eigentümlichkeit, die sonst bei Phäodarien und Nassellarien nur ganz vereinzelt beobachtet wird — oder es besteht aus soliden, zusammenhangslosen, durch die extrakapsulare Gallerte verstreuten Kieselnadeln. Nur die Collosphäriden machen in der Hinsicht eine Ausnahme; sie besitzen ähnliche kieselige Gitterschalen, wie sie bei gewissen Sphärellarien vorkommen. Es giebt jedoch, wie ich früher gezeigt habe, eine skeletlose Art (*Myxospaera coernlea*), die in Bezug auf den Bau des Weichkörpers und auf das Verhalten bei der Schwärmerbildung nur zu den Collosphäriden gestellt werden kann. Ferner kann ich auf Grund von Untersuchungen über das von Chierchia (Vettor Pisani) und von der Plankton-Expedition mitgebrachten Materials von koloniebildenden Radiolarien die Thatsachen beizufügen, daß im pacifischen Ocean eine Collosphaeride ähnlich *Otosphaera* vorkommt, welche Gitterschalen und außerdem durch die Gallerte verstreute einfache, glatte Spikeln außerhalb der Schalen besitzt, und daß zweitens im Südäquatorialstrom eine *Collosphaera*-Art gefunden ist, welche innerhalb der Gitterschalen mantelförmig das Individuum nmlagernde, einfache, schwach bedornete Kieselnadeln aufweist.

Bezüglich der Fortpflanzung liegen folgende Ähnlichkeiten vor:

7. Bei *Thalassicolliden* konnte ich denselben Generationswechsel nachweisen, wie er durch frühere Untersuchungen für die Sphärozoöen bekannt geworden ist. Es ist jedoch höchst wahrscheinlich, daß auch andere Porulosen dasselbe zeigen. Für die *Acantharia* konnte ich den Generationswechsel bereits wahrscheinlich machen (1885 S. 208).

8. Die *Isosporen* von *Thalassicolla* sind denen der Sphärozoöen in Größe, Gestalt, Bau, sowie im Vorhandensein von zwei Geißeln sehr ähnlich. Ebenso stimmen auch die Makro- und Mikrosporen in beiden Gruppen im wesentlichen überein. Andererseits konnte ich bei Acantharien (*Xiphacantha alata*) eine erhebliche Verschiedenheit der Schwärmer im Vergleich zu denen der Polyzoen nachweisen. Sie sind viel kleiner, von birnförmiger bis fast kugelförmiger Gestalt und besitzen mehr als zwei Geißeln, die an zwei verschiedenen Stellen entspringen (1885, Taf. 5 Fig. 59a–e). Aus anderen Radiolarien-Abteilungen liegen noch keine Beschreibungen oder Abbildungen von Schwärmsporen vor.

9. Die Zweifel an einer Verwandtschaft zwischen den beiden Ordnungen sind endlich völlig gehoben, wenn man den oben geschilderten Entwicklungsvorgang der Thalassophysiden berücksichtigt. HAECKEL hatte (1887) die Vermutung ausgesprochen, daß ein Generationswechsel zwischen monozoen und polyzoen Formen aufgefunden werden könnte. Diese Annahme wird durch meine Entdeckung bei *Thalassophysa* nicht zur Thatsache erhoben; denn die polyzoen Zustände von *Thalassophysa* sind zwar den Collozoen überhaupt ähnlich, identisch jedoch sind sie nur mit solchen Formen, die zwar als Collozoen gedeutet, nicht aber als solche erkannt worden sind. Von diesen vermeintlichen Collozoen war über die Entwicklung gar nichts bekannt.

Es wäre ungerechtfertigt, wollte man auf Grund meiner Ermittlungen über die Entwicklung von *Thalassophysa* die Sphärozoen als Entwicklungszustände von Colliden bezeichnen. Ich kann mit Bestimmtheit behaupten, daß die Arten der koloniebildenden Radiolarien, deren Schwärmerbildung näher untersucht ist, nicht in den Entwicklungskreis von Colliden gehören. Ebenso sicher erscheint es mir, daß *Thalassicolla nucleata*, *Th. coerulea*, *Physematium Mülleri* und *Thalassolampe margarodes* — die Colliden, deren Schwärmerbildung ich studiert habe — nicht in eine der näher erforschten Collozoum- oder Spbaerозoum-Arten übergeht. —

Für meine Auffassung, daß die Gruppe der Colliden eine einheitliche, in sich abgeschlossene Ordnung, gleichwertig derjenigen der koloniebildenden Radiolarien bildet, habe ich früher bereits (1885. S. 270) Gründe angeführt, die leider in HAECKEL'S Werk über die Challenger-Radiolarien vollkommen unberücksichtigt geblieben sind. Diese Gründe sind durch HAECKEL'S Werk und durch meine weiteren Untersuchungen nicht entkräftet, sondern nur verstärkt worden. Die sämtlichen Arten der Colliden und Sphärozoen, welche HAECKEL anführt, sind, wenn man ihren Weichkörper betrachtet und nicht ausschließlich auf das Skelet Wert legt, so verschieden, daß sie sich ohne jede Schwierigkeit in zwei natürliche Gruppen: in monozoe und polyzoe Formen trennen lassen. Alle Monozoen besitzen während des vegetativen Lebens einen einzigen, meist sehr hoch differenzierten Kern, alle Polyzoen dagegen zahlreiche, ganz einfache und völlig homogene Kerne. Bei Beginn der reproduktiven Zustände (die entweder zur Bildung von Schwärmern oder von sog. extrakapsularen Körpern führen) findet bei den Polyzoen eine rasche Kernvermehrung durch wiederholte

Zweiteilung der zahlreichen vorhandenen Kerne statt, bei den Monozoen dagegen bilden sich (nach meinen Untersuchungen an *Thalassicola*) die Schwärmerkerne nicht durch wiederholte Zweiteilung des einzigen großen Mutterkernes, sondern entweder durch amöboides Auseinanderfließen und simultanen Zerfall des Kernes in Tausende von kleinen Kernen — oder durch plötzliches massenhaftes Austreten von Kernsubstanz aus der Kernmembran und unter gleichzeitigem Schwund des Mutterkernes. Ich fasse mithin den Entwicklungsgang anders auf als HAECKEL, welcher (1887 S. XXXII) sagt: „Alle Radiolarien zeigen in Bezug auf das Verhalten des Kernes zwei verschiedene Zustände, indem sie in der Jugend einkernig (monokaryot), im Alter vielkernig (polykaryot) sind.“ Ferner 1887 S. 28: Die skeletführenden Colliden und Sphärozoen (Beloidea) sind „sehr nahe verwandt und weichen nur in einer Eigentümlichkeit ab: das solitäre Leben der ersteren und die soziale Vereinigung der letzteren. Es scheint nur eine Folge dieser Verschiedenheit zu sein, daß die Kernteilung bei den ersteren gewöhnlich sehr spät, bei den letzteren sehr früh stattfindet.“ Ich unterscheide vielmehr zwischen vegetativen und reproduktiven Zuständen und bezeichne als vegetative diejenigen, in welchen die Radiolarien nur Nahrung aufnehmen, wachsen, sich durch Zweiteilung vermehren u. s. w., und bei denen die Individuen derselben Species, abgesehen von Größenverschiedenheiten, im wesentlichen gleich gebaut sind. Die reproduktiven Zustände sind charakterisiert durch das Zurücktretreten der vegetativen Funktionen des Körpers und durch eigentümliche Veränderungen, welche sich im Radiolarienleibe abspielen. Dieselben bedingen meist eine scharfe Unterscheidung gegenüber den vegetativen Zuständen und haben stets eine sehr bedeutende Vermehrung der Zahl der Individuen zum Zweck. Meist führen sie zur Ausbildung des dritten Stadiums, des Schwärmzustandes. Wie der letztere in den vegetativen Zustand übergeht, ist leider bisher noch bei keiner Radiolarie ermittelt worden.

Ich halte diese Unterscheidung der Stadien deshalb für günstiger, weil man meines Erachtens nur bei Vergleichung der einander entsprechenden Entwicklungszustände verschiedener Radiolarien zu einer Klarheit über die Bedeutung der einzelnen Entwicklungsvorgänge und über die Organisation einer größeren Abteilung gelangen kann. Vergleicht man nun einerseits die vegetativen Zustände der Colliden und der Polyzoen mit einander, und andererseits die reproduktiven Stadien der beiden Abteilungen, so bemerkt man zahlreiche Unterschiede zunächst in Bezug auf die Kernverhältnisse,

dann aber auch bezüglich der Differenzierung des Körpers. In letzterer Hinsicht sind die Colliden im allgemeinen höher entwickelt als die Sphärozoen. Der Unterschied zwischen ein- und vielkernigen Formen ist bei Berücksichtigung der Entwicklungszustände keineswegs von so untergeordneter Bedeutung, wie es nach HAECKEL'S Darstellung scheint. Die angedeuteten Unterschiede im Bau und der Umstand, daß nur die Sphärozoen während des vegetativen Zustandes Kolonien bilden, zeigen, daß hier zwei verschiedene Abteilungen von Radiolarien vorliegen. Einige Colliden bilden zwar auch Kolonien, jedoch nur während des reproduktiven Zustandes. Derartige polyzoe Zustände sind eine ganz vorübergehende Erscheinung, während bei den eigentlichen Polyzoen, den Sphärozoen, dieser Zustand von langer Dauer ist.

Bei dem gegenwärtigen Stande unserer Kenntnis kann man dem Wunsche, ein natürliches System der Radiolarien zu schaffen, nur in der Weise Ausdruck geben, daß man die Sphärozoen und die Colliden als in sich abgeschlossene Ordnungen neben einander stellt.

### Litteraturübersicht.

- BRANDT, K. (1885): Die koloniebildenden Radiolarien (Sphaerozoen) des Golfes von Neapel. *Fauna und Flora*. XIII. Monographie.
- Derselbe (1890): Neue Radiolarienstudien. *Mitteil. d. Vereins Schlesw.-Holstein. Ärzte*. 12. Heft.
- Derselbe (1895): Biologische und fannistische Untersuchungen an Radiolarien und anderen pelagischen Tieren. 1. Untersuchungen über den hydrostatischen Apparat von Thalassicollen und koloniebildenden Radiolarien. *Zool. Jahrb. (Syst. u. s. w.)* 9. Bd.
- HAECKEL, E. (1862): Die Radiolarien. Berlin.
- Derselbe (1887): Report on the Radiolaria. *The Voyage of H. M. S. Challenger. Zoology* Vol. XVIII. 1. Part and Plates.
- HERYWIG, R. (1876): Zur Histologie der Radiolarien. Leipzig.
- Derselbe (1879): Der Organismus der Radiolarien. *Jen. Denkschr.* Bd. II.
- KARAWAIEW, W. (1896): Beobachtungen über Radiolarien. Kiew. (Russisch; deutsch nur Titel und Tafelerklärung. Nach den im Text vorkommenden lateinischen Namen zu urteilen, werden auch Untersuchungen über *Thalassicolla pelagica* und *Thalassolampe margarodes* ausführlicher mitgeteilt.)

### Tafelerklärung.

#### Tafel II.

Alle Figuren sind mit dem Prisma gezeichnet, Fig. 1—4, 6, 8, 9, 11—13 nach dem Leben.

Fig. 1, 4, 5, 13 vegetative, 10, 11 polyzoe Zustände von *Thalassophysa pelagica*;

Fig. 12a, 12b vegetative, 3, 9 polyzoe Zustände von *Thalassophysa sanguinolenta*;

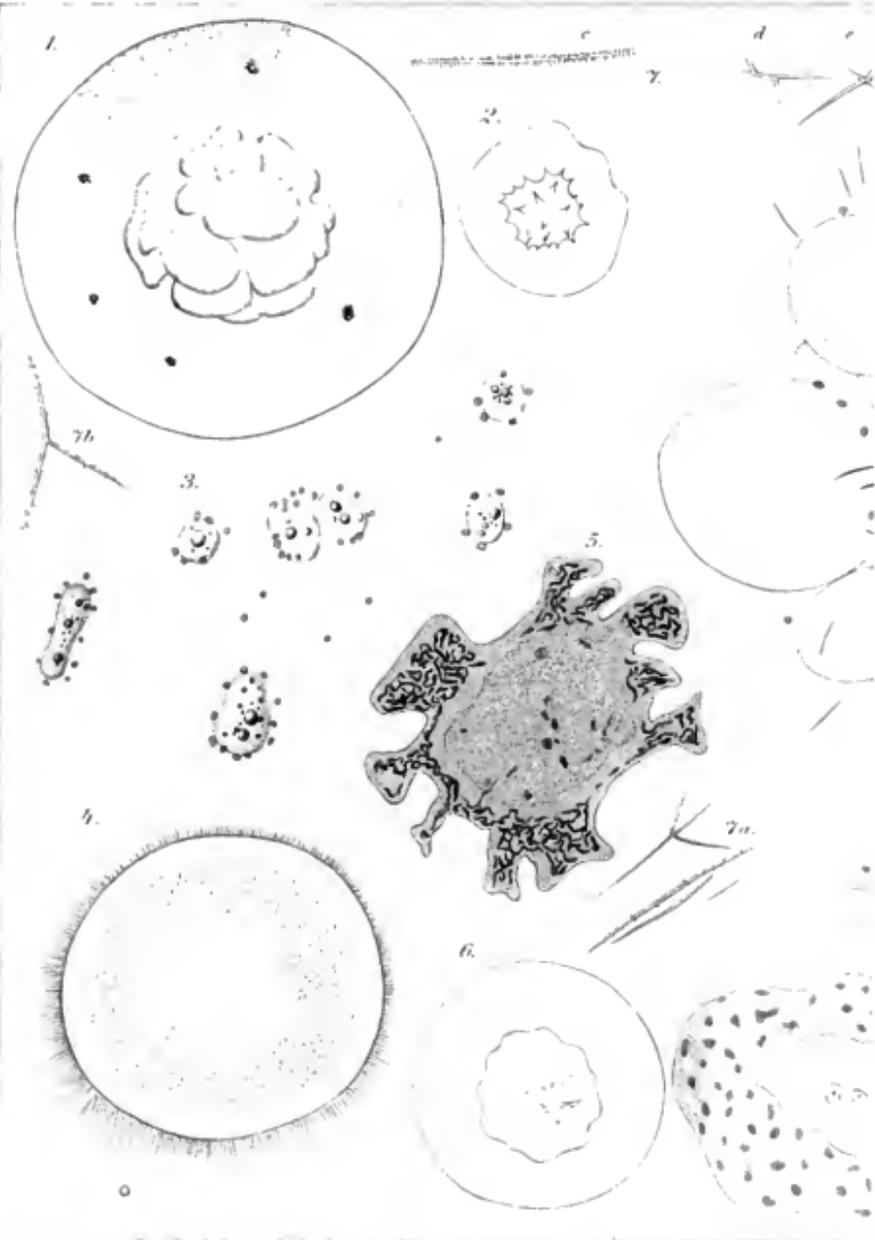
Fig. 2, 6—8 vegetative Exemplare von *Thalassophysa spicnlosa*.

1. *Th. pelagica*, vegetativ, enkleirt nnter Deckglas. Vergr. 60.
2. *Th. spicnlosa*, vegetativ, Centrakapsel und Kern, letzterer mit spitzen Anstülpungen. Ohne Deckglasdruck. Vergr. 60. (Vergl. Fig. 6.)
3. *Th. sanguinolenta* No. 4, polyzoer Zustand (3. Februar). 7 Individuen mit intrakapsularen Ölkugeln und anliegenden gelben Zellen. Vergr. 60.
4. *Th. pelagica*, vegetativ, optischer Querschnitt bei gelindem Deckglasdruck. Vergr. 60.
5. *Th. pelagica*, vegetativ. Kern eines konservierten Exemplars, gefärbt und geschnitten. Vergr. 200.
6. *Th. spicnlosa*, vegetativ. Anstülpungen des Kernes infolge mäßigen Deckglasdruckes abgerundet. Vergr. 60.
- 7a—h. *Th. spicnlosa* Nadeln. Vergr. 320.
8. *Th. spicnlosa*, Habitusbild. Vergr. 60.
9. *Th. sanguinolenta* (No. 4), in polyzoen Zustand übergehend (27. Jan.). Vergr. 14.
10. *Th. pelagica* (No. 2), in polyzoen Zustand übergehend. Konserviertes und gefärbtes Stück des Fadens (30. Dezember). Vergr. 200.
11. *Th. pelagica* (No. 2), polyzoer Zustand (4. Januar). Vergr. 200.
- 12a. *Th. sanguinolenta*, vegetativ, Centrakapsel ohne Druck. Vergr. 60.
- 12b. Eine der Ölkugeln mit anlagernden Pigmentkörnern. Vergr. 320.
13. *Th. pelagica* (No. 1), vegetativ. Centrakapsel, nicht gedrückt (26. Nov.). Vergr. 60.

#### Tafel III.

Abgesehen von Fig. 3 sind alle Figuren nach dem Leben gezeichnet. Sämtliche Figuren betreffen die Bildung von polyzoen Zuständen von *Thalassophysa pelagica* (Fig. 7—11, 13) und *Thalassophysa sanguinolenta* (Fig. 1—6, 12).

1. *Th. sanguinolenta* (No. 6) in polyzoen Zustand übergehend (2. Februar). Centrakapselfaden ohne Ölkugeln. Ölkugeln alle extrakapsular. Vergr. 30.
2. *Th. sanguinolenta* (No. 6). Centrakapselfaden im Begriff, in Stücke zu zerfallen. Einige intrakapsulare Ölkugeln (3. Februar). Vergr. 30.
3. *Th. sanguinolenta* (No. 4), polyzoer Zustand. Ein Stück der Kolonie konserviert und gefärbt. (2. Februar.) Vergr. 200.
4. *Th. sanguinolenta* (No. 5), Myxobrachia-Form, in polyzoen Zustand übergehend. (2. Februar.) Vergr. 10.
5. *Th. sanguinolenta* (No. 5). Der gebogene Centrakapselfaden zerfällt in einzelne Stücke. (3. Februar.) Vergr. 10.
6. *Th. sanguinolenta* (No. 5) zur Kolonie geworden. (4. Februar.) Vergr. 10.
7. *Th. pelagica* (No. 3) in polyzoen Zustand übergehend. Centrakapselmasse lang ausgezogen. (2. Januar.) Vergr. 15.
8. *Th. pelagica* (No. 2) in polyzoen Zustand übergehend. Stück des Centrakapselfadens. (29. Dezember.) Vergr. 60.
9. *Th. pelagica* (No. 2), polyzoer Zustand. (30. Dezember.) Vergr. 60.
10. *Th. pelagica* (No. 2), polyzoer Zustand. (31. Dezember.) Vergr. 60.
11. *Th. pelagica* (No. 2), ein Individuum der Kolonie. (30. Dez.) Vergr. 320.
12. *Th. sanguinolenta* (No. 4). Zwei große Individuen. (28. Januar.) Fett meist extrakapsular. Vergr. 200.
13. *Th. pelagica* (No. 1), in polyzoen Zustand übergehend. Centrakapselmasse amöboid. (17. Dezember)

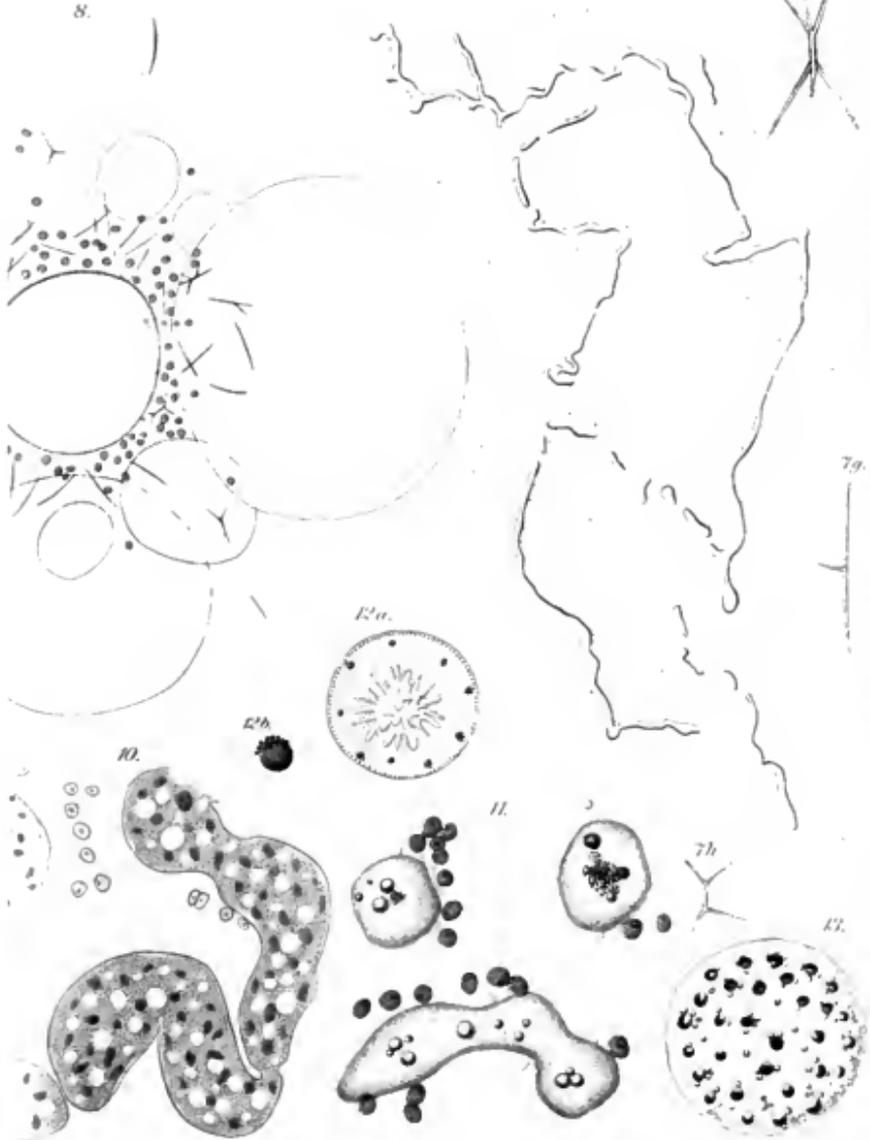


7f.

8.

9.

7g.







*Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

**Die Coccolithophoridae,**  
eine Monographie  
der Coccolithen bildenden Flagellaten,  
zugleich ein Beitrag zur Kenntnis des Mittelmeerauftriebs.

Von  
**H. Lohmann** (Kiel).  
Hierzu Tafel IV—VI.

---

**Inhaltsübersicht.**

Einleitung.

- I. Geschichte der Kenntnisse von den Coccolithophoriden und die Litteratur über die letzteren.
  1. Entwicklung der Kenntnisse von 1836—1865.
  2. Die weitere Entwicklung der Kenntnisse:
    - a) über den Bau der Coccolithen und der aus ihnen gebildeten Schalen,
      - aa) Coccolithen,
      - bb) Schalen,
    - h) über den Organismus der Coccolithophoriden,
    - c) über Vorkommen und Verbreitung der Coccolithophoriden.
  3. Verzeichnis der bis Ende 1901 erschienenen Litteratur.
- II. Der Bau der Coccolithophoriden.
  1. Der Bau der Zelle.
  2. Der Bau der Hüllen:
    - a) die Gallerthülle,
    - b) die Schale.
- III. Die Vermehrung und Entwicklung der Coccolithophoriden.
- IV. Die Stellung der Coccolithophoriden im System.
- V. Das System der Coccolithophoriden.
  1. Unterfam. Syracosphaerinae.
    1. Genns: *Pontosphaera* n. g.
      1. *P. huxleyi* n. sp.
      2. *P. syracusana* n. sp.

3. *P. haeckeli* n. sp.
4. *P. pellucida* n. sp.
5. *P. inermis* n. sp.
2. Genus: *Scyphosphaera* n. g.
  1. *Sc. apsteini* n. sp.
3. Genus: *Syracosphaera* n. g.
  1. *S. spinosa* n. sp.
  2. *S. mediterranea* n. sp.
  3. *S. pulchra* n. sp.
  4. *S. tenuis* n. sp.
  5. *S. dentata* n. sp.
  6. *S. rohnsta* n. sp.
4. Genus: *Calyptosphaera* n. g.
  1. *C. glohosa* n. sp.
  2. *C. oblonga* n. sp.
2. Unterfam.: *Coccolithophorinae*.
  1. Genus: *Coccolithophora* (nom. nov.).
    1. *C. leptopora* (MURR. u. BLACKM.) LOHM.
    2. *C. wallichi* n. sp.
    3. *C. pelagica* (WALLICH) LOHM.
  2. Genus: *Umbilicosphaera* n. g.
    1. *U. mirabilis* n. sp.
  3. Genus: *Discosphaera* HAECKEL.
    1. *D. thomsoni* OST.
    2. *D. tubifer* MURR. u. BLACKM.
  4. Genus: *Rhabdosphaera* HAECKEL.
    1. *Rh. claviger* MURR. u. BLACKM.
    2. *Rh. stylifer* n. sp.

#### VI. Verbreitung, Vorkommen und Bedeutung der Coccolithophoriden.

1. Die Methoden des Fanges, der Konservierung und der Untersuchung.
2. Verbreitung und Vorkommen der Arten:
  - a) Menge der Coccolithophoriden im Meere und die Bildung der Ablagerungen am Meeresgrunde,
  - b) Wechsel im Auftreten der Coccolithophoriden nach Tiefe der Wasserschicht und Jahreszeit.

#### Tafelerklärungen.

### Einleitung.

Die Organismen, mit denen die vorliegende Arbeit sich beschäftigt, sind die Bildner der Coccolithen, jener kleinen 1—12  $\mu$  langen Kalkskelete, die an dem Aufbau mancher Kalk- und Kreidefelsen und an der Zusammensetzung der gegenwärtigen Meeresedimente einen hervorragenden Anteil haben. Durch EHRENBURG (1836) in der Kreide entdeckt und für anorganische Elemente des Gesteins gehalten, wurden sie später in Ablagerungen der ver-

schiedensten Erdperioden aufgefunden und selbst noch im Cambium nachgewiesen. Etwa 20 Jahre später zeigten HUXLEY und WALLICH, daß Coccolithen auch in den heutigen Meeren vorkommen und die Untersuchungen des Challenger und späterer Expeditionen ergaben, daß sie noch jetzt eine ähnliche Rolle spielen wie in den Meeren früherer Erdperioden und wahrscheinlich ständige Komponenten des am Meeresboden so weit verbreiteten Globigerinenschlammes bilden.

Über die Herkunft der Coccolithen haben die verschiedensten Ansichten geherrscht. Doch zeigte WALLICH (1860 und 1865), daß sie die Skeletteile eines kleinen an der Oberfläche des Meeres lebenden kugeligen Organismus seien, dessen Schale sie zusammensetzten und den er Coccusphaera nannte. OSTENFELD wies dann 1900 einen Kern in dem Plasma der Coccusphaera nach und G. MURRAY und BLACKMAN beschrieben 1898 einen gelbgrünen centralen Chromatophor. Damit war also entschieden, daß die Coccolithen bildenden Organismen einzellige pelagische Pflanzen seien.

Während eines längeren Aufenthaltes an der Ostküste Siziliens hatte ich Gelegenheit, diese Coccusphaeren lebend zu beobachten, und es gelang mir vor allem nachzuweisen, daß dieselben echte Flagellaten sind und sehr wahrscheinlich eine Familie der Ordnung der Chrysomonadinen bilden. Daneben zeigte sich, daß die Coccusphaeren eine sehr viel artenreichere Familie sind, als man bis dahin ahnte, denn die für den Fang des Auftriebs gewöhnlich verwandte feinste Müllergaze No. 20 vermag nur die größten Arten (25—50  $\mu$  D.) und auch von diesen nur einen kleinen Bruchteil zurückzuhalten, während die kleineren von 4—15 und selbst noch von 20  $\mu$  Durchmesser gewöhnlich ausnahmslos die Maschen des Netzes passieren. Filtriert man das Wasser dagegen mit dichtem Seidentaffet, so erhält man auch die aller kleinsten Individuen vollzählig im Rückstande auf dem Filter. Doch leiden die empfindlichen Organismen bei dieser Fangmethode nicht unerheblich und nackte Formen gehen bei der Zusammendrängung des Fanges auf der Taffetfläche und bei dem Abpinseln auf den Objektträger einfach zu Grunde. Dagegen kann man die Coccusphaeren in ausgezeichnete Erhaltung sich verschaffen, wenn man die Filtration des Wassers den Appendicularien überläßt, dieselben aus ihren Gehäusen her austreibt und die verlassenen Gehäuse unter das Mikroskop bringt. Es gelingt bei einiger Übung leicht, den Fangapparat, mit dem die Filtration des Nahrungswassers von der Tunicate ausgeführt wird<sup>1)</sup> und der daher fast immer eine

<sup>1)</sup> Näheres über das Gehäuse der Appendicularien habe ich früher (1899) im Zool. Anzeiger Bd. 22 p. 206—214 mitgeteilt.

ganze Menge kleinster Protisten enthält, von der übrigen Gehäuse- substanz zu trennen und mit Nadeln im Wassertropfen leicht aus- zubreiten. Nachdem man ein Deckglas angelegt, wobei natürlich jeder stärkere Druck durch Zwischenlegen von Glassplitterchen ver- mieden werden muß, kann man den Inhalt des Fangapparates mit Immersion untersuchen. Da der Filtrationsapparat der Appendic- ularien nicht ans flächenhaft verwebten Fäden besteht, sondern durch eine große Zahl von Fäden gebildet wird, die die in zahlreiche enge Gänge zerlegte Bahn des Wasserstromes quer durchspannen, werden die gefangenen Organismen nirgends gedrückt, sondern nur in der Weite ihrer Bewegungen eingeschränkt und deshalb bleiben selbst nackte Amöben und Flagellaten in ihm vorzüglich erhalten. Nichts giebt eine bessere Vorstellung von der Lückenhaftig- keit aller mit Netzen aus Müllergaze No. 20 gemachten Fänge, als die sorgfältige Durchmusterung dieser Fangapparate der Appendicularien, die eine reiche Fundgrube für nackte oder doch skeletlose pelagische Protozoen und Protophyten bilden, Formen, die man selbst mit dichtem Zeuge nicht zu fangen vermag. In einer zweiten Arbeit, die demnächst erscheinen wird, werde ich die Bedeutung der Filtrationen der Appen- dicularien für unsere Vorstellungen von dem Reich- tum des Meeres an Auftrieb eingehend würdigen.

Die Anwendung des dichten Seidenzeuges und die Untersuchung der Appendiculariengehäuse gestatteten nun auch eine quantitative Untersuchung des Vorkommens der Coccusphaeren nach Jahreszeit und Meerestiefe und da ergab sich, daß die Coccusphaeren, obwohl nach den Untersuchungen von OSCAR SCHMIDT auch im Mittelmeer die Coccolithen im Bodenschlamm in großer Menge vorkommen, doch an Menge weit hinter anderen wichtigen Planktonorganismen, wie z. B. den Diatomeen, zurückbleiben. Daher ist es wahrscheinlich, daß „die Zehrung“, welche die Coccusphaeren von Seiten der Tiere erleiden, eine sehr große ist und dadurch ihre Zahl so niedrig ge- halten wird, während eine sehr energische Vermehrung den Verlust durch Gefressenwerden wieder ausgleicht. Es gelangt daher, wie auch die Zählungen bestätigen, nur ein ganz geringer Teil von Cocco- sphaeren frei sinkend zum Meeresboden; den Haupttransport besorgen die Fäkalballen der Auftrieb fressenden Tiere, in denen die Coccolithen und Coccusphaeren oft schon ebenso dicht und zahlreich zusammengelagert erscheinen, wie nach den schönen Abbildungen der

Challenger Reports am Meeresboden. Die Fäkalballen sammeln sich hier an und werden zersetzt; aus ihrer Zersetzung bildet sich ein großer Teil des Sedimentes.

Zum Schluß bleibt noch eine Frage der Nomenklatur zu erledigen. Als WALLICH 1860 den Namen *Coccosphaera* schuf, war derselbe bereits von PERTY für eine andere einzellige Pflanze verwendet.<sup>1)</sup> Der Name kann also für die hier besprochenen Organismen nicht beibehalten werden, und da die Bezeichnung Coccolithen für die Schalenelemente sich bereits vollständig in die Palaeontologie und Biologie eingebürgert hat, so schlage ich für die WALLICH'sche Gattung den Namen *Coccolithophora* vor. Die Familie würde dann also *Coccolithophoridae* heißen müssen.

## I. Geschichte unserer Kenntnisse von den Coccolithophoriden und die Litteratur über dieselben.

Ohne mich streng an die Zeitfolge zu halten, in der die einzelnen Arbeiten über die Coccolithophoriden erschienen, will ich im Folgenden eine Übersicht des Entwicklungsganges geben, den unsere Kenntnisse über diese Pflanzengruppe genommen haben. Eine chronologisch geordnete Zusammenstellung der Litteratur mag dann diesen Abschnitt beschließen. Die fettgedruckten Zahlen im Texte weisen auf die Nummern des Litteraturverzeichnisses hin.

### 1. Entwicklung der Kenntnisse von 1835—1865.

Zuerst haben die Elemente, aus denen die Kalkschale der Coccolithophoriden zusammengesetzt werden, die Aufmerksamkeit der Forscher erregt. EHRENBERG entdeckte 1836 (1) in der Kreide und Porzellanerde regelmäßige Kalkscheiben von bald runder, bald elliptischer Form, die er zwar für anorganischen Ursprunges hielt, aber weil sie in ungeheurer Zahl in manchen Gesteinen vorkommen, für die Bildung jener Mineralien für wichtig erachtete und daher mit besonderem Namen belegte und abbildete (3). Sie sind 4,5—12  $\mu$  lang und durch konzentrische Ringe ausgezeichnet; nicht alle von EHRENBERG unter seinen Kalkmorpholithen dieser Art abgebildeten Scheibchen sind Schalenelemente von Coccolithophoriden; wahrscheinlich gehören aber hierher die in der Mikrogeologie (1854) auf Taf. 25 unter B. 16 abgebildeten „Morpholithscheiben“ aus einem Kreidefels vom Antilibanon und Sinai, die etwa 8 $\frac{1}{2}$   $\mu$  Länge haben, und die auf Taf. 30

<sup>1)</sup> PERTY, Zur Kenntniss kleinster Lebensformen. 1852, p. 104, t. 16 f. 1.

unter 83 wiedergegebenen Morpholithe aus der Kreide von Rügen (2—5  $\mu$  lang).<sup>1)</sup> Ein sicheres Kennzeichen jedoch, das jeden Zweifel über die Natur dieser Morpholithen ausschliesse, ist weder aus den Zeichnungen noch aus den Angaben EHRENBURG's zu gewinnen. Über ihren Bau erhalten wir keinen genaueren Aufschluß. Auch ist EHRENBURG selbst immer bei seiner Ansicht, daß diese Gebilde anorganischen Ursprunges seien, geblieben, und hat noch 1873 (28) diesen Standpunkt ausdrücklich betont.

Bei den Vorarbeiten, die der Legung des ersten Kabels zwischen Amerika und Europa im Nordatlantischen Ocean voraufgingen, und an denen auf verschiedenen Schiffen HUXLEY und WALLICH teilnahmen, fanden beide Gelehrten im Schlamm der Tiefsee in großer Anzahl kleine Kalkscheiben, die den EHRENBURG'schen Morpholithscheiben sehr ähnlich sahen, von jedem Forscher aber in anderer Weise gedeutet wurden. HUXLEY, welcher bereits 1858 einen kurzen Bericht veröffentlichte (5), nannte die Körper wegen ihrer vermeintlichen Ähnlichkeit mit Protococcuszellen Coccolithen und hielt sie ebenso wie EHRENBURG für anorganischen Ursprunges. WALLICH hingegen (1860 und 1861, 8, 10, 11) fand neben den vielen isolierten Coccolithen in dem Schlamm auch einzelne kugelige Massen, deren Oberfläche in regelmäßiger Anordnung solche Coccolithen aufgelagert waren. Diese Massen schienen ihm aus Sarcode, also Protoplasma zu bestehen und die Coccolithen einer Membranschicht aufzuliegen. Er schloß daraus, daß die Kalkscheibchen die Skeletteile einer Zelle von 16—20,5  $\mu$  Durchmesser seien und die isolierten Coccolithen also von dem Zerfall solcher Zellen herstammten. Da ihm gleichzeitig mehrere Zellen begegneten, die mit ihrer Schale zusammenhängen, wie die Kammern mancher Foraminiferen, und die Coccolithen nur in Glogigerinenschlamm gefunden wurden, hielt er die Zellen, die er Cocosphaeren nannte, für Entwicklungszustände von Foraminiferen. In demselben Jahre (1 Monat früher als WALLICH: im Oktober 1860), in welchem WALLICH diese Arbeit veröffentlichte, gab SORBY (9) Untersuchungen über fossile Coccolithen aus Kalkgestein heraus, in denen er die Uhrglasform der Scheiben nachwies und daraus ihre Bedeutung als Bekleidung einer sphärischen Fläche ableitete. Auch fand er in dem Gestein runde Körper, deren Oberfläche mit Coccolithen bedeckt war, und die also den Cocosphaeren

<sup>1)</sup> EHRENBURG's Gattung Discoplea, die nach GÜMBEL (22) ebenfalls Coccolithen entsprechen soll, enthält, nach den Abbildungen in der Mikrogeologie zu urteilen, ganz andere, mit Coccolithen gar nicht verwandte Bildungen.

WALLICH's entsprachen.<sup>1)</sup> Einige Jahre später machte WALLICH bekannt, daß diese Cocco-sphaeren nicht nur fossil oder auf dem Meeresboden vorkämen, sondern noch jetzt freischwimmend an der Oberfläche der tropischen Meere von ihm angetroffen seien (1865) (14).

Mit diesen Untersuchungen von SOBBY und insbesondere von WALLICH war eigentlich der Weg vorgezeichnet, auf dem man sicher zur Erkenntnis der wahren Natur der Coccolithen und Cocco-sphaeren hätte kommen müssen. Die scheibenförmigen Coccolithen bekleideten mit ihrem leicht sphaerisch gewölbten Körper in regelmäßiger Anordnung die Oberflächen protoplasmatischer kugeligter Massen von etwa 20  $\mu$  Durchmesser, die an der Oberfläche des Meeres gefangen werden konnten. Leider blieben diese Resultate lange Zeit von den meisten Forschern unberücksichtigt; nur WALLICH, dem wir überhaupt einige der besten Arbeiten über Coccolithophoriden verdanken, ging konsequent den von ihm eingeschlagenen Weg weiter, während andere Gelehrte noch bis in die 90er Jahre hinein die sonderbarsten Hypothesen über die Bedeutung der Coccolithen ausarbeiteten oder an der Existenz der Coccolithophoriden überhaupt zweifelten.

Um in den Fortgang der Arbeiten einige Übersicht zu bringen und Wiederholungen zu vermeiden, wird es sich empfehlen, den Stoff zu sondern und zuerst die Untersuchungen über den Bau der Coccolithen und die Form der Coccolithophoriden zu besprechen, dann die Ansichten über die Bedeutung dieser beiden Formen zu entwickeln und schließlich die Erkenntnis des Vorkommens und der Verbreitung der Coccolithophoriden darzulegen.

## 2. Die weitere Entwicklung der Kenntnisse.

### a) Der Bau der Coccolithen und der aus ihnen gebildeten Schalen. aa) Coccolithen.

HUXLEY (16) hat zuerst den Bau der Coccolithen eingehender studiert und zwei Arten derselben unterschieden, die er Discolithen und Cyatholithen nannte (1868). Die ersteren stellen einfache Kalkscheiben dar (p. 206—207, tab. 4 fig. 2a—f), die letzteren werden dagegen aus zwei solchen Schalen gebildet, die durch einen kugeligen Körper, den sog. „Centralkörper“, so miteinander verbunden werden.

<sup>1)</sup> Schon ERMENBERG bildet in der Mikrogeologie Taf. 30 in B einen Körper von 38  $\mu$  Durchmesser ab, der einer Cocco-sphaera außerordentlich ähnlich sieht. Sonderbarerweise sagt er aber in der Erklärung, daß dieselben „aus glasartigen Kugeln oder ovalen Bläschen gebildet“ seien, während die Zeichnung ganz deutlich Scheiben mit vertiefter Mitte erkennen läßt.

daß ihre Flächen parallel gerichtet sind und ihre Mittelpunkte genau übereinander liegen. Die Schalen hatten bald runde, bald ovale Form (p. 207—208, tab. 4 fig. 4 a—m). Bei langsamer Auflösung des Kalkes blieb eine organische Gerüstsubstanz zurück. HAECKEL, der 1870 Tiefseeschlamm untersuchte, fand darin die gleichen Formen (20), nannte sie aber Mono- und Amphidischen. Er gab einige weitere Ansichten von Discolithen (tab. 17, fig. 28, 29 Flächenansicht, fig. 46 Seitenansicht) und Cyatholithen (tab. 17 fig. 54—80), darunter die eines sehr eigentümlichen Cyatholithen, dessen eine Schale kreisrund, dessen andere oval war (fig. 71). Ein solcher Coccolith ist später nie wieder gefunden worden. An den Schalen unterschied HAECKEL eine ganze Reihe von konzentrischen Zonen; ein kugeliges Centralkörper sollte die Schalen eines Coccolithen mit einander verbinden. Ein richtigeres Verständnis für den Bau der Cyatholithen brachte aber erst 1877 WALLICH (32), indem er nachwies, daß der Centralkörper HUXLEY'S und HAECKEL'S ein cylindrisches Verbindungsstück sei und die äußere Schale genau über dem Ansatzpunkte desselben durchbohrt sei. Da die innere Schale kleiner als die äußere ist und das Verbindungsstück eine ziemliche Dicke besitzt, so werden bei der Flächenansicht eines Cyatholithen Zonen von verschiedenem Lichtbrechungsvermögen vorgetäuscht. Auf tab. 17 fig. 9—11 und 13—15 sind diese Verhältnisse gut erläutert. Alle von ihm beschriebenen Cyatholithen sind elliptisch, aber die einen besitzen eine einfache Durchbohrung der äußeren Scheibe, bei den anderen ist dieselbe durch ein Querseptum verdoppelt. Abgebildet wird indessen auch ein Coccolith mit runden Scheiben (fig. 8). Bei allen ist die größere Scheibe radiär gestreift.

Neben diesen beiden Arten von Coccolithen, den Disco- und Cyatholithen, hatte SORBY zuerst (1861, 9) in Kalkgestein Discolithen ähnliche Gebilde gefunden, die aber einen langen stabförmigen Fortsatz auf ihrer Fläche trugen (p. 197 fig. 3). SCHMIDT traf dann 1870 (19, tab. 2 fig. 28, 29, 32) im Schlamm des Adriatischen Meeres in unzähliger Menge ähnliche Skeletteile und nannte sie Rhabdolithen (p. 680). Nach seinen Abbildungen waren zwei verschiedene Formen vorhanden, die einen mit stabförmigem, gleich dickem Fortsatz, die anderen mit distal kolbenförmig verdicktem Fortsatz. Ihre Länge betrug 4—5,4  $\mu$ . Die zweite Form wurde darauf von der Challenger-Expedition in dem Globigerinenschlamm der subtropischen Region als sehr häufig nachgewiesen (30, p. 37 und 38).

Endlich zeigten 1898 (42) G. MURRAY und BLACKMAN in einer sehr schönen kleinen Arbeit, daß nicht nur die äußere Platte der

Cyatholithen, sondern auch die innere Platte und das ganze Verbindungsstück durchbohrt sei und die Löcher im Centrum der Scheiben eben nichts anderes vorstellen als die Mündungen des röhrenartigen Verbindungsgliedes (tab. 15 fig. 5 a und tab. 16 fig. 8). Sie fanden ferner auch bei den Rhabdolithen einen ganz analogen Bau, indem der keulenförmige Fortsatz dem Verbindungsstück, die Basalplatte aber der inneren Platte eines Cyatholithen entspricht (tab. 15 fig. 15).

Somit hatte man drei Arten von Coccolithen kennen gelernt: 1. einfach scheibenförmige, undurchbohrte *Discolithen*; 2. aus zwei durchbohrten Scheiben und einem röhrenförmigen Verbindungsstück gebildete *Cyatholithen* und 3. aus einer durchbohrten Basalscheibe und einem auf ihr senkrecht stehenden langen durchbohrten Fortsatz bestehende *Rhabdolithen*. Seit man indessen mit dem komplizierten Bau der beiden letzten Coccolithenformen bekannt geworden war und erfahren hatte, daß die *Cyatholithen* leicht in ihre zwei Schalen auseinanderfallen, war man mißtrauisch gegen die einfachste Coccolithenform der *Discolithen* geworden und hatte sie schließlich gänzlich gestrichen. Schon SCHMIDT behauptete 1870, daß *Discolithen* nicht existierten (19, p. 674), und G. MURRAY und BLACKMAN betonten 1898 dasselbe (42, p. 436).

#### bb) Die Schalen.

Schalen aus *Discolithen* gebildet sind nirgends beschrieben. Jedoch bildet HUXLEY 1868 (16) eine Coccolithophoride von  $5,5 \mu$  Durchmesser ab (tab. 4 fig. 7 a), deren ovale Coccolithen einen wulstig vorspringenden Rand zu besitzen scheinen und die voraussichtlich mit der weiter unten zu beschreibenden neuen Form *Pontosphaera huxleyi* verwandt ist. HUXLEY selbst rechnet sie allerdings zu den *Coccosphaeren* mit *Cyatholithen*, aber die Zeichnung widerspricht dem durchaus. HAECKEL hat dann 1894 in seiner systematischen Phylogenie (39) für die noch unbekanntenen Coccolithophoriden, deren Schale aus *Discolithen* gebildet wird, den Namen „*Coccosphaera*“ vorgeschlagen (p. 111), obwohl dieser bereits 1877 von WALLICH den Formen mit *Cyatholithen* gegeben war (32, p. 348).

Von diesen letzteren „*Coccosphaeren*“ (*Coccosphaera* WALLICH) sind verschiedene Formen gefunden. Die von WALLICH 1861 beschriebene Art besitzt ovale *Cyatholithen* mit einer oder zwei Durchbohrungen der Platten (p. 53—55 Textfig., p. 53 fig. 1 und 2, p. 54 fig. 3 und 4, p. 55 fig. 1). HUXLEY fügte 1868 (16) eine neue Species mit runden Coccolithen, deren Platten nur einfach durchbohrt sind, hinzu (tab. 4 fig. 6 c und 7 c). Auch HAECKEL (20)

fand, wie das vorauszusehen war, da alle drei Forscher Bodenschlamm des Nordatlantischen Oceans untersuchten, dieselben beiden kugelförmigen Arten. WALLICH hingegen, der außer Tiefseeschlamm auch Material von der Oberfläche des Meeres prüfte, begegnete hier 1869 (18) einer gestreckten eiförmigen Form, die er 1877 (32, p. 348) als *Coccosphaera carterii* beschrieb und abbildete (tab. 17 fig. 6, 7, 12; 3, 4). Sie zeichnete sich noch dadurch ganz besonders aus, daß ihr einer Pol zuweilen aufgebrochen war. Ihre Coccolithen sind oval, aber stets doppelt durchbohrt, während die ebenfalls ovalen Coccolithen der kugeligen Form, die *Coccosphaera pelagica* genannt wird (32, pag. 348), nach dieser neuen Arbeit WALLICH'S stets einfach durchbohrt sein sollen. Doch widerspricht diese Angabe den Zeichnungen und Beschreibungen von 1861 (10), so daß auf diesen Unterschied kein großer Wert gelegt werden kann. Die Challenger-Expedition erbeutete zwar viele „Coccosphaeren“ an der Oberfläche der Océane (29, 35, 36), traf aber weder die merkwürdige ovale *C. carterii* WALL., noch lieferte sie überhaupt irgend etwas Neues in Bezug auf diese Gattung. Vielmehr ist die Abbildung, die J. MURRAY im Narrative (p. 938 und 939) giebt, obwohl das nicht angegeben ist, eine einfache Kopie von HAECKEL'S bereits 1870 veröffentlichten Fig. 53 auf Tab. 17 und stellt daher gar nicht ein Exemplar von der Oberfläche des Meeres dar, sondern aus dem Globigerinenschlamm. Erst 1897 ließen G. MURRAY und BLACKMAN auf einer Fahrt von England nach Barbados mit der Schiffspumpe gewonnenes Meerwasser filtrieren und den Rückstand konservieren (41). In ihm fanden sie später die von HUXLEY 1868 im Tiefseeschlamm entdeckte „Coccosphaera“ mit runden Coccolithen wieder und nannten sie *C. leptopora* (42). Auch WALLICH'S 1861 beschriebene *C. pelagica* trafen sie an und konstatierten (1898) von neuem, daß die Platten auch bei dieser kugeligen Art oft eine zweigeteilte Öffnung besitzen. Außerdem wiesen sie nach, daß die äußeren großen Platten der Cyatholithen in ihrer natürlichen Lage sich gegenseitig mit ihren Rändern decken, so daß sie dem Wachstum der Zelle leicht nachgeben können. Auch fanden sie Ketten von 2—4 mit einander verklebten Individuen, deren Entstehung sie auf unvollständige Teilungen zurückführten. Solche Ketten hatte zwar schon 1861 WALLICH beobachtet und abgebildet (10, p. 55 Fig. 1), ohne jedoch die richtige Deutung zu finden. Von „Coccosphaeren“ waren also drei Formen gefunden: 1. 1861 *Coccosphaera pelagica* WALL.; 2. 1868 *Coccosphaera leptopora* MURR. und BLACKMAN; 3. 1877 *Coccosphaera carterii* WALL. Ein Versuch OSTENFELD'S (45, 48) nach

der Zahl der Coccolithen auf einer Schale *Cocc. pelagica* WALL. in zwei Arten (*C. pelagica* s. str. mit einer var. *carterii* für die ovale Form; *C. atlantica* nov. sp.) zu trennen, beruht auf so unsicherer Grundlage, daß er vorläufig am besten unberücksichtigt bleibt, um so mehr, als OSTENFELD die Form der Coccolithen ganz außer Acht läßt und auch die „Coccosphaeren“ mit runden Coccolithen seiner *C. atlantica* zuteilen will (*Cocc. atlantica* OSTENF.-HUXLEY 1868 (16) tab. 4 fig. 6 c, d<sup>1)</sup>, e und fig. 7 b und c).

Es ist ein Verdienst der Challenger-Expedition, znerst ans Rhabdolithen gebildete Schalen entdeckt zu haben. In einem Vorbericht über die Ergebnisse gab THOMSON 1874 (29) Abbildungen zweier Arten, deren eine einfach kolbenförmige Fortsätze trug, aber durch ihren ganz eigenartig polyëdrisch begrenzten Körper auffiel. Die zweite Form trug lange, hohle und an ihrem freien Ende kelch- oder becherartig erweiterte Fortsätze. Dieselben, offenbar stark schematisch gehaltenen Abbildungen, kehren im Narrative 1885 wieder, begleitet von einem kurzen Texte MURRAY'S (35). HAECKEL stellte in seiner systematischen Phylogenie 1894 jede Art in eine besondere Gattung und nannte, da er unbegreiflicher Weise die becherförmige Mündung der Fortsätze der einen Art für eine distale Scheibe ansah, diese Form *Discosphaera*, während er für die andere Species die alte Bezeichnung *Rhabdosphaera* beibehielt (39). Als G. MURRAY und BLACKMAN ihr an der Oberfläche des Atlantischen Oceans gefischtes Material untersuchten, fanden sie eine dritte Art, deren Fortsätze eine trompetenförmige Mündung besaßen, indem ihr Rand leicht nach außen zurückgeschlagen war, und die sie *Rhabdosphaera tubifer* nannten (41). Auch die Rhabdosphaeren mit einfach kolbenförmigen Fortsätzen trafen sie wieder an und zwar mit kugeligem, nicht polyëdrischem Körper. Die Darstellung im Challenger-Werk ist also falsch und wohl nach einer leeren, zerdrückten Schale hergestellt. Nicht gefunden war bisher die Schale, welche aus den im Adriatischen Meere von SCHMIDT 1870 entdeckten Rhabdolithen mit dünnem, stielartigem Fortsatz zusammengesetzt wird (19, tab. 2 fig. 28).

#### b) Der Organismus der Coccolithophoriden.

Nachdem WALLICH 1861 (10) und 1877 (32) gezeigt hatte, daß die Coccolithenschale einen plasmaartigen Körper umschließt, und betont hatte, daß derselbe bei den beiden von ihm beschriebenen Coccolithophoriden (*C. pelagica* und *carterii*) „völlig farblos“ sei,

<sup>1)</sup> 6c hat runde Coccolithen, 6d und 6e ovale.

ist bis vor wenigen Jahren kein Fortschritt in der Kenntnis vom Zellleibe der Coccolithophoriden erfolgt. Auch J. MURRAY fand bei den zahlreichen Coccolithophoriden der Challenger-Expedition den Schaleninhalt „perfectly clear“ (35, p. 938—939). Nach Auflösung der Schale blieb eine kleine gelatinöse Kugel, in deren äußeren Teil die Kalkplatten eingebettet sind. Als er später jedoch Oberflächenwasser des Nordatlantischen Ozeans filtrierte, bemerkte er an den Coccolithophoriden einen gelben Inhalt von fast derselben Farbe wie die der Diatomeen. Er teilte dies G. MURRAY und BLACKMAN mit, als diese ebenfalls pelagische Coccolithophoriden untersuchten, aber keine Färbung des Inhalts finden konnten (1897, 41). In ihrer ausführlichen Publikation im Jahr darauf bilden sie „einen gelbgrünen centralen Chromatophor“ bei „Coccosphaera“ ab; doch ist die Zeichnung ganz ungenügend, da man nur einen formlosen Klumpen ohne jede Differenzierung in der Schale liegen sieht (42, tab. 15 fig. 6). Nach einer kurzen vorläufigen Notiz in der Nature von 1900 (47, p. 327) hat aber FRAN WEBER VAN BOSSE im Sunda-Meer deutlich grüne Chromatophoren (green chromatophores) in dem Schaleninhalte von Coccolithophoriden beobachtet, so daß die Pflanzennatur, die schon G. MURRAY und BLACKMAN auf Grund ihrer Beobachtungen behaupteten, jetzt zweifellos nachgewiesen ist. Wie OSTENFELD auf Grund einer persönlichen Mitteilung seitens der Forscherin berichtet (46, p. 59), hat sie einen grünen Chromatophor beobachtet. Ein Kern, der bis dahin nie gesehen war, wurde in demselben Jahre (1900) von OSTENFELD durch Behandlung der Coccolithophoriden mit Salzsäure und Färbung mit Hämatoxylin zur Anschauung gebracht. Er soll kugelig sein und eine ähnliche Struktur wie die Peridineenkerne haben, während das Zellplasma körnig, nach außen scharf abgegrenzt ist und eine große Vakuole zu umschließen scheint. Doch war das Material nicht lebensfrisch, sondern konserviert und ließ keine Spur von Chromatophoren erkennen (45). Teilungsstadien der Coccolithophoriden sind zuerst von G. MURRAY und BLACKMAN erkannt (41, tab. 15 fig. 7 und 7a), während sie schon 1861 von WALLICH abgebildet wurden (10, p. 55 fig. 1 und 32, tab. 17 fig. 16). Die Schale schnürt sich dabei ringförmig ein und schließlich unter Abrundung jeder Hälfte vollständig durch. Die Tochterindividuen bleiben oft eine Zeitlang mit einander zu 2—4 Individuen kettenartig verbunden. Die Coccolithophoriden sind also einzellige Pflanzen, deren Zelleib von einer aus Coccolithen gebildeten Schale umschlossen wird und außer einem Kern und einer Vakuole (?) einen grünen oder diatominfarbenen

Chromatophor enthält. Die Vermehrung findet auf ungeschlechtlichem Wege durch Teilung von Zelle und Schale statt, wobei es vorübergehend zur Bildung kurzer Ketten kommt. Alle diese Beobachtungen beziehen sich jedoch nur auf die Formen mit Cyatholithen. Über den Bau derjenigen Coccolithophoriden, deren Schalen aus Discolithen oder Rhabdolithen gebildet werden, weiß man bis jetzt nichts. Doch kann man für die Rhabdosphaeren (incl. Discosphaeren HAECKEL) vermuten, daß sie eng mit jenen Formen verwandt sind, da die Coccolithen einen analogen Bau zeigen.

Während diese Einsicht allmählich erreicht wurde, sind die verschiedensten Erklärungsversuche gemacht, um die Coccolithen und ihre Schalen im System der Pflanzen oder Tiere unterzubringen, und es lohnt sich, wenigstens ganz kurz dieselben hier anzuführen:

1. Die Coccolithen und die Coccolithophoriden sind anorganische Petrifikationsprodukte, die mit Organismen nichts zu thun haben. Diese Ansicht hat EUBENBERG stets verteidigt, und in seiner ersten Arbeit (1858, 5) neigt auch HUXLEY ihr zu.

2. Die Coccolithen und Coccolithophoriden sind nur die Skeletteile anderer Organismen; sie umschließen keinen selbständigen Organismus. HUXLEY hielt 1868 die Coccolithen (Discolithen und Cyatholithen) für die Skelete des Bathybius, in dessen Masse dieselben massenhaft eingelagert sich fanden. Er verglich sie den Spongiennadeln im Körper der Schwämme und meinte, daß die Coccolithophoriden vielleicht die Fortpflanzungsorgane des Bathybius umhüllen möchten (16). HAECKEL erschien (1870) diese Ansicht bedenklich, da er den Coccolithophoriden ähnliche <sup>1)</sup> Körper in der Gallerthülle einer pelagischen Radiolarie bei den Canaren (*Myxobrachia* 20, p. 519 und tab. 18 fig. 8—10) fand. Daher war es ihm wahrscheinlicher, daß die Coccolithophoriden Skeletteile pelagischer Tiere seien und erst nach dem Tode derselben zu Boden sinken.

3. Die Coccolithen als solche sind selbständige Organismen, die Coccolithophoriden also Kolonien einzelliger Wesen. Die komplizierte Gestalt der Cyatholithen, vor allem ihre Zusammensetzung aus zwei Schalen und die mannigfachen Gestalten, welche diese Coccolithen

<sup>1)</sup> Die Zeichnungen lassen eine sichere Entscheidung nicht zu; die intensiv gelbe Färbung ist sehr auffällig. Auch nennt HAECKEL als eine andere Radiolarie, die ähnliche Konkretionen besitze, *Thalassosphaera morum*. Aber diese haben nach J. MÜLLER'S Abbildungen (Abbdlg. Akad. Berlin 1856 p. 28 tab. 7 fig. 1—2) gar nichts mit Coccolithophoriden zu thun.

bei ihrer allmählichen Zersetzung im Meeresschlamm annehmen, führte zuerst O. SCHMIDT (1870, 19) zu dieser Auffassung. Er glaubte einen Vermehrungsapparat und Sporen an den Cyatholithen nachweisen zu können und bildete die verschiedenen Zerfallsformen als Entwicklungsstadien ab. Unabhängig von ihm beschrieb 1871 CARTER die runden Cyatholithen als *Melobesia discus*, die ovalen als *Melobesia unicellularis*; die „Coccosphaeren“ sollten Sporangien dieser zu den Rhodophyceen gehörigen Algen sein (22). Auch THOMSON hält in seinem Werk „The Depths of the Sea“ (1874, 29, p. 414—415) die Coccolithen für die Glieder einer einzelligen pelagischen Alge, während die Bedeutung der „Coccosphaeren“ ihm völlig rätselhaft erscheint. Endlich haben selbst noch 1897 JOLLY und DIXON die Cyatholithen für den Foraminiferen nahe stehende selbständige Wesen gehalten (40).

4. Die Coccolithen sind Entwicklungsstadien der Coccolithophoriden. SCHWARZ hat 1894 in einem recht schwer verständlichen, von sehr dürftigen Zeichnungen begleiteten Aufsätze den Nachweis zu führen gesucht, daß die Discolithen bei ihrer Fortpflanzung sich mit Cyatholithen umhüllten und der Inhalt dieser Art Cyste schließlich als kleine Coccolithophoride frei würde. Die Arbeit stützt sich auf fossiles Material (38).

5. Die Coccolithen sind die Schalenelemente selbständiger einzelliger Organismen, der Coccolithophoriden. Diese leben pelagisch an der Oberfläche der Meere.

WALLICH 1861 (10) und OSTENFELD 1899 (43) sahen die Coccolithophorideu als tierische Organismen an und stellten sie in die Nähe der Rhizopoden. Die Farblosigkeit des ganzen Zelleibes mußte sie notwendig zu der Überzeugung von der tierischen Natur führen; die bei der Teilung auftretenden mehrzelligen Zustände brachten WALLICH zur Annahme einer Beziehung zu den Foraminiferen, die Durchbohrung der Coccolithen OSTENFELD zur Annahme von Pseudopodien, die durch die Poren der Schale hervortraten.

Schon vor der Auffindung des gelben oder grünen Farbstoffes und der Chromatophoren haben WALLICH (1877, 32, p. 346—347), J. MURRAY (1891, 36, p. 257) und HAECKEL (1894, 39, p. 110) die Coccolithophoriden für einzellige pelagische Pflanzen erklärt, obwohl sie einen Beweis für die Richtigkeit ihrer Vermutung nicht bringen konnten.

#### c) Vorkommen und Verbreitung der Coccolithophoriden.

Wahrscheinlich sind die Coccolithophoriden eine Pflanzenform von sehr hohem geologischen Alter. Allerdings bedürfen die Angaben

über das Vorkommen der Coccolithen in Gesteinen durchaus einer eingehenden Revision. Die undurchbohrten Discolithen sind von den durchbohrten Cyatholithen und Rhabdolithen zu unterscheiden, so weit wie möglich muß die Gestalt und Größe genauer ermittelt und neben den einzelnen Schalenelementen auch nach den ganzen Schalen gesocht werden. Denn es dürfte schwer sein, die einfachen Discolithen im isolierten Zustande sicher als solche zu erkennen, während die komplizierter gebauten Cyatholithen und Rhabdolithen kaum mit anderen Organismenresten zu verwechseln sein werden. Nachdem EHRENBERG, SORBY, WALLICH und andere die Coccolithen in verschiedenen Gesteinsarten gefunden hatten, suchte GÜMBEL (21, 27) systematisch die Sedimente durch und gab 1870 eine Zusammenstellung aller fossilen Funde von Coccolithen. Hiernach kommen dieselben in fast allen sedimentären Formationen<sup>1)</sup> bis herab zum Cambrium (Potsdamsandstone von Michigan und Canada) vor. In einzelnen Gesteinsarten sind die Coccolithen außerordentlich zahlreich; so enthielt nach GÜMBEL 1 Kubikmeter Eocänmergel 800 Billionen Coccolithen oder 800 000 in 1 Kubikmillimeter! Neben den Coccolithen waren Foraminiferen am häufigsten, von denen fünf Exemplare auf einen Kubikmillimeter kamen. Diese beiden Organismenreste, die auch heute den wesentlichsten Bestandteil des Globigerinenschlammes der Meerestiefen ausmachen, setzten also fast ausschließlich dieses Gestein zusammen, das eine Mächtigkeit von 400 m besaß.

In der Gegenwart ist die Bedeutung der Coccolithophoriden, soweit sich das beurteilen läßt, kaum eine geringere. Dafür spricht in erster Linie die Häufigkeit ihrer Reste im Schlamm des Meeresbodens, die zuerst von HUXLEY und WALLICH, dann später durch die Challenger-Expedition nachgewiesen wurde. Überall, wo Globigerinenschlamm durch das Lot heraufbefördert wurde, traf man auch auf massenhafte Coccolithen und Coccolithophoriden. Aber auch an anderen Stellen des Meeresbodens von seichtem Küstenwasser an fanden WALLICH (1865, 1869, 14, 18) GÜMBEL und SCHMIDT (1870, 21 und 19) sowie CARTER (1871, 22) Coccolithen und zwar zum Teil so häufig, daß man nur die Algen, Hydrozoen und Korallen abzuspülen brauchte, um Exemplare derselben zu erhalten. In neuester Zeit (1897, 40) haben JOLLY und DIXON an der Küste der Irischen See in einem Kubikcentimeter Wasser 200 Coccolithen gefunden, in je fünf Kubik-

<sup>1)</sup> „In fast allen Sedimentformationen mit weichem Kalkstein und schlembarem Mergel“ (21, p. 764).

millimeter Wasser war also im Durchschnitt ein Coccolith! Danach kann in der That die Menge der Coccolithen im Küstenschlamm nicht mehr überraschen. Auch im Darm der Auftrieb fressenden Bodentiere, wie der Ascidien, will CARTER (22) sehr häufig Coccolithen beobachtet haben.

Nach diesem ausgedehnten und massenhaften Vorkommen der Schalentrümmer der Coccolithophoriden auf dem gesamten Meeresboden aller Ozeane (GÜMBEL 1870, 21), von der Küste ab bis zu den großen Tiefen, in denen der Globigerinenschlamm sich ablagert, war zu schließen, daß auch die Coccolithophoriden selbst als pelagische Organismen eine weite Verbreitung und große Häufigkeit haben. Nachdem WALLICH schon 1865 und 1869 dieselben an der Oberfläche des Atlantischen und Indischen Oceans, sowie im flachen Wasser der Südküste Englands nachgewiesen hatte (14, 18), gab die Challenger-Expedition zuerst einen genaueren Einblick in die Verbreitung der Formen (30, 35). Nur im arktischen und antarktischen Wasser (südlich von 50° S.Br., p. 436) und überall da, wo brackisches Wasser den Einfluß der Küste verriet, fehlten die Coccolithophoriden; sonst fanden sie sich überall im Oberflächenwasser und im Magen der pelagischen Tiere (Salpen, Crustaceen u. a.). Während aber die „Coccosphaeren“ (C. mit Cyatholithen) in den gemäßigten Klimaten größer und zahlreicher waren und noch in Wasser von nur 7,5° C. vorkamen, waren die Rhabdosphaeren (incl. Discosphaeren HAECKEL) auf das subtropische und tropische Gebiet beschränkt und an eine Wassertemperatur von mehr als 18,5° C. gebunden. Bestätigt wurden diese Erfahrungen durch G. MURRAY und BLACKMAN (1897, 1898, 41, 42) und OSTENFELD (1900, 1901, 46, 48). Der nördlichste Punkt, an dem Rhabdosphaera von den beiden ersteren gefunden ist, liegt in 41° 30' nördl. Br.; auch OSTENFELD hat im Nordatlantischen Gebiet nie eine Rhabdosphaera beobachtet, dagegen konnte er die „Coccosphaera“ noch bis 64° 45' nördl. Br. in Wasser von 5,0° C. Wärme verfolgen. Die dänische Ingolf-Expedition hat endlich nachgewiesen, daß Coccolithen<sup>1)</sup> noch sehr zahlreich im Globigerinenschlamm nördlich von Island vorkommen. Unglücklicherweise führt BOEGGILD, der die Bodenproben untersucht hat, nicht die Stationen an, an denen Coccolithen von ihm beobachtet wurden. Doch sagt er ausdrücklich: „The Coccoliths are found in very great numbers through the whole territory of the Ingolf

<sup>1)</sup> Die Coccolithen waren ovale Cyatholithen mit ovaler Durchbohrung und einer Länge von 11  $\mu$ .

expedition. I have not, to be sure, searched for them in all the specimens. . . . the only deposits in which they have not been met with, are a few specimens near the coasts with exceedingly small quantities of carbonate of lime . . . ." (p. 88). Es ist danach wahrscheinlich, daß Coccolithen noch in Meeressedimenten südlich Jan Mayen dicht unter 70° nördl. Br. und im Labradorstrom nördlich vom 60.° abgelagert werden. Ob sie aber von Coccolithophoriden stammen, die durch die Ansläufer des Golfstromes bis in diese Breiten hinaufgeführt werden, oder ob in den arktischen, vom Pol kommenden Strömen selbst Coccolithophoriden leben, bedarf noch weiterer Untersuchungen. Über die Menge, in welcher die Coccolithophoriden an der Oberfläche des Meeres auftreten, fehlen alle genaueren Angaben. J. MURRAY redet von großer Häufigkeit, die auch durch die sehr primitive Fangmethode<sup>1)</sup> vorausgesetzt wird. G. MURRAY u. BLACKMAN hingegen sowie OSTENFELD haben die Coccolithophoriden nie zahlreich beobachtet, was aber sehr wohl an der Verwendung eines zu weitmaschigen Netzzeuges gelegen haben kann.<sup>2)</sup> Endlich ist uns bis jetzt nichts bekannt über die vertikale Verbreitung dieser Formen in den verschiedenen Wasserschichten.

Fassen wir alles zusammen, so ergeben sich im wesentlichen zwei große Lücken in unseren Kenntnissen, von denen die eine die systematische Stellung, die andere die Biologie der Coccolithophoriden betrifft. Bis jetzt wissen wir nur von den Cyatholithen bildenden Formen, daß sie einzellige, durch Teilung sich fortpflanzende Pflanzen mit grünem oder diatominfarbem Chromatophor sind. Das genügt nicht, um ihnen irgend eine Stellung im System der Protophyten anzuweisen. Von den Rhabdosphaeren (s. ampl.) ist nur der Eintritt von Zellplasma in die Stabfortsätze behauptet (42), und von den Discolithen erzeugenden Arten kennen wir noch nicht einmal die Schalen. HAECKEL stellt nun zwar (1894. 39) die Coccolithophoriden zu den „Paulotomeen“ und teilt sie in zwei Gruppen: die Coccusphaerales (mit den Cyatholithen und Discolithen bildenden Formen) und die Rhabdosphaerales (mit Rhabdolithen). Aber diese Einordnung in sein System und die Einteilung in Gruppen ist notwendigerweise willkürlich und rein provisorisch. Es wird sich denn auch zeigen, daß HAECKEL in beiden Punkten geirrt

<sup>1)</sup> Die Coccolithophoriden wurden an den schleimigen und gallertigen Massen der größeren Auftriebtiere gefunden, wenn die pelagischen Fänge in einem Gefäße längere Zeit gestanden hatten (30, p. 38).

<sup>2)</sup> OSTENFELD und G. MURRAY u. BLACKMAN („No. 20 Miller's silk“ 42, p. 428) haben Müllergaze benutzt, die zum Fange dieser Organismen viel zu weitmaschig ist.

hat. Erst eine genauere Erforschung des Baues und der Vermehrungsarten kann uns hier weiter führen.

In biologischer Hinsicht fehlt vor allem ein Maßstab für die Menge, in welcher die Coccolithophoriden lebend im Meere vorkommen. Die bis dahin angewandten Fangmethoden gestatteten das nicht. Ohne genaue Angaben über die Zahl der pelagisch lebenden Coccolithophoriden ist es aber nicht möglich, Einsicht in die Bedeutung dieser Organismen im Haushalte des Meeres zu gewinnen. Denn die enormen Massen von Coccolithen auf dem Meeresboden haben sich voraussichtlich in Zeiträumen dort abgelagert, über deren Länge wir nichts wissen, und bei der Resistenz der Coccolithen gegen die Zerstörung sagt uns auch ihre Menge in einem gegebenen Quantum Meerwasser über die Zahl der dort im Augenblick lebenden und also für die Ernährung von Tieren allein in Betracht kommenden Individuen selbst nichts aus. Es wird ferner wichtig sein, die vertikale Verbreitung dieser Organismen kennen zu lernen, um zu wissen, für welche Wasserschichten sie eine besondere Bedeutung haben.

Von Interesse würde es schließlich sein, die ovale Form der „Coccosphaera“ (*C. carterii* WALL.) wiederzufinden und die Bedeutung der polaren Schalenöffnung zu untersuchen, sowie ferner die von SCHMIDT im Bodenschlamme des Adriatischen Meeres gefundenen Rhabdolithen mit dünnem stielartigen Fortsatz an einer Rhabdosphaera zu entdecken.

### 3. Verzeichnis der bis Ende 1901 erschienenen Litteratur über die Coccolithophoriden:

1. EHRENBORG, CHR. G. (1836): Bericht über die Verhandlungen der Königl. Preuß. Akad. Wissenschaften zu Berlin. 1. Jahrgang, 1836, p. 84 und 85.
2. Derselbe (1836): Poggendorf's Annalen, Bd. 39 p. 101 (u. tab.).
3. Derselbe (1838): Abhandlungen der Akademie der Wissenschaften zu Berlin, p. 67 Anm.
4. Derselbe (1854): Zur Microgeologie, Leipzig, tab. 25 fig. B 16 u. tab. 30 fig. B.
5. HUXLEY, TH. H. (1858): Appendix A. in: Capt. DAYMAN's Report „Deep-Sea Soundings in the North Atlantic Ocean“. (Auch in dem Aufsatz H.'s von 1868 enthalten.)
6. WALLICH, G. C. (1858): Proceedings Royal Instit., London. vol. 2.
7. SORBY, H. C. (1860): Proceedings Sheffield liter. philos. Soc. (Auch i. d. Aufsatz von 1861 enthalten.)
8. WALLICH, G. C. (1860): Annals and Magaz. Nat. History, ser. 3 v. 6 p. 457—458.
9. SORBY, H. C. (1861): Annals and Magaz. Nat. History, ser. 3 v. 8 p. 194—200, fig. 1—4 i. Text.
10. WALLICH, G. C. (1861): Annals and Magaz. Nat. History, ser. 3 v. 8 p. 52—58, fig. i. Text.

11. Derselbe (1861): Franklin Instit. Journal, v. 13 p. 237.
12. Derselbe (1862): Annals and Magaz. Nat. History, ser. 3 v. 9 p. 30.
13. Derselbe (1864): Annals and Magaz. Nat. History, ser. 3 v. 11 p. 445 Anm.
14. Derselbe (1865): Royal microscopical Society.
15. Derselbe (1868): Annals and Magaz. Nat. History, ser. 3 v. 15 p. 317.
16. HUXLEY, TH. H. (1868): Quarterly Journal microsc. Sc., v. 8 new Ser. p. 203—212, Taf. 4.
17. EHRENBERG, CHR. G. (1868): Abhandlg. d. Akad. d. Wissenschaften zu Berlin, p. 48.
18. WALLICH, G. C. (1869): Monthly Microscopic Journal, p. 35 u. 36.
19. SCHMIDT, O. (1870): Sitzungsber. Akad. der Wissenschaften zu Wien, Bd. 62 p. 672—682, tab. 1 u. 2. (Auch: Ann. Mag. Nat. Hist. 1872 u. Ausland 1870.)
20. HAECKEL, E. (1870): Jenaer Zeitschr. f. Medic. u. Naturw., Bd. 5 p. 499—519, tab. 17 u. p. 524—527, tab. 18.
21. GÜMBEL, C. W. (1870): Neues Jahrb. Mineralogie, p. 753—767 (n. Ausland 1870).
22. CARTER, H. J. (1871): Annals and Magaz. Nat. Hist., ser. 4 v. 7 p. 184—189.
23. EHRENBERG, CHR. G. (1871): Abhandl. d. Akad. d. Wissenschaften zu Berlin, p. 115.
24. THOMSON, W. (1872): Depths of the Sea, London, p. 413.
25. EHRENBERG, CHR. G. (1872): Abhandl. d. Akad. d. Wissenschaften zu Berlin, p. 361.
26. HARTING (1872): Naturk. Verh. d. Kon. Akad. Haarlem. Deel 14.
27. GÜMBEL, C. W. (1873): Neues Jahrb. Mineralogie, p. 299—302.
28. EHRENBERG, CHR. G. (1873): Abhandl. d. Akad. d. Wissenschaften zu Berlin, p. 361.
29. THOMSON, W. (1874): Depths of the Sea, London, 2<sup>d</sup> edit. 413—415.
30. Derselbe (1874): Proceedings Royal Soc. London, v. 23 p. 38.
31. SOLLAS (1876): Geological Magaz.
32. WALLICH, G. C. (1877): Annals and Magaz. Nat. Hist. ser. 4 v. 19 p. 342—348 u. tab. 17.
33. ZITTEL, K. A. (1880): Handb. d. Palaeontologie (1876—1880), Tiere Bd. 1 p. 59—60.
34. BÜTSCHLI, O. (1880): Protozoen in: Bronn's Klassen u. Ordnungen des Tierreichs. Bd. 1 p. 179—180, Taf. 1 Fig. 2—7.
35. MURRAY, J. (1885): Challenger Report. Narrative v. 1 part 1 u. 2 p. 938.
36. Derselbe (1891): Challenger Deep-Sea Deposits, p. 257 u. tab. 11 fig. 3 u. 4.
37. BROWN und HARRISON (1892): Quart. Journ. Geolog. Soc., v. 48.
38. SCHWARZ, E. H. (1894): Annals and Mag. Nat. Hist. ser. 6 v. 14 p. 341—346. Textfig.
39. HAECKEL, E. (1894): Systemat. Phylogenie, 1. Teil p. 110—111.
40. DIXON, H. und JOLLY (1897): Nature, v. 56 p. 468—469, Textfig.
41. MURRAY, G. und BLACKMAN (1897): Nature, v. 55 p. 510—511, Textfig.
42. Derselbe (1898): Philosoph. Transact. Royal Soc. London, v. 190 ser. B p. 427—441, tab. 15 n. 16.
43. OSTENFELD, C. (1899): Zoolog. Anzeiger, v. 22 p. 433—436, Textfig.
44. BOGILD (1900): Danske Ingolf-Exped., v. 1 p. 82—89.
45. OSTENFELD, C. (1900): Zoolog. Anzeiger, v. 23 p. 198—200.
46. KNUDSEN und OSTENFELD (1900): Jagttagefiser over Overfladevandets, Kjobenhavn. p. 59 u. i. d. Tabellen.
47. WEBER VAN BOSSE (1900): Nature, v. 62 p. 327 und PETERMANN'S Mitteilungen 1900 p. 188.
48. OSTENFELD, C. und SCHMIDT, J. (1901): Vidensk. Meddel. naturh. Forening Kjobenhavn. p. 149—150.

## II. Bau der Coccolithophoriden.

### I. Bau der Zelle.

Die von der Schale umschlossene Zelle (Taf. 4 Fig. 11, 14, Taf. 5 Fig. 61, 65) wird von einer besonderen Membran umhüllt und enthält in einem farblosen, feinkörnigen Plasma außer einem Kern (n.) vor allem zwei Chromatophoren (chr.) von grüner, grüngelber oder diatomin-ähnlicher Färbung. Diese Chromatophoren sind schalenförmig, wandständig und liegen einander so gegenüber, daß zwischen ihnen die Hauptachse der Zelle sich befindet. An ihrem einen Pole entspringt die Geißel (Taf. 4 Fig. 1, 24, Taf. 5 Fig. 59), am anderen Pole oder in seiner Nähe sieht man oft stark lichtbrechende oder rötlich gefärbte Klümpchen (Exkretkörner, exc., Taf. 5 Fig. 39), die zuweilen in einer Vakuole (v.) schwimmen. Zwischen den Chromatophoren liegt auch der Kern (n., Taf. 4 Fig. 11—13, Taf. 5 Fig. 59, 65). Jeder Chromatophor wird begleitet von einem farblosen, stark lichtbrechenden kugeligen Körper unbekannter chemischer Natur (lk., Taf. 5 Fig. 59, 61, 66).

Geißeln sind beobachtet bei *Coccolithophora wallichi* (1 G., Taf. 5 Fig. 59), *Pontosphaera huxleyi* (1 G., Taf. 4 Fig. 1, 2), *inermis* (1 G., Taf. 4 Fig. 11—13) und *P. haeckeli* (1 G., Taf. 4 Fig. 14), *Syracosphaera pulchra* (1 G., Taf. 4 Fig. 36), *dentata* (2 G., Taf. 4 Fig. 24), *tennis* (2 G., *mediterranea* (2 G., Taf. 4 Fig. 32). Sie finden sich also sowohl bei Coccolithophoriden mit durchbohrten Coccolithen wie bei solchen mit undurchbohrten und kommen bei ringsum geschlossener sowie bei mit Mündung verschener Schale vor. Sie sind ihrer ganzen Länge nach gleich dick und kleben auf dem Objektträger leicht mit ihrem freien Ende an irgend welchen Fremdkörpern fest. Im Leben führen sie undulierende Bewegungen aus und sind, wenn man den Geißelpol als vorderen bezeichnet, nach vorn gerichtet. Wo zwei Geißeln vorhanden sind, entspringen sie dicht nebeneinander, sind von gleicher Länge und Stärke und divergieren stark. Ihre Bewegung beim Schwimmen habe ich nicht beobachten können. Obwohl die Geißeln wegen ihrer Stärke leicht gesehen werden, findet man doch nur sehr selten Individuen mit denselben. Offenbar werden sie leicht abgeworfen. Daß sie allen Coccolithophoriden eigentümlich sind, ist daher sehr schwer direkt nachzuweisen, ergibt sich aber mit großer Wahrscheinlichkeit aus dem polar differenzierten Bau von Zelle und Schale, der engen Verwandtschaft, in der alle Coccolithophoriden mit

einander durch ihren ganzen Bau stehen und den Nachweis von Geißeln für Arten aus den beiden Hauptgruppen (Coccolithophorinen und Syracosphaerinen). Bei der Besprechung des Schalenbaues wird diese Frage noch einmal erörtert werden. Hier ist zunächst nur wichtig, daß die Hauptachse der Zelle durch denjenigen Durchmesser gebildet wird, der durch die Ursprungsstelle der Geißel geht. Alle wichtigeren Organe der Zelle und der Bau der Schale ist nach dieser Achse orientiert. Das eine Ende der Achse bezeichnet den Geißelpol.

Die Zellmembran (zmb.) ist in einzelnen Fällen deutlich doppelt konturiert und hebt sich, vorzüglich nach Zusatz von verdünnter Essigsäure, scharf von dem Plasma ab. Am stärksten fand ich sie bei *Coccolithophora wallichi* und *Syracosphaera mediterranea* (Taf. 5 Fig. 60 und Taf. 4 Fig. 32). Den Poren der Cyatholithen in der Schale entsprechende Löcher fehlten bei der ersten Art sicher; doch schien die Membran feinwabrig gefeldert, wahrscheinlich durch die Struktur des ihrer Innenfläche anliegenden Plasmas. Die Zellwand der Syracosphaeren hingegen, deren Schale aus undurchbohrten Coccolithen zusammengesetzt wird, zeigte auf dem optischen Schnitt in bestimmten Abständen dunkle Striche und, als durch Essigsäure eine schärfere Lösung vom Zellplasma hervorgerufen war, auf ihrer Oberfläche schwarze Punkte, als ob sie von kleinen Poren durchbohrt sei. Doch war es mir nicht möglich, mit vollständiger Sicherheit eine wirkliche Durchbohrung nachzuweisen. Bei anderen Formen (*Calyptriosphaera oblonga*, Taf. 5 Fig. 46, und *Pontosphaera inermis*, Taf. 4 Fig. 12) war die Membran sehr zart und nur als Grenzschicht des Plasmaleibes entwickelt. Ebenso konnte bei vielen Exemplaren von *Pontosphaera huxleyi* von einer eigentlichen, selbständigen Membran kaum gesprochen werden. Doch hob sich eine ziemlich dicke periphere Zone des Zelleibes durch ihr starkes Lichtbrechungsvermögen und homogenes Aussehen von den mattglänzenden feinkörnigen inneren Teilen des Zelleibes deutlich ab (Taf. 5 Fig. 6 n. 7). Inwieweit besondere Zustände der Zelle auf Beschaffenheit der Zellmembran Einfluß haben, ist noch unaufgeklärt. Es ist aber bemerkenswert, daß die am besten differenzierten Membranen an Geißel tragenden Zellen beobachtet wurden, während die vom Plasma nicht scharf gesonderten Hautschichten an Zellen vorkamen, die in lebhafter Schalenneubildung begriffen waren.

Bei einigen Individuen von *Pontosphaera huxleyi* war der eine Pol der nackten Zelle abgeplattet und hier lag auf der Grenze zwischen Hautschicht und Innenplasma ein stark lichtbrechender

Ring. In verdünnten Säuren war er unlöslich und schien seinem optischen Verhalten nach aus ähnlicher Substanz wie die Hautschicht der Zelle zu bestehen. Schon vor der Auflösung der Schale war er unter derselben sichtbar. Einen ganz gleichen Ring fand ich bei *Coccolithophora leptopora* in der Zelle; er war hier aber langgestreckt, schmal, und es war mir nicht möglich, denselben in der Seitenansicht zu untersuchen, um festzustellen, ob er in der Membranschicht selbst oder unter ihr lag. Die Bedeutung dieser Ringe ist dunkel (r., Taf. 4 Fig. 6—9).

In dem farblosen, feinkörnigen Plasma fallen als größte Organe die Chromatophoren (chr.) in die Augen. Meistens finden sich davon zwei, die die Form großer, sphärisch leicht gebogener Platten besitzen, wandständig sind und einander genau gegenüberliegen.<sup>1)</sup> Doch divergieren sie gewöhnlich etwas. Ihre Farbe kann alle Nuancen zwischen reinem Grün und der Farbe des Diatoms aufweisen und ist selbst bei Angehörigen ein und derselben Art nicht konstant.<sup>2)</sup> Am häufigsten ist eine grüngelbe Mittelfärbung. Jeder Chromatophor wird begleitet von einem farblosen, stark lichtbrechenden kugelförmigen Körper (lk., Taf. 5 Fig. 59, 61, 65, 66 u. a.), der seiner inneren, dem Centrum der Zelle zugewandten Fläche angelagert ist. Beide Körper sind wie die Chromatophoren gewöhnlich einander genau gegenüber gelagert und von gleicher Grösse. Sie stehen in keiner äußeren Verbindung mit den Chromatophoren und verändern daher bei der Untersuchung der Zelle gelegentlich ihre Lage. Ihre regelmäßige Kugelgestalt spricht für eine flüssige Konsistenz, so dass ich in ihnen Tropfen eines fetten Öles vermute. Chemische Prüfungen habe ich nicht ausführen können. Eine abweichende Anzahl von Chromatophoren habe ich nur in einem einzigen Falle mit Sicherheit nachweisen können, indem ich bei einer nicht näher bestimmbarcn Ponto-sphaera nur einen einzigen Chromatophor fand, dem auch nur ein Öltropfen entsprach (Taf. 4 Fig. 19). In den übrigen Fällen, wo die Zelle nur eine Platte oder aber drei oder vier enthielt, erschien es zweifelhaft, ob die Chromatophoren noch ihre ursprüngliche Form beibehalten hatten oder beim Absterben der Zelle und durch Ein-

<sup>1)</sup> Am Rande der Chromatophoren von *Coccolithophora leptopora* setzen sich Plasmastränge an, die die Platten mit dem Plasmagerüst des Zellleibes verbinden (Taf. 5 Fig. 62).

<sup>2)</sup> Da die *Coccolithophoridae* nie schwimmend beobachtet wurden, vielmehr die Bewegung der Geißeln schon stets sehr gelitten hatte und meist die Geißeln ganz verloren gegangen waren, ist die wechselnde Färbung wahrscheinlich nur eine Folge des Absterbens. Ich halte daher die gelbe Färbung für die normale.

wirkung von Reagentien verändert waren. Zwei Chromatophoren wurden beobachtet bei *Pontosphaera huxleyi*, *inermis*, *pellucida*, *haeckeli*; *Syracosphaera pulchra*, *dentata*, *tennis*, *spinosa*; *Calyptosphaera globosa* und *oblonga*, *Coccolithophora leptopora*, *wallichii*; *Discosphaera tubifer*, *Rhabdosphaera stylifer*. Die Öltropfen als Stoffwechselprodukte haben zuweilen recht verschiedene Größe, selbst in ein und derselben Zelle. Auch habe ich Individuen beobachtet, wo nur ein Chromatophor von einem Tropfen begleitet war, und wieder andere, bei denen statt eines Tropfens mehrere (3—4) vorhanden waren (Taf. 5 Fig. 45, 54). Zellen ohne Chromatophoren sind mir nur bei *Pontosphaera huxleyi* begegnet, und zwar bei Exemplaren, die in lebhafter Schallenneubildung begriffen waren (Taf. 4 Fig. 5, 6, 7, 9). Bei ihnen war das ganze Plasma grünlich gefärbt und enthielt stark lichtbrechende Tropfen, die sehr an die besprochenen Öltropfen erinnerten. Dieser Mangel der Chromatophoren ist sehr auffällig, da sie bei anderen Arten in den verschiedensten Zuständen erhalten bleiben.

In der Nähe des geißelfreien Poles oder direkt an diesem selbst kommen bei einer Anzahl von Arten ziemlich konstant unregelmäßig geformte Klümpchen fester, in verdünnten Säuren nicht löslicher Substanzen von meist dunkler, ab und zu rötlicher Färbung vor (exc., Exkretkörper). Selten sind sie in eine große Vakuole eingeschlossen, in deren klarem Inhalte sie rotierende Bewegungen ausführen (Taf. 5 Fig. 38, 39, 40). In einem solchen bei *Syracosphaera tennis* beobachteten Falle verschwand unter einem plötzlichen Ruck die Vakuole, und die zurückbleibenden Klümpchen lagen wie gewöhnlich bewegungslos im Zellplasma. Auch bei *Syracosphaera dentata* waren drei solche Klümpchen in steter Bewegung und lagen also sicher ebenfalls in einer Vakuole, obwohl ich diese nicht bemerkt habe. Es ist wohl kaum zweifelhaft, daß diese Klümpchen und der flüssige Inhalt der Vakuole ein Exkret der Zelle darstellen. Die Form der Exkrete ist meist die rundlicher Körper, doch sind zuweilen zwei durch eine Brücke verbunden und ein paarmal waren die Exkrete stabförmig. Exkretballen wurden beobachtet bei *Pontosphaera haeckeli*, *pellucida* (?), *Syracosphaera mediterranea*, *dentata*, *tennis*, *Calyptosphaera globosa*. Vakuolen ohne Exkretklumpen, zum Teil von erheblicher Größe, kamen bei *Syracosphaera dentata*, *Pontosphaera huxleyi* und *Coccolithophora leptopora* vor. Immer wurde nur eine Vakuole beobachtet und immer nur eine eng zusammengelagerte

Gruppe von Exkretballen; immer lagen beide am hinteren Pole oder doch in seiner Nähe.<sup>1)</sup>

Während die bisher besprochenen Organe schon an der lebenden Zelle ohne weitere Reaktionen leicht erkennbar sind, entzieht sich der Kern der Coccolithophoriden selbst bei der Anwendung von Färbemitteln oft der Beobachtung und ist an den lebenden Zellen nur selten wahrzunehmen. Im letzteren Falle erscheint er als ziemlich großer, mattglänzender, farbloser, runder Körper in der hinteren Hälfte der Zelle, meist innerhalb der Hauptachse. Mit Boraxkarmin und, wie OSTENFELD nachgewiesen hat, auch mit Hämatoxylin gelingt es, den Kern zu färben.

## 2. Bau der Hüllen.

Es kommt bei den Coccolithophoriden eine doppelte Umhüllung der Zellen vor: 1. eine durchsichtige farblose Gallerthülle und 2. eine aus kalkigen Coccolithen gebildete Schale. Beide können gleichzeitig vorhanden sein oder verschiedene Zustände der Zelle bezeichnen. Endlich kommen auch hüllenlose Zellen vor, von denen bei der Neubildung der Schale und der Fortpflanzung der Zelle die Rede sein wird.

### a) Die Gallerthülle.

Bei der Auflösung der Schale von *Coccolithophora leptopora* bleibt eine Zelle zurück, deren Leib zunächst von einer starken, scharf begrenzten Membran umgeben ist. Auf dieser aber liegt eine dicke, farblose, nach außen zart contourierte gallertige Schicht (gl., Taf. 5 Fig. 61). Eine besondere Schalenmembran konnte ich nicht wahrnehmen; aber bei der großen Zartheit, die diese in der Regel besitzt, und da sie in einigen Fällen durch die Säuren ebenfalls zerstört wird, möchte ich hieraus nicht auf ihr wirkliches Fehlen bei dieser Art schließen.

Die Gallerthülle ist ohne vorherige Auflösung der Schale nicht erkennbar. Sie fehlt sicher in den vielen Fällen, wo die Zelle die Schale vollständig ausfüllt und häufig auch da, wo dieselbe erheblich kleiner als die Schale ist. Es ist aber sehr wahrscheinlich, daß eine gallertige, später verquellende oder verflüssigende Hülle bei den Neubildungen der Schale und gewissen Vermehrungszuständen eine bedeutende Rolle spielt.

<sup>1)</sup> Bei einem jungen Exemplare von *Pontosphaera huxleyi* war die Vakuole am weitesten nach vorn verlagert, indem sie in der Richtung der Hauptachse sich um  $\frac{1}{5}$  des Durchmessers der Zelle vom hinteren Pole entfernt hatte.

## b) Die Schale.

Die Schale der Coccolithophoriden ist gekennzeichnet durch ihre Zusammensetzung aus kleinen, eigentümlich gestalteten Kalkplättchen den Coccolithen (co. i. d. Figuren), die einer zarten Membran, der Schalenmembran (mb.), aufgelagert sind.

Die Membran bleibt oft bei der Auflösung der Coccolithen in verdünnten Säuren zurück. Bei *Coccolithophora wallichi* (Taf. 5 Fig. 60) und *Umbilicosphaera mirabilis* ist sie zwar sehr zart, aber äußerst widerstandsfähig gegen Zug und Druck. Vermöge ihrer Elasticität führt sie die gequetschte Schale immer wieder zu ihrer alten Form zurück. Bei *Syracosphaera mediterranea* hingegen (Taf. 4 Fig. 32) verschwand auch sie bei Behandlung mit Säuren vollständig. Wo die Schalen keine Mündung besitzen, ist die Membran von einer Pore zum Austritt der Geißel durchbohrt, so bei *Pontosphaera inermis*, *huxleyi* u. A. (Taf. 4 Fig. 12). Bei *Syracosphaera tennis* scheinen aber noch eine Anzahl anderer Poren vorzukommen, von denen eine am hinteren Pole und verschiedene im Umkreise der Schalenmündung stehen (Taf. 5 Fig. 40, p.). Bei den Coccolithophoriden mit durchbohrten Coccolithen habe ich bei allen untersuchten Arten keine den Poren der Coccolithen entsprechenden Poren in der Schalenmembran finden können.

Die Coccolithen bedecken die Membran nicht immer lückenlos, sondern lassen häufig, vor allem bei den *Syracosphaerinen*, Zwischenräume frei (Taf. 4 Fig. 1, 2, 10). Ihre Form zeigt eine sehr große Verschiedenheit. Auch können an ein und derselben Schale Coccolithen verschiedener Größe und Gestalt vorkommen (Taf. 4 Fig. 36, Taf. 5 Fig. 54). Da ihr Bau aber für jede Art charakteristisch ist, so bilden sie das wichtigste systematische Kennzeichen der Familie. Ihre Grundform ist eine elliptische oder kreisrunde Kalkplatte von wenigen  $\mu$  Länge und sehr geringer Dicke. Je nachdem dieselbe aber undurchbohrt ist oder in ihrem Centrum eine Pore mit wulstig umwalltem Außenrande besitzt, scheiden sich die Coccolithen in zwei Reihen: die durchbohrten und die undurchbohrten Coccolithen. Jede derselben ist für eine Abteilung der Coccolithophoriden charakteristisch und kommt nie mit anderen zusammen in einer Schale vor. Beide haben ihre eigenartigen Anbildungen erfahren.

Die undurchbohrten Coccolithen (Taf. 4 Fig. 1, 15, 26, Taf. 5 Fig. 45 a, 57 a) stellen die einfachsten Formen dar, da sie stets nur aus einer einzigen elliptischen Scheibe gebildet werden. Durch die

wechselnde Ausbildung des Scheibenrandes und der Scheibenmitte entstehen aber doch eine Reihe verschiedener Gestalten. Ist der Rand nur wulstig verdickt, wie bei *Pontosphaera buxleyi* (Taf. 4 Fig. 1), so bezeichnen wir die Scheiben als *Discolithen*; ist der Rand aber zu einer dünnen Wand nach außen emporgezogen, so entstehen napfförmige oder gar becherförmige *Coccolithen* (*Pontosphaera haeckeli* [Taf. 4 Fig. 15] und *Scyphosphaera apsteini* [Taf. 4 Fig. 26]), die *Lopadolithen* heißen mögen. Ist endlich der Rand nach innen, also nach dem Centrum der Zelle hin, wandartig ausgezogen, so entstehen mützenförmige *Calyptrolithen* (*Calyptrousphaera*, Taf. 5 Fig. 45a). Bei den *Disco-* und *Lopadolithen* kann sich auf dem Mittelpunkte der Scheibe ein Buckel, ein Dorn oder ein kleines solides Stübchen erheben (z. B. bei *Pontosphaera mediterranea*, *haeckeli*, *Syracosphaera pulchra* [Taf. 4 Fig. 31a, 15b, 36b]).

Bei den durchbohrten *Coccolithen* ist die Umwallung der Pore der Ausgangspunkt für die Bildung verschiedener Gestalten, während der Rand der Scheibe nicht besonders ausgezeichnet ist, aber im Gegensatz zu dem der vorigen Gruppe immer dünner ist als die Scheibenfläche und meist ganz dünn ausläuft. Die Umwallung wird entweder von einem ganz kurzen Röhrenstück gebildet (Taf. 5 Fig. 66, 66a, 52, 64), welches meist distal eine zweite durchbohrte Scheibe (Außenscheibe) trägt, oder ist zu einer langen stabförmigen Röhre ausgezogen mit mannigfach geformter distaler Mündung (Taf. 5 Fig. 49—51). Die erstere Form soll *Placolithen*, die letztere nach O. SCHMIDT *Rhabdolithen* genannt werden. Nach der Gestalt des Stabfortsatzes und der Form der distalen Mündung weichen die *Rhabdolithen* weiter von einander ab, während bei den *Placolithen* vor allem die Gestalt der beiden Scheiben und die Art ihrer Durchbohrung Verschiedenheiten bedingen. Neben elliptischen Scheiben sind auch runde bekannt geworden (Taf. 5 Fig. 58 u. 64); die Form der *Rhabdolithenscheiben* ist noch nicht sicher erkannt, möglicherweise ist sie polygonal.

Von dem Bau der *Coccolithen* hängt auch ihre Zusammenfügung zur Schale ab. Alle undurchbohrten *Coccolithen* und die *Rhabdolithen* liegen einfach der Schalenmembran auf und sind in der Regel so dicht aneinander gelagert, daß nur ganz kleine Lücken zwischen ihnen bleiben. Selbstverständlich sind die Zwischenräume größer, wenn die *Coccolithen* sehr groß, wie bei *Pontosphaera syracusana* sind (Taf. 4 Fig. 10), als wenn sehr zahlreiche kleine Scheiben die Schale bilden (Taf. 5 Fig. 43). Bei *Syracosphaera dentata*

gehen die Ränder der Coccolithen ineinander über, so daß die Coccolithen einen zusammenhängenden Panzer bilden und nur an wenigen Stellen, wo die Verschmelzung nicht vollkommen ist, kleine Lücken zwischen ihnen bleiben (Taf. 4 Fig. 22). Bei dieser Art, sowie bei *Syracosphaera robusta* sind die Coccolithenscheiben überdies von sehr großer Dicke (Taf. 4 Fig. 34). Während daher meistens die Schale durch die Schalenmembran, auf der die Coccolithen frei nebeneinander gelagert sind, elastisch und also dehnungsfähig bleibt, ist sie bei diesen Arten starr und unveränderlich. Am höchsten gesteigert ist die Elastizität der Schale bei den Formen mit Placolithen, indem bei diesen die Scheiben benachbarter Coccolithen mit ihren Rändern sich über und untereinander schieben und dadurch verfalzen. MURRAY und BLACKMAN haben dieses Verhalten zuerst erkannt und auf seine Bedeutung für das Wachstum der Zelle hingewiesen. Drückt man eine *Coccolithophora wallichi* unter dem Deckglase zusammen, so greifen die Coccolithenscheiben am weitesten ineinander und verringern den Umfang der Schale, sobald der Druck nachläßt, weichen sie wieder auseinander. Quetscht man eine Zelle so stark, daß die Coccolithen auseinander gedrängt werden und die ganze Schale flach und breit gedrückt wird, so hält doch die Schalenmembran noch aus, und wenn der Druck nachläßt, ziehen sich allmählich alle Coccolithen wieder in ihre alte Lage zurecht.

Über die Bedeutung der Durchbohrung der Diplo- und Rhabdolithen ist nichts Sicheres bekannt. MURRAY und BLACKMAN wollen Plasma in den Stabfortsätzen von Rhabdosphaeren gesehen haben; danach würde also Leibessubstanz der Zelle als Pseudopod oder Geißel in sie austreten müssen. Das erscheint aber recht unwahrscheinlich, schon deshalb, weil in der Schalenmembran bis jetzt sich keine den Coccolithen entsprechenden Poren haben nachweisen lassen, Pseudopodien überhaupt nicht bei den Coccolithophoriden beobachtet sind und höchstens zwei an einem Pole dicht zusammenstehende Geißeln vorkommen. Deshalb scheint es mir das Wahrscheinlichste, daß die Durchbohrung nur die Aufgabe hat, das Gewicht des Skeletes herabzusetzen.

Die Schalen, welche aus der Schalenmembran und den Coccolithen gebildet werden, zeigen wie die letzteren eine erhebliche Mannigfaltigkeit in Größe, Form und Ausbildung. Die Größe (ohne Stabfortsätze und Bechercoccolithen) variiert zwischen 4,3 und 32  $\mu$  Durchmesser; nur Schalen, in denen mehr als ein Individuum liegt, können gegen 50  $\mu$  Länge erreichen. Die Mehrzahl der Arten hat eine kugelige Schale, so alle Ponto-

sphaeren (5 Art.), Scyphosphaeren (1 Art), die meisten Coccolithophoren (2 Art.), die Discosphaeren (2 Art.) und Rhabdosphaeren (2 Art.). Daneben kommen aber mehr oder weniger gestreckte Formen vor, und zwar ist die Streckung immer in der Hauptachse der Schale erfolgt, die der Hauptachse der Zelle entspricht, aber gewöhnlich gegen dieselbe um einen kleinen Winkel geneigt ist. An dem Pole der Schale nämlich, welcher über dem Geißelpole der Zelle liegt, ist die Schale oft durchbrochen, so daß eine weite Mündung entsteht (Taf. 4 Fig. 25, 31, Taf. 5 Fig. 59 u. a.), oder es fehlen hier wenigstens die Coccolithen, so daß die Schalenmembran frei liegt (*Syracosphaera pulchra* [Taf. 4 Fig. 36, 36 b]). Bei *Syracosphaera robusta* ist die Umgebung der Mündung leicht papillenförmig vorgezogen, so daß die Öffnung auf einem kleinen Kegel liegt (Taf. 4 Fig. 34). Der Gegenpol ist meist einfach gerundet, wird aber bei *Syracosphaera pulchra* häufig in eine verschieden lange Spitze ausgezogen (Taf. 4 Fig. 33). Die Schalenmündung ist vielfach durch abweichend gestaltete Coccolithen umsäumt, so bei *Syracosphaera mediterranea*, *pulchra* und *dentata* (Taf. 4 Fig. 31, 36, 24).

Bei mehreren Arten sind deutlich Einrichtungen ausgebildet, um den Reibungswiderstand im Wasser zu erhöhen und die Sinkgeschwindigkeit herabzusetzen. Bei den Formen mit undurchbohrten Coccolithen dient hierzu der Rand der Coccolithen, der wandartig emporwächst und die Scheiben zu Bechern umgestaltet. Bei der seltenen *Pontosphaera syracusana* (Taf. 4 Fig. 10) sind alle Coccolithen gleichmäßig in dieser Weise umgeformt, bei *Scyphosphaera apsteini* (Taf. 4 Fig. 26–30) hingegen nur in einem äquatorialen Gürtel. Aber dafür ist hier auch die Umbildung der Coccolithen so weit geführt, daß sie große Kelche bilden, die den Radius der Schale an Höhe erreichen oder gar übertreffen und wie parasitische Gebilde der Schale aufsitzen. Die durchbohrten Coccolithen werden zu Schwebearrangen durch die stabförmige Verlängerung der Porenöffnung und die trompeten- oder kelchartige Erweiterung des distalen Endes dieses Stabes (Taf. 5 Fig. 47, 49–51, 65). Dadurch entstehen die Formen der Discosphaeren und Rhabdosphaeren, bei denen sämtliche Coccolithen diese Umwandlung erlitten haben. Da die Fortsätze hier hohl sind, können sie eine im Vergleich zur Zelle sehr erhebliche Größe erreichen, während die ähnlichen, aber soliden Stabfortsätze der undurchbohrten Coccolithen nur ganz klein bleiben (Taf. 4 Fig. 16, 36, Taf. 5 Fig. 42). Die Verschiedenheit der Schwebvorrichtungen in beiden Gruppen der

Coccolithophoriden ist daher sehr wohl verständlich und in dem Bau der Coccolithen begründet. Interessant ist, daß bei den Discosphäeren in der verschiedenen Länge und Größe der Stabfortsätze der polar differenzierte Bau der Schale wieder zum Ausdruck kommt, indem an jedem Pole einige besonders große Fortsätze stehen (Taf. 5 Fig. 47).

Die Schale eines Individuums bleibt nicht, nachdem sie einmal gebildet ist, unverändert erhalten, sondern wird, wahrscheinlich wenn die Elastizität derselben keine weitere Dehnung mehr zuläßt, abgesprengt und durch eine neue ersetzt. Über diese Degeneration und Neubildung der Schale habe ich eine Reihe von Beobachtungen machen können, die sich aber fast alle auf Pontosphäeren beziehen und daher nicht ohne weiteres auf die übrigen Gattungen übertragen werden dürfen. Von *Pontosphaera huxleyi* kommen zuweilen Exemplare vor, bei denen unter jedem Coccolithen ein zweiter Coccolith liegt, und zwar ist der innere Coccolith um einen gewissen Winkel gegen den äußeren verschoben (Taf. 4 Fig. 2). Die alten Coccolithen liegen unmittelbar über den neuen; die Zelle schwimmt mit ihrer Geißel umher. Individuen von *P. inermis* zeigten die alte Schale von der neuen durch einen deutlichen Abstand getrennt (Taf. 4 Fig. 11, 12, 13); die Coccolithen der alten Schale waren stark gedehnt und blaß, die der neuen Schale kleiner und brachen das Licht viel stärker. Auch hier war eine lebhaft undulierende Geißel vorhanden, die durch beide Schalen hindurch trat. Unter dem Zuge, der durch leichtes Verschieben des Deckglases hervorgerufen wurde, trennten sich die Coccolithen der alten Schale von einander, ohne daß eine Spur einer Schalenmembran wahrzunehmen war. Auch bei *Pontosphaera pellucida* wurden ebensolche Zustände beobachtet (Taf. 4 Fig. 16). Chromatophoren, Öltropfen, Kern zeigten wie die Geißel während dieses Abwurfes der alten und der Bildung einer neuen Schale keine Veränderungen gegen sonst. Obwohl ich zwischen beiden Schalen keine besondere Substanz gesehen habe, ist es doch wohl zweifellos, daß die alte Schale durch eine verquellende Gallert oder Schleimmasse von der neuen Schale abgedrängt, gedehnt und zersprengt wird. Ob diese aber von der Zelle ausgeschieden oder durch Degeneration der alten Schalenmembran gebildet wird, bleibt noch zu entscheiden. Der Schalenwechsel muß ziemlich häufig erfolgen, da Individuen mit doppelter Schale zu Zeiten gar nicht selten waren. Unter besonderen Umständen wird er aber so beschleunigt, daß, ehe die alte Schale abgesprengt ist, schon eine zweite neue Schale unter der eben gebildeten Schale sich anlegt und man sogar Zellen begegnet, die drei alte Schalen über ihrer jungen Schale

tragen. Solche Überproduktion von Schalen habe ich aber nur bei *Pontosphaera huxleyi* beobachtet (Taf. 4 Fig. 4, 5), wo dabei eine eigentümliche polare Differenzierung hervortrat. Denn die alten Schalen wurden an zwei einander diametral gegenüberliegenden Punkten der Zelle am stärksten von der nächst jüngeren Schale abgedrängt, während in dem diesen Polen entsprechenden Äquatorringe nur eine ganz minimale Abdrängung erfolgte und alle Schalen sich berührten. Die Schalen in ihrer Gesamtheit erhielten daher eine Spindelform und fielen durch diese abnorme Gestalt sofort in die Augen. Eine Geißel habe ich bei ihnen nicht beobachtet, auch fand ich nach Auflösung der Schalen keine Chromatophoren, sondern ein grün gefärbtes Plasma in der Zelle. Beide negativen Befunde sind aber nicht beweisend, da die Geißel leicht verloren geht und die Chromatophoren frisch beobachtet werden müssen, was hier die Menge der einander deckenden Coccolithen unmöglich machte.

Sicher kommt eine ebensolche Erneuerung der Schale auch bei anderen *Syracosphaerinen* vor. Doch habe ich nur bei *Calyptrorphaera globosa* noch Beweise hierfür gefunden (Taf. 5 Fig. 53). Es muß hier aber der Vorgang der Abspaltung der alten Schale etwas anders verlaufen, da ich immer nur unregelmäßige Haufen von Coccolithen an irgend einem Punkte der neuen Schale aufgelagert gefunden habe. In einem Falle machte es den Eindruck, als ob die alte Schale zu einer kappenartigen Masse zusammengeschnürt wäre, vielleicht nachdem sie stark überspannt und eingerissen war. Immer waren die Coccolithen der alten Schale noch gut erhalten.

Bei den Coccolithophoriden mit durchbohrten Coccolithen habe ich solche Abwürfe der Schale nie beobachtet. Aber dieselben waren so viel spärlicher vertreten als die anderen Arten, daß hierauf kein großes Gewicht gelegt werden kann. Dagegen fand ich hier ein sehr eigentümliches Vorkommen von Coccolithen im Zellleibe. Ganz zweifellos konnte ich dieselbe bei *Coccolithophora leptopora* nachweisen, wo in der Zelle nach der Auflösung der Schale in verdünnten Säuren ein vollständig ausgebildeter Placolith lag (Taf. 5 Fig. 61). Er war zwischen den beiden Chromatophoren gelegen und löste sich naturgemäß sehr viel langsamer als die Coccolithen der Schale. Ich konnte ihn daher von allen Seiten betrachten, während die Zelle sich drehte, und die beiden Scheiben, die Pore und das Verbindungsstück sehen. Schließlich löste auch er sich völlig auf. Mehrere Male fand ich ferner bei *Discosphaera tubifer* im Zellleibe einen großen Skelettkörper, der ganz die Form und Größe eines Rhabdolithen zu besitzen schien (Taf. 5 Fig. 48). Bei der

Kleinheit der Zelle und seiner mehr peripheren Lage löste er sich stets so schnell in Säuren auf, daß ich seine Gestalt nie genau habe untersuchen können. Dieser centralen Bildung der Coccolithen gegenüber konnte ich bei Pontosphaeren, die ihre erste Schale ansbildeten, immer nur eine superficielle Lage der Coccolithen beobachten, obwohl ich Individuen mit nur fünf Coccolithen untersuchte (Taf. 4 Fig. 1), und man denken sollte, daß hier die Bildung eine sehr rege gewesen wäre. Bemerkenswert war bei diesen Individuen die verschieden starke Lichtbrechung der Coccolithen und daß der Unterfläche eines Teiles derselben je zwei kleine, stark lichtbrechende kugelige Körper anlagen. Das spricht für die von vornherein wahrscheinliche Bildung der Coccolithen an der Oberfläche der Zelle. Welche Bedeutung daher jene Coccolithen im Centrum der Zelle haben mögen, bleibt vorläufig dunkel.

### III. Vermehrung und Entwicklung der Coccolithophoriden.

Es ist mir nicht gelungen, die Coccolithophoriden in so lebenskräftigem Zustande zu erhalten, daß ich sie längere Zeit hindurch hätte beobachten und ihre Entwicklung direkt hätte verfolgen können. Immerhin geben eine Reihe verschiedener Beobachtungen Aufschlüsse über die Entwicklung und Vermehrung.

Die Größe der Individuen ein und derselben Art schwankt im allgemeinen in recht erheblichem Grade. Von *Coccolithophora wallichii* kommen Exemplare von 5 und 32  $\mu$  Durchmesser vor, von *C. leptopora* solche von 14 und 26  $\mu$  Durchmesser, *Syracosphaera pulchra* wurde in Schalen von 9 und 26  $\mu$  Länge, *Pontosphaera huxleyi* in Exemplaren von 5—10  $\mu$  Durchmesser gefunden. Auch *Rhabdosphaera styliifer* schwankt zwischen 5—10  $\mu$  Durchmesser ihrer Schale. Geringer variiert *Syracosphaera dentata* (9—17  $\mu$ ) und die meisten anderen Arten; aber das sind der Mehrzahl nach Species, die ziemlich selten sind und von denen mir daher nur wenige Messungen möglich waren. Diese Größendifferenzen und die häufige Beobachtung von Schalenneubildungen und Abwurf der alten Schale deuten auf ein beträchtliches Wachstum der Individuen während ihrer Lebensdauer hin.

Die Vermehrung erfolgt, wie es scheint, nur durch Teilung, die stets in der Hauptachse des Körpers erfolgt. Sie findet

mindestens auf zweierlei Art statt. Die einfachste Teilungsart besteht darin, daß Zelle und Schale sich durchschnüren und so zwei neue, von je einer Schale umschlossene Individuen entstehen (Taf. 6 Fig. 68, 69, Taf. 4 Fig. 21). Dabei pflegen aber die Tochterindividuen noch eine Zeitlang mit einer kleinen Fläche ihrer Schalen verklebt zu bleiben, und bei lebhafter Teilung können auf diese Weise Ketten von zwei, drei und selbst vier Individuen gebildet werden. Die Individuen hängen fest zusammen, so daß sie hin und her gerollt werden können, ohne sich zu trennen. Die Einschnürung der Schale geschieht von beiden Polen her, geht aber in der vorderen Hälfte schneller vor sich als hinten, so daß die Individuen schließlich nur noch mit einem Punkte nahe dem hinteren Pole zusammenhängen. Dem Beginn der Teilung geht ein Wachstum und eine Verbreiterung der Mutter-schale voraus (Taf. 6 Fig. 68). Im übrigen weicht diese aber nicht von der Schale des aktiven Stadiums und der Tochterindividuen ab. Diese Art der Teilung findet bei *Coccolithophoriden* mit durchbohrten (*C. leptopora*) und bei solchen mit undurchbohrten *Coccolithen* statt (*Pontosphaera huxleyi*, *Syracosphaera dentata*).

Die zweite Art der Teilung wurde nur einmal direkt beobachtet und zwar bei *S. dentata*, so daß also das Vorkommen beider Teilungsmodi bei ein und derselben Art dadurch bewiesen ist (Taf. 4 Fig. 25). Während aber die Ketten bildenden Individuen zu den kleineren gehörten, die ich bei dieser Art gefunden habe, war das Exemplar, welches diesen neuen Teilungsmodus zeigte, das größte. Jene hatten eine Hauptachse von nur 9, dieses von 17  $\mu$  Länge. Ferner war hier die Schale abnorm in die Länge gestreckt und trug am hinteren Pole einen Höcker, während der Bau der Schalenmündung und die Struktur der Schale völlig mit der normalen Schale der Art übereinstimmte. Die große Schale wurde ferner vollständig ausgefüllt durch zwei Tochterzellen, deren Berührungsfläche durch die Hauptachse ging. Jede Zelle besaß an ihrem Geißelpol eine undulierende Geißel und zwei wandständige Chromatophoren, sowie zwei ihrer Innenfläche nahe liegende Öltropfen. Die Chromatophoren waren plattenförmig, auffällig kurz und bedeckten nur den vorderen Teil der Zellwand. Bemerkenswert ist, daß sie noch die Lage der Mutterchromatophoren zur Hauptachse der elterlichen Zelle bewahrt hatten und lebhaft Diatominfarbe hatten. Die ganze übrige Masse beider Zellen bestand aus homogenem, farblosem, stark glänzendem Plasma. Kerne konnte ich nicht mit Sicherheit nachweisen. In einer zweiten Schale von nur 13  $\mu$  Länge, die keinen Höcker am hinteren Pole

trug, sonst aber wie die vorige gebildet war, fand sich eine noch ungeteilte Zelle mit zwei großen diatominfarbenen Chromatophoren und zwei Geißeln. Bei diesem zweiten Teilungsmodus wächst also die Zelle zu bedeutender Größe heran, streckt sich in die Länge und bildet dementsprechend auch eine Schale aus, die durch ihre Größe und Form von der gewöhnlichen Schale erheblich abweicht, und teilt sich, ohne ihr aktives Leben, wie es scheint, anzugeben, der Länge nach in zwei Tochterindividuen. Die Teilungsebene schneidet in diesem Falle zwischen den Geißeln hindurch; jede Tochterzelle muß also später eine Geißel neu bilden. Bemerkenswert ist die bedeutende Masse dichten Plasmas, die den Leib der Zellen bildet.

Während ich diese Teilung innerhalb einer besonders großen und in der Richtung der Längsachse gestreckten Schale nur einmal direkt habe beobachten können, fand ich doch bei verschiedenen Arten wiederholt Stadien, die mit diesem Teilungsmodus in engster Beziehung stehen müssen. Solche Zustände begegneten mir zunächst bei anderen Syracosphaeren, bei *S. tenuis* und *pulchra* (Taf. 5 Fig. 41, Taf. 4 Fig. 37). Die Schalen hatten dieselbe Form, eine für die betreffende Art erhebliche Größe und die in ihr eingeschlossenen Zellen füllten sie fast vollständig aus. In zwei Fällen war die Zelle ungeteilt, in einem dritten lagen in der Schale zwei von einander scharf getrennte, große eiförmige Massen. Ihre Teilungsebene fiel auch hier in die Hauptachse; eine genauere Untersuchung war nicht möglich. Alle diese Schalen waren völlig geschlossen, auch die zu *S. tennis* gehörige Schale, obwohl diese Art sonst eine große Schalenmündung besitzt. Auch war die Schale von *S. tennis* durch eine Schalenfalte ausgezeichnet, die als vorspringende Rippe die ganze Schale in der Richtung der Hauptachse von Pol zu Pol umlief. Ich stelle sie daher nur vermutungsweise zu *S. tenuis*, der sie in der Bildung der Coccolithen am besten entspricht.

Auch bei Pontosphaeren kommen solche Macrotheken, wie ich der Kürze des Ausdruckes halber diese der Vermehrung dienenden großen Schalen nennen will, vor. Doch beobachtete ich nur eine, dem Bau der Coccolithen und der Größe nach zu *P. pellucida* gehörende Schale (Taf. 4 Fig. 20). Sie war unregelmäßig nierenförmig, rings geschlossen und enthielt zwei kleine Zellen ungleicher Größe, die den Hohlraum der Schale lange nicht anfüllten.

An diese Form schließen sich Schalen von *Calyptosphaera* an, die sich zum Teil durch den Besitz zweier Arten von Coccolithen auszeichnen (Taf. 5 Fig. 45 und 54). Neben den Coccolithen ge-

wöhnlicher Größe sind hier nämlich der Schale riesenhaft große Coccolithen eingefügt. Ihre Lagerung und Zahl ist aber ohne erkennbare Regel. Eine Macrotheke von gleichem Bau, aber mit *Syracosphaera*-Coccolithen ließ sich auf keine bestimmte Art zurückführen (Taf. 6 Fig. 67). In zwei Fällen war die eingeschlossene Zelle sehr viel kleiner als die Schale und lag mehr oder weniger central (Taf. 5 Fig. 45, 54), während sie in zwei anderen Fällen die Schale fast vollständig ausfüllte. Wo eine genauere Untersuchung möglich war, zeigten sich die Chromatophoren wohl erhalten.

Endlich finden sich Macrotheken auch bei Coccolithophoriden mit durchbohrten Coccolithen. Sie erreichen hier sogar die erhebliche Größe von fast 50  $\mu$  (49  $\mu$ ) Länge. Sonderbarerweise habe ich immer nur eine Art gefunden und kann dieselbe ihrer eigentümlichen Coccolitheubildung halber mit keiner der bekannten Species identifizieren (Taf. 5 Fig. 66). Ich habe für sie daher vorläufig eine besondere Gattung: *Umbilicosphaera* aufgestellt, in der Hoffnung, daß die zu ihr gehörenden aktiven Zustände bald gefunden werden. Allerdings weichen ja die Macrotheken vielfach von den gewöhnlichen Schalen der Arten ab und es wäre daher nicht unmöglich, daß in diesem Falle alle Coccolithen in der Macrotheke einen anderen Bau besäßen als in der normalen Schale und diese Macrotheke ein Stadium von *Coccolithophora leptopora* wäre. Wie dem nun auch sein mag, diese Macrotheken der hypothetischen *Umbilicosphaera* sind bohnen- oder nierenförmig gestaltet, ringsum geschlossen und enthalten regelmäßig zwei symmetrisch gelagerte kleine Zellen mit je zwei grüngelben Chromatophoren, von denen jeder von einem Öltropfen begleitet ist. Mir sind nie Schalen mit nur einer Zelle begegnet und nie befand sich eine der Zellen in Teilung. Die Macrotheke war nie häufig, kam aber doch immer von Zeit zu Zeit vor.

So bieten die Macrotheken eine bemerkenswerte Verschiedenheit in Bau und Inhalt dar. Vor allem sind zwei Unterschiede von Interesse. Einmal können geschlossene Macrotheken und offene, mit einer polständigen Mündung versehene Formen unterschieden werden. Die Zellen der letzteren behalten ihre Geißeln, der aktive Zustand wird also wahrscheinlich gar nicht durch die Teilung unterbrochen. Zweitens werden aber die einen Macrotheken von der Zelle oder ihren zwei Tochterzellen vollständig ausgefüllt; nicht nur die Schale, sondern auch die Zelle ist abnorm groß und sehr plasmareich. Andere Macrotheken dagegen umschließen in ihrem weiten Hohlraume nur kleine Zellen von gewöhnlichem Plasmagehalt. Bei

beiden Arten von Macrotheken kann man Zellen mit wohlkonservierten und tief gefärbten Chromatophoren beobachten.

Um die Bedeutung dieser Formen aufzuklären, bedarf es noch eingehender Untersuchungen, die bei dem spärlichen Auftreten der meisten Arten nicht leicht ausführbar sein werden.

Die mit der Bildung der Macrotheken verknüpfte, aber die Schale nicht berührende Teilung legt die Vermutung nahe, daß die Tochterzellen als nackte Individuen die Schale verlassen, und diese Vermutung wird durch einige Beobachtungen, die ich in Syracus machen konnte, sehr gestärkt. Bei der Besprechung der Schalen-erneuerung erwähnte ich eine sehr eigenartig gebaute Zelle, die in einer dreifachen Schale von *Pontosphaera huxleyi* eingeschlossen war und sich durch den Mangel von Chromatophoren sowie durch einen kleinen polar gelegenen ringförmigen Skelettkörper unbekannter Bedeutung auszeichnete. Genau hiermit übereinstimmende Zellen von  $4\ \mu$  Durchmesser fand ich nun aber freischwimmend (Taf. 4 Fig. 9). Ferner begegneten mir nackte Zellen, die zwei wandständige, große diatominfarbene Chromatophoren wie die normalen Individuen dieser Art, einen hinten gelegenen Kern und eine Vakuole enthielten, wenig über  $4\ \mu$  groß waren und ebenfalls einen ring- oder plattenförmigen Körper an dem der Vakuole und dem Kern gegenüberliegenden Pol trugen (Taf. 4 Fig. 8). Geißeln habe ich nicht gesehen; nach der Bewegungsart der Zellen müssen sie aber vorhanden sein. Endlich kommen kleine Individuen von *P. huxleyi* vor, die erst eine ganz geringe Anzahl von Coccolithen tragen (Taf. 4 Fig. 1), wo die Coccolithen unmittelbar der Zelloberfläche anliegen, ein sehr verschiedenes Lichtbrechungsvermögen zeigen und auf ihre Innenfläche, die dem Zellinnern zugewandt ist, je zwei kleine Tropfen stark lichtbrechender Substanz angelagert zeigen. Diese Zellen, die eine Geißel und zwei typische Chromatophoren besitzen, lassen, wie mir dünkt, keine andere Erklärung zu, als daß es ursprünglich nackte Individuen sind, die im Begriff stehen, eine erste Schale an der Zelloberfläche zu bilden. Sie waren größer als jene anderen, nackten Formen, ihr Durchmesser betrug  $6,5\ \mu$ .

Ist so aber nachgewiesen, daß von einer Art, für die Macrotheken noch gar nicht bekannt geworden sind, nackte Zustände vorkommen, so ist es sehr wahrscheinlich, daß einige oft in großer Zahl neben den Coccolithophoriden auftretende Phyto-Flagellaten nichts anderes sind als aus den Macrotheken hervorgegangene nackte Stadien derselben (Taf. 6 Fig. 70, 71). Form, Größe und Lage sowie Farbe der Chromatophoren, ihre Begleitung von Öltropfen, Kern, Vakuole.

der Besitz von ein oder zwei fadenförmigen Geißeln, ihre Länge und ihr Ursprung stimmen durchaus mit den Verhältnissen bei den schalentragenden Individuen der Coccolithophoriden überein. Ihre Größe beträgt 6,5—9  $\mu$ .

Auch in Gallert eingebettet finden sich ähnliche Zellen (Taf. 6 Fig. 72). Eine polständige kurze Geißel unduliert in der offenbar sehr dünnen Gallert langsam hin und her. Bald liegt nur eine Zelle im Mittelpunkt der großen Gallertkugel, bald zwei dicht nebeneinander liegende Zellen, ab und zu auch vier paarweise verteilte Zellen.

Erst Kulturversuche können entscheiden, ob die zwei zuletzt erwähnten Zellarten wirklich in genetischem Zusammenhange mit den Coccolithophoriden stehen, oder ob sie selbständigen Flagellatenformen angehören.

Zum Schluß will ich noch kurz zwei eigentümliche Formen schalentragender Coccolithophoriden erwähnen, über deren Bedeutung ich vollständig im Dunkeln geblieben bin. Es sind das kugelige oder gestreckt eiförmige Schalen, die aus gewöhnlichen Discolithen gebildet werden und eine Zelle mit diatominfarbenem Inhalte enthalten (Taf. 4 Fig. 55—57). Sie besitzen eine kleine Mündung, deren Rand aber zu einem an seinem Ursprunge niedergebogenem Rohre verlängert ist. Bei einem Exemplare war dieser Hals kurz, bei einem anderen aber sehr lang und breit. Ich habe nur im April und Mai einige Schalen beobachtet, von denen die Mehrzahl leer war. Einzelheiten über den Bau der Zelle konnte ich nicht ermitteln. Die Schalen waren 18—26  $\mu$  lang. Daß diese Formen aktive Zustände repräsentieren, ist wohl recht unwahrscheinlich. Ich bilde sie als „Phiolenform“ ab.

#### IV. Die Stellung der Coccolithophoriden im System.

Durch den Nachweis, daß die Coccolithophoriden während des aktiven Stadiums ein oder zwei polständige Geißeln tragen, ist ihre Zugehörigkeit zu den Mastigophoren BÜTSCHLI'S (BÜTSCHLI, Protozoen, BRONN'S Klassen und Ordnungen, 1883—87, Abt. 2) gesichert. Da sie ausnahmslos zu irgend einer Zeit ihres Lebens Chromatophoren besitzen, können sie nur zu den pflanzlichen Ordnungen dieser Klasse gestellt werden; die Peridinales (in SCHÜTT'S Abgrenzung auch die Pyrocystiden einschließend, 1896, ENGLER und PRANTL, Pflanzenfamilien, Teil I Abt. 1 b p. 1) sind durch die Furchenbildung am

Körper der aktiven Stadien, die eigenartige Stellung und Bewegung der Geißeln, die Ansbildung der Chomatophoren und der Zellmembran ohne nähere Verwandtschaft mit den hier vorliegenden Protophyten; die Silicoflagellaten, deren Stellung unter den Pflanzen überhaupt noch eine sehr unsichere ist, weichen durch ihr aus hohlen Kieselspangen gebildetes Skelet, sowie durch den ganzen Bau ihrer Zellmembran und des Zellinhaltes (1891, BORGERT in: Zeitschr. wissensch. Zoolog. Bd. 51) sehr erheblich von den Coccolithophoriden ab. Dagegen reihen die letzteren sich zwanglos in die dritte Ordnung: die Flagellaten (BÜTSCHLI's) ein. Vor allem ist bemerkenswert, daß die Teilung stets eine Längsteilung ist und Zellmembran und Hülle scharf von einander gesondert sind.

Die Flagellaten sind neuerdings (1900) für „Die natürlichen Pflanzenfamilien“ von ENGLER und PRANTL systematisch von SENN bearbeitet (Teil I Abt. 1 a) und in sieben Unterordnungen eingeteilt. Von diesen sind aber drei saprophytisch oder tierisch sich ernährend, chromatophorenlos und fallen für unsere Frage von vornherein fort (Pantostomatinen, Protomastiginen und Distomatinen). Auch unter den vier übrigen Unterordnungen weichen drei durch ihren Bau so wesentlich von den Coccolithophoriden ab, daß sie ebenfalls ausgeschieden werden müssen. Die Cryptomonadinen tragen ihre Geißeln nicht polständig, sondern unterhalb des Poles in einer Mulde, an welche nach dem Zellinnern zu eine schlundartige Bildung sich ansetzt. Die Chloromonadinen und diejenigen Eugleninen, welche überhaupt Chromatophoren besitzen, sind durch sehr zahlreiche kleine scheibenförmige Chromatophoren ausgezeichnet, die überdies stets grün gefärbt sind. Dazu kommt bei den Eugleninen eine hoch differenzierte Zellwand und ein kompliziertes System kontraktiver Vakuolen. Somit bleibt also nur die Unterordnung der Chrysomonadinen übrig, mit denen die Coccolithophoriden so nahe im Bau übereinstimmen, daß ihre Zugehörigkeit zu dieser Gruppe kaum zweifelhaft sein kann.

Die Chrysomonadinen besitzen zunächst ansichtslos 1—2 große plattenförmige gelbgefärbte Chromatophoren, die, meist in der Zweizahl vorhanden, dieselbe Lagerung zur Hauptachse der Zelle einnehmen, wie bei den Coccolithophoriden. Während der Farbenton dort ein gelbbrauner, dem Diatomin verwandter ist, fand ich hier allerdings alle Nuancen zwischen diatominfarbenen und rein grünen Platten. Aber es ist möglich, daß überall dort, wo das Grün hervortrat, ein Absterben der Zellen eingetreten war. Die Chrysomonadinen tragen ferner ein oder zwei polständige, im letzteren Falle dicht nebeneinander entspringende Geißeln und lagern als Stoffwechsel-

Produkte fettes Öl in ihren Zellen ab. Eine Reihe von Arten scheidet eine von der Zellmembran getrennte Schale ab, die ab und zu Körnchen und Plättchen aufgelagert enthält und besonders strukturiert sein kann. Bei *Hymenomonas* trägt die Schale in Essigsäure sich lösende Scheibchen, die also möglicherweise auch aus Kalk bestehen, aber ganz unregelmäßig und in weiten Abständen gelagert zu sein scheinen. Die Schalen der Chrysomonadinen sind entweder geschlossen und lassen die Geißeln durch eine Pore anstreten (*Chrysococcus*) oder besitzen eine weite polständige Öffnung. Bei der Teilung schnürt sich entweder die Zelle allein durch, oder die Schale wird gleichzeitig mitgeteilt, wie KLEBS bei *Hymenomonas* beobachtete (Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie Bd. 55, 1893, Taf. 18 Fig. 11f.). Auch hierin zeigen also Coccolithophoriden und die übrigen Chrysomonadinen eine bemerkenswerte Übereinstimmung. Dagegen ist es auffällig, daß der so häufig bei diesen auftretende und dem vorderen Rande des einen Chromatophors anliegende Augenfleck allen Coccolithophoriden fehlt. Viele Arten sind pelagisch; im Süßwasser kommen freischwimmende, gehäusetragende Arten, wie *Chrysococcus*, *Microglena*, *Hymenomonas* und *Mallomonas*, vor. Aus dem Meere ist bisher nur eine nackte Form *Phaeocystis* bekannt, die im ruhenden Zustande große Kolonien bildet. Bemerkenswert ist, daß auch Kettenbildung der aus der Längsteilung hervorgegangenen Individuen unter den Chrysomonadinen sich findet (*Chlorodesmus*).

Sonach haben wir die Coccolithophoriden als Chrysomonadinen zu betrachten, die anschließend dem Meere angehören und durch ihre eigenartig gebaute Kalkschale eine wohlbegrenzte Familie innerhalb der Unterordnung bilden.<sup>1)</sup> SENN teilt die Chrysomonadinen nach der Zahl und Länge der Geißeln in drei Familien; diese Einteilung ist aber sicher keine natürliche, da unter den Coccolithophoriden sowohl Arten mit ein wie mit zwei Geißeln vorkommen. KLEBS's Gruppen, die auf der Ausbildung der Hüllen beruhen, scheinen mir daher besser begründet (*Chr. nuda*, *membranata*, *loricata*). Es ergibt sich also folgende Stellung der Coccolithophoriden im System:

<sup>1)</sup> Wesentliche Lücken in der Kenntnis der Coccolithophoriden, die ihre Zugehörigkeit zu den Chrysomonadinen noch zweifelhaft erscheinen lassen könnten, sind 1. die Unkenntnis über die chemische Beschaffenheit der den Chromatophoren so konstant angelagerten Tropfen, die ich für fettes Öl angesehen habe, 2. die Unkenntnis über das Vorkommen von Lenkosin, einem für die Chrysomonadinen charakteristischen Stoffe unbekannter chemischer Natur.

Klasse: *Mastigophoren* (BÜTSCHLI).

Ordnung: *Flagellaten* (BÜTSCHLI).

Unterordnung: *Chryomonadina* (STEIN).

Gruppe: *Chrys. loricata* (KLEBS).

Familie: *Coccolithophoridae* (LOHMANN).

## V. Das System der Coccolithophoriden.

Nach dem Bau der Schalenelemente oder Coccolithen zerfallen die Coccolithophoriden in zwei große Gruppen: 1. *Syracosphaerinen*, deren Coccolithen undurchbohrt sind, und 2. *Coccolithophorinen*, deren Coccolithen durchbohrt sind. Der Bau der Zellen selbst ist so gleichartig, daß er gar keinen Anhalt, nicht einmal zu einer Unterscheidung der Gattungen abgeben kann. Die Zahl der Geißeln, auf die SENN zur Trennung der Genera Wert legt, ist zunächst viel zu schwer festzustellen, um als Kennzeichen zu gelten, und kann bei sonst weit von einander abweichenden Arten die gleiche (*Coccolithophora wallichi* und *Syracosphaera dentata* [Taf. 5 Fig. 59, Taf. 4 Fig. 24]), aber auch bei einander übrigens sehr nahe stehenden Formen verschieden sein (*Syracosphaera pulchra* und *mediterranea* [Taf. 4 Fig. 36, 32]). Die Entwicklungs- und Fortpflanzungsvorgänge werden sehr wahrscheinlich später bessere Merkmale für die Einteilung der Familie ergeben, vorläufig ist aber viel zu wenig darüber bekannt. Somit bleibt nur der Schalenbau als Grundlage einer Einteilung verwendbar. Die Form der Schale ist etwas sehr wechselndes (*Coccolithophora wallichi* und *Syracosphaera pulchra* z. B. [Taf. 5 Fig. 58, 59, Taf. 4 Fig. 36, 33]) und nur die Ausbildung des Geißelpoles bietet konstante Merkmale, wenn man die Macrotheken ausnimmt. Dagegen ist die Form und der Bau der Coccolithen für jede Art charakteristisch und die weiter oben (pag. 113—114) gegebene Einteilung dieser Schalenelemente, giebt zugleich die bis jetzt natürlichste Einteilung der ganzen Familie.

### I. Unterfamilie: *Syracosphaerinae*.

Schale aus undurchbohrten Coccolithen gebildet, die bald einfach scheibenförmig gestaltet sind, bald durch wandartige Erhebung des Randes die Gestalt von Näpfen, Bechern oder Mützen erhalten.

Undurchbohrte Coccolithen sind zuerst in erkennbarer Weise von HUXLEY 1868 (15) beschrieben und abgebildet; es sind napf- oder mützenförmige Coccolithen von 2,5—9,5  $\mu$  Länge, die er ebenso wie alle anderen Coccolithen für Skeletteile des *Bathybius* hielt. Vielleicht hat er auch bereits in Fig. 7a eine vollständige Schale einer *Syracosphaerina* abgebildet, da der Rand der Coccolithen an derselben wulstig vorspringt und nicht wie bei den *Coccosphaerinen* dünn ausläuft und in den Schalenriss verstreicht. Doch stellt HUXLEY selbst dies Exemplar zu den Schalen mit durchbohrten Coccolithen. Was HAECKEL 1870 (20) als „monodiske“ Coccolithen aus dem *Bathybius* beschreibt und abbildet, sind wahrscheinlich fast alles auseinander gefallene Platten von Placolithen (amphidiske Coccolithen HAECKEL'S); doch vergleicht er manche Formen sehr treffend mit einem „Blumentopf-Untersatze“. Auch HAECKEL hat also napf- oder mützenförmige Coccolithen beobachtet. Außerdem zeichnet er aber noch einfach scheibenförmige Coccolithen mit wulstig verdicktem Rande und centralem Buckel (Fig. 46), die sehr den Coccolithen einiger Arten der Gattung *Syracosphaera* gleichen. Endlich bildet SCHWARZ 1894 einige als *Coccolithus oceanicus* bezeichnete Coccolithen aus dem englischen Lias ab (Fig. 8 u. 9), die einfach scheibenförmige undurchbohrte Coccolithen darzustellen scheinen (35).

Sonst habe ich keine sicheren Angaben über undurchbohrte Coccolithen gefunden. Meist sind sie offenbar für Bruchstücke von Placolithen gehalten. MURRAY und BLACKMAN leugneten 1898 geradezu die Existenz von solch einfachen Coccolithen und erkannten nur die aus zwei Platten und einem Verbindungsstück bestehenden Placolithen und die Rhabdolithen als wahre Coccolithen an (42).

Eigentümlich ist die Größe der im Tiefseeschlamm gefundenen undurchbohrten Coccolithen. HAECKEL'S Zeichnungen lassen auf eine Größe von 12,5—13,5  $\mu$  schließen; HUXLEY giebt als Durchschnittsgröße 5—6  $\mu$ , als Ausnahme eine Länge von 2,5 oder 9,5  $\mu$  an.

Nach der Ausbildung des Geißelpoles der Schale und der Form der Coccolithen lassen sich folgende Gattungen unterscheiden:

- Geißelpol der Schale auch im aktiven Stadium von Coccolithen bedeckt; Geißeln treten durch eine Pore nach außen . . . 1.
- Geißelpol im aktiven Stadium frei von Coccolithen und meist mit weiter Mündung, zu der die Geißeln heraustreten . . . 2.

- Alle Coccolithen von gleicher Form, scheiben- oder napfförmig  
 1. Gen.: *Pontosphaera* n. g.
1. In einer ringförmigen Zone haben die Coccolithen eine ganz abweichende Form, indem sie zu großen Kelchen umgewandelt sind . . . . . 2. Gen.: *Scyphosphaera* n. g.
- Coccolithen scheiben- oder napfförmig, im letzteren Falle mit der Öffnung nach außen gerichtet: 3. Gen.: *Syracosphaera* n. g.
2. Coccolithen napfförmig, aber mit der Öffnung der Zelle zugewandt, mit dem leicht gewölbten Boden nach außen gerichtet (mützenförmige Coccol.): . . . . . 4. Gen.: *Calyptrosphaera* n. g.

1. Gen.: *Pontosphaera* nov. g.

Geißelpolder der Schale von Coccolithen bedeckt, ohne Mündung. Die Geißel tritt durch eine Pore nach außen. Die Coccolithen sind meist scheibenförmig mit verdicktem Rande, selten napfförmig; im letzteren Falle liegen sie aber immer mit ihrer Fläche der Schalenmembran auf. Die Zelle enthält 1–2 große, plattenförmige Chromatophoren. Soweit beobachtet, ist stets nur eine Geißel vorhanden. — Die Schalenneubildung unter Degeneration der alten Schale ist eine sehr lebhaft, so daß Individuen mit zwei oder drei Schalen nicht gerade selten sind.

Coccolithen weit von einander entfernt, elliptische Scheiben mit stark wulstig vorspringendem Rande bildend

1. *P. huxleyi* n. sp.

Coccolithen einander sehr genähert, meist sich berührend; ihr Rand nie wulstig vorspringend . . . . . 1.

1. Coccolithen durch wandartige Erhöhung des Randes napfförmig; die Schale erscheint daher sehr dick . . . . . 2.
- Coccolithen flach scheibenförmig, Schale sehr dünn . . . . . 3.
2. Coccolithen groß, sämtlich ohne centrales Stäbchen; Schale von 15–30  $\mu$  Durchmesser . . . . . 2. *P. syracusana* n. sp.
- Coccolithen klein, drei oder vier mit centralem Stäbchen, das aber nur wenig aus dem Napfe hervorschaut; Schale von 11–14  $\mu$  Durchmesser . . . . . 3. *P. haeckeli* n. sp.
3. Ein Teil der Coccolithen mit stäbchenartigem Fortsatz, der frei über die Schale hervorragt, 4. *P. pellucida* n. sp.
- Alle Coccolithen ohne Fortsatz . . . . . 5. *P. inermis* n. sp.

1. *P. huxleyi* nov. sp. (Taf. 4 Fig. 1—9, Taf. 6 Fig. 69).

Coccolithen weit von einander abstehend, elliptische Scheiben mit stark wulstig verdicktem Rande bildend und daher über das Niveau der Schalenmembran vorspringend. Schale kugelig. Die Zelle enthält zwei grüngelbe, plattenförmige Chromatophoren und eine Geißel, die den Durchmesser der Zelle etwa um die Hälfte an Länge übertrifft. Durchmesser der Schale 5—10  $\mu$ , Coccolithen 2,3—2,7  $\mu$  lang. — Vor Syracus. — Oktober bis Mai. — Häufigste Art.

HUXLEY hat 1868 (16) eine Coccolithophoride aus dem Tiefseeschlamm abgebildet, die große Ähnlichkeit mit dieser Art hat (Tab. 4 Fig. 7a). Der Durchmesser der Schale, auf der die ovalen Coccolithen wulstig vorspringen, beträgt 5,5  $\mu$ . In der Beschreibung stellt HUXLEY die Form allerdings zu den Coccusphaeren mit Cyatholithen, aber die Zeichnung spricht durchaus gegen diese Zusammenstellung. Ich habe die Art daher nach HUXLEY benannt.

Von dieser Art, welche im Mittelmeer die häufigste Coccolithophoride ist, findet man nicht selten Individuen, die in Schalenneubildung begriffen sind. Die alte Schale, unter der die neue sich anlegt, geht dabei nur sehr langsam zu Grunde und bleibt lange auf der neuen Schale liegen. Daher kommen Individuen mit zwei, drei und vier übereinander liegenden Schalen vor, bei denen die Geißel alle Schalen durchbohrt und wie bei normalen Exemplaren frei unduliert. Dadurch, daß die alten Schalen an zwei gegenüberliegenden Punkten weiter als sonst sich abheben, entstehen eigentümlich gestreckte spindelförmige Schalenkomplexe. — Teilungen habe ich trotz der Häufigkeit der Art sehr spärlich gesehen und immer nur solche Teilungen, bei denen auch die Schale sich mit durchschnürt. Ketten aus mehr als zwei Individuen bestehend sind mir nicht begegnet. — Macrotheken unbekannt. — Die erste Anlage der Schale findet auf der Zellmembran selbst statt; die Zahl der Coccolithen ist anfangs nur gering und nimmt allmählich zu. — Während der abnorm gesteigerten Schalenneubildungen, die zu drei- und vierfachen Schaleneinschlüssen führen, sind keine Chromatophoren im Zelleibe wahrzunehmen, der ganze Inhalt ist feinkörnig und grünlich. Vielleicht stellen diese Zustände daher Vorbereitungen zu inaktiven Stadien dar.

2. *P. syracusana* nov. sp. (Taf. 4 Fig. 10).

Coccolithen einander berührend, durch wandartige Erhöhung des Randes napfförmig, elliptisch, 10—15  $\mu$  lang und ca. 3  $\mu$  hoch. Schale kugelig, 15—30  $\mu$  Durchmesser. Zellinhalt in keinem Falle gut erhalten. — Vor Syracus. — Dezember, Februar. — Selten.

Vielleicht gehören dieser Art die Coccolithen an, welche HAECKEL 1870 beschrieb und mit Blumentopf-Untersätzen verglich; sie sind

12,5—13,5  $\mu$  lang und fanden sich in dem Tiefseeschlamm aus dem Nordatlantischen Ocean (20).

3. *P. haeckeli* nov. sp. (Taf. 4 Fig. 14, 15 a, 15 b).

Ganze Schale allseitig von Coccolithen bedeckt; letztere napfförmig von elliptischem Umriß, sehr zart; sie berühren einander nicht, stehen aber doch dicht zusammen; mit dem Boden liegen sie der Schalenmembran auf, ihre Mündung ist nach aussen gerichtet. Bei einigen Coccolithen (3 oder 4) erhebt sich aus dem Grunde des Napfes ein feines solides Stäbchen, das aber nur eben den Rand der Öffnung überragt und daher leicht übersehen wird. Die Coccolithen sind 2,5—3,0  $\mu$  lang. Zu einer Pore tritt eine lange, feine Geißel durch die Schale hindurch von etwa 2,5—3facher Länge des Schalendurchmessers. Der Zelleib schließt zwei große, gelbgrüne Chromatophoren mit je einem stark lichtbrechenden Körper ein. Durchmesser der Schale 11—14,5  $\mu$ . — Bei Syracus. — Fehrnar und März.

Bei dem am besten erhaltenen Exemplare, dessen Geißel noch lebhaft während der Beobachtung unduliert, nahmen die stäbchentragenden Coccolithen den geißellosen Pol der Zelle ein, während die beiden großen Chromatophoren sich um die Hauptachse der Zelle gruppierten. Nahe dem geißellosen Pole lag in dem farblosen Plasma ein dunkler Körper unbekannter Natur, der in Säuren sich nicht löste (Excretkörper).

4. *P. pellucida* nov. sp. (Taf. 4 Fig. 16—18, 20).

Ganze Schale allseitig von flachen, elliptischen Coccolithen bedeckt, die sich mit ihren Rändern berühren; da sie aber im Verhältnis zur Schale sehr groß sind (2,5—3,0  $\mu$  lang), so bleiben zwischen ihnen Lücken, in denen die Schalenmembran bloßliegt. Durch eine größere Zahl von soliden Stäbchen (sieben wurden gezählt) ist ein Pol der Schale ausgezeichnet. Die Zelle schließt zwei große gelbgrüne Chromatophoren ein. Durchmesser der Schale 6½  $\mu$ . — Vor Syracus. — März, April.

Bei einem Exemplar, dessen Chromatophoren noch unverändert waren, so daß die Hauptachse der Zelle leicht bestimmt werden konnte, befanden sich die stäbchentragenden Coccolithen an dem einen Pole. Da aber keine Geißel mehr erhalten war, ließ sich nicht erkennen, ob dies der geißeltragende oder geißellose Pol ist.

Wie bei *P. huxleyi* kommt auch hier nicht selten eine Schalenneubildung vor, bei der aber die alte Schale weit von der neuen abgehoben, gedehnt und völlig verändert wird, so daß ihre Coccolithen zu ganz blassen großen Schnppen umgewandelt werden. Auch bei *P. pellucida* tritt die Geißel durch beide Schalen hindurch nach außen; die Chromatophoren sind während der Neubildung der Schale wohl erhalten.

5. *P. inermis* nov. sp. (Taf. 4 Fig. 11—13).

Ganze Schale allseitig von flachen, elliptischen Coccolithen bedeckt, die durch kleine Abstände von einander getrennt sind. Durch eine Pore tritt die Geißel

nach außen, die etwa  $1\frac{1}{2}$  mal so lang ist wie der Schalendurchmesser. Zwei große diatominfarbene Chromatophoren in der charakteristischen Lagerung zur Hauptachse mit je einem stark lichtbrechenden Körper. Nahe dem gefüßlosen Pole ein Kern. Durchmesser der Schale 6,5–7,0  $\mu$ ; Länge der Coccolithen 2,0  $\mu$ . — Vor Syracus. — März. — Vereinzelt.

Die Vorgänge der Schalenneubildung und der Degeneration der alten Schale sind dieselben wie bei der vorigen Art.

## 2. Gen.: *Scyphosphaera* nov. gen.

Schale kugelig, rings von Coccolithen bekleidet, ohne Schalenmündung. Einige Coccolithen sind durch abnorme Entwicklung des Randes zu großen becherförmigen Anhängen umgebildet, die wie Gehäuse irgend eines Parasiten auf der Schale aufsitzen, aber Schwebapparate darstellen.

### 1. *Sc. apsteini* n. sp. (Taf. 4 Fig. 26–30).

Die becherförmigen Coccolithen stehen in einem größten Kreise angeordnet; oft ist der Kreis nicht geschlossen, fast immer sind die Becher von sehr verschiedener Größe. Schalendurchmesser ohne die Becher 12–23  $\mu$ , mit Kelchen 34,5–46  $\mu$ ; einfache Coccolithen oval, mit leicht verdicktem Rande 8,5  $\mu$  lang, doch an ein und derselben Schale oft von sehr wechselnder Größe. — Vor Syracus — Oktober, Februar. — Spärlich. — Ein Exemplar fand sich auch in den Fängen der Plankton-Expedition aus dem Süd-Äquatorialstrom zwischen Fernando Noronha und Pará.

Von dieser höchst merkwürdigen Art habe ich kein einziges lebensfrisches Exemplar gefunden. Der Zellinhalt war stets zerfallen und ließ Einzelheiten nicht mehr erkennen. In einem Falle war er deutlich grünlich. Daß die der Schale aufsitzenden Becher Coccolithen sind, geht daraus hervor, daß sie vollständig die Stelle von Coccolithen auf der Schalenmembran einnehmen; löst man einen Becher ab, so sieht man dort, wo er gesessen, eine Lücke in der Coccolithenbekleidung der Schale; es stimmt ferner die Größe der Bodenfläche der Becher mit der der übrigen Coccolithen, und endlich sind stets sämtliche Becher leer, was nicht der Fall sein würde, wenn es Gehäuse von Parasiten wären. Ihre Anordnung ist endlich stets eine genau ringförmige; sie muß also in dem Bau der Schale oder besser der Zelle selbst begündet sein. Die Wand der Becher ist ziemlich dick und mit Reihen vertiefter Punkte zierlich strukturiert. Im Mittelpunkt der Bodenfläche ist oft ein leichter Buckel sichtbar. Die Bedeutung dieser Bechercoccolithen für das Leben der Pflanze kann kaum eine andere sein als die von Schwebapparaten. Auch ist eine Symmetrie in ihrer Anordnung nicht zu verkennen, wie die Fig. 26, 27, 29 zeigen.

3. Gen.: *Syracosphaera* nov. g.

Geißelpol der Schale ohne Coccolithen und meist mit weiter Mündung zum Durchtritt der Geißeln. Coccolithen scheiben- oder napfförmig, im letzteren Falle jedoch stets mit dem Boden der Schalenmembran aufliegend. Zelle mit zwei plattenförmigen, grünen, gelbgünen oder diatominfarbenen Chromatophoren und ein oder zwei Geißeln.

## Übersicht der Arten:

- Alle Coccolithen oder wenigstens ein Teil derselben, meist die des Geißelpoles, mit Stabfortsatz . . . . . 1.  
 Alle Coccolithen ohne Stabfortsatz, höchstens mit Buckel . . 3.
1. { Alle Coccolithen wenigstens mit kurzen Stachelfortsätzen, so daß die ganze Schale mit kleinen Stacheln bedeckt erscheint; am Geißelpol sind die Fortsätze länger, stabartig  
     1. *S. spinosa* n. sp.  
     Nur die Coccolithen, welche das Polfeld umstehen, mit Stäbchen, 2.
2. { Die Stäbchen auf den Coccolithen sind kurze Stifte, viel kürzer als die Coccolithen lang sind . 2. *S. mediterranea* n. sp.  
     Die Stäbchen sind kräftige Stäbchen, die mindestens so lang wie die Coccolithen sind . . 3. *S. pulchra* n. sp.
3. { Schale dünn und blaß; Mündung glattrandig, ihr Rand oft etwas nach innen gebogen . . . 4. *S. tennis* n. sp.  
     Schale sehr kräftig und dick . . . . . 4.
4. { Coccolithen mit unregelmäßigen Contouren, nur unvollkommen von einander zu trennen, da sie mit den Rändern teilweise verschmolzen sind; Mündung gewöhnlich mit kurzen dreiseitigen Zähnen . . . . . 5. *S. dentata* n. sp.  
     Coccolithen mit glatten, scharfen Contouren, sehr schmal und lang, von enormer Dicke; Mündung ohne Zähne  
     6. *S. robusta* n. sp.

1. *S. spinosa* nov. sp. (Taf. 5 Fig. 42, 42a).

Geißelpol mit Mündung in der Schale; alle Coccolithen tragen einen centralen Buckel von solcher Stärke, daß die ganze Schale durch dieselben mit kleinen Dornen oder Stacheln bedeckt erscheint. Im Umkreise der Mündung sind die Buckel zu kleinen Stäbchen ausgezogen. Die Coccolithen sind elliptisch und dicht zusammen gelagert. Die Zelle enthält zwei große gelbgrüne Chromatophoren. Durchmesser der Schale 8–9,5  $\mu$ . Coccolithen ca. 1  $\mu$  lang. — Bei Syracus. — April. — Spärlich.

2. *S. mediterranea* nov. sp. (Taf. 4 Fig. 31, 31a, 32).

Schale mit Mündung am Geißelpol; Coccolithen elliptisch, groß, einfach scheibenförmig mit schwacher centraler Verdickung und leicht verdicktem Rande. Die die Mündung begrenzenden Coccolithen tragen ein kurzes Stübchen, das kürzer ist als die Coccolithen lang sind. Die Zelle besitzt zwei am Geißelpol dicht nebeneinander entspringende Geißeln, die 2–3 mal länger sind als der Durchmesser der Schale. Ob ein oder zwei Chromatophoren vorhanden sind, habe ich nicht entscheiden können; es schien mir, als ob nur ein großer, schalenförmiger Chromatophor in der Zelle läge. Durchmesser der Schale 13–16  $\mu$ , Coccolithen ca. 3  $\mu$  lang. — Bei Syracus. — Oktober bis März. — Nicht selten.

3. *S. pulchra* nov. sp. (Taf. 4 Fig. 33, 36, 36a u. b, 37).

Schale kugelig bis birnförmig; Geißelpol coccolithenfrei, aber ohne Mündung; Coccolithen groß, elliptisch mit vorstehendem Rande und centralem Buckel, bis zu 4,5  $\mu$  lang; die den Geißelpol begrenzenden Coccolithen stoßen meist nicht dicht aneinander und tragen ein centrales solides Stübchen, das wenigstens so lang wie die Coccolithenscheibe ist. Die am Pol entspringende Geißel ist kaum so lang wie der Durchmesser der Schale; der Zelleib enthält zwei große gelbgrüne oder grüne Chromatophoren. Durchmesser resp. Länge der Schale 9–26  $\mu$ . — Bei Syracus. — Oktober bis Mai. — Vereinzelt.

4. *S. tenuis* nov. sp. (Taf. 5 Fig. 38–41, 41a u. b).

Schale kugelig oder leicht eiförmig; Wand der Schale dünn und die Coccolithen zwar im optischen Schnitt scharf von einander getrennt, aber in der Aufsicht schwer sichtbar, elliptisch; hier und da scheinen feine Poren zwischen den Coccolithen zu stehen. Am Geißelpol weite Öffnung mit leicht eingezogenem glatten Rande. Im Zelleib fällt meist der dunkle Inhalt einer großen Vakuole (v.) in die Augen; oft ist derselbe rötlich gefärbt und stets unlöslich in Essigsäure; nach der plötzlichen Entleerung der Vakuole, die dem Geißelpole diametral gegenüber liegt, bleibt der feste und geformte Inhalt zurück; so lange die Vakuole Flüssigkeit enthält, rotieren die Körper in ihr. Ein oder zwei plattenförmige gelbgrüne Chromatophoren. Durchmesser der Schale 11  $\mu$ . — Macrotheka geschlossen, eiförmig, mit von Pol zu Pol laufender Rippe. Zelle füllt die Schale aus (Taf. 5 Fig. 41). — Bei Syracus. — März und April. — Vereinzelt.

5. *S. dentata* nov. sp. (Taf. 4 Fig. 21–25).

Schale kugelig oder leicht eiförmig, sehr dick, oft mit gelblichem Glanze; die Coccolithen sind unregelmäßig elliptisch, mit centralem länglichen Buckel und wulstigem Rande, der an den Berührungspunkten mit den Nachbarcoccolithen ohne Grenze mit deren Rändern verschmilzt. Bei schwacher Vergrößerung macht die Schale daher leicht den Eindruck, als ob sie mit einem unregelmäßigen Netzwerk feiner Runzeln bedeckt wäre. Am Geißelpol ist die Schale von einer ovalen Mündung durchbrochen, deren Saum mit 7–11 stumpf-dreieckigen Zähnen besetzt ist. Zu ihr treten eine oder zwei Geißeln heraus, die etwa um  $\frac{1}{2}$  länger sind als die Hauptachse der Schale. Im Zelleibe liegen zwei große, plattenförmige, gelbgrün bis diatominfarbene Chromatophoren und oft dunkle Excretkörperchen. Durchmesser der Schale 5–17  $\mu$ . — Es wurden bei dieser Art zwei Arten der Teilung beobachtet: 1. Teilung von Zelle und Schale (Taf. 4 Fig. 21), wodurch zwei mit der Schale noch in einem Punkte zusammenhängende Individuen entstehen; die Teilung

beginnt am Geißelpol oder in dessen Nähe und schreitet nach hinten vor; zuletzt sind beide Schalen noch nahe dem aboralen Pole mit einander verbunden. Die Individuen, die sich so teilten, waren  $9 \mu$  lang und von normaler Gestalt. 2. Teilung allein der Zelle innerhalb einer sehr großen und gestreckten Schale (Macrotheka) von  $13-17 \mu$  Länge (Taf. 4 Fig. 25). Auch hier fällt die Teilungsebene in die Längsachse der Zelle; Geißel und Chromatophoren teilen sich. Diese Teilungsart wurde zweimal beobachtet. — Bei Syracus. — Januar bis Mai. — Zeitweise häufig.

#### 6. *S. robusta* nov. sp. (Taf. 4 Fig. 34, 35).

Schale kugelig, am Geißelpol leicht kegelförmig vorgezogen, von außerordentlicher Dicke. Coccolithen sehr schmal und lang ( $2-3 \mu$  lang). Die Dicke der Schale hindert die Untersuchung des Zellinhaltes sehr. Nach Auflösung derselben mit Essigsäure blieb nur eine grün gefärbte Zellmasse zurück, an der Einzelheiten nicht mehr erkennbar waren. Schalendurchmesser  $11 \mu$ .

#### 4. Gen.: *Calyptosphaera* nov. gen.

Die Schale wird aus dicht gelagerten, undurchbohrten Coccolithen von Napfform zusammengesetzt, und zwar sind die Coccolithen so orientiert, daß der Boden außen, die Mündung innen liegt. Das Gehäuse ist im aktiven Stadium mit einer polständigen Mündung versehen. Die Macrotheken sind geschlossen. Von der Zelle ist nur bekannt, daß sie zwei grünlichgelbe oder diatominfarbene plattenförmige große Chromatophoren besitzt, von denen ein jeder wenigstens einen stark lichtbrechenden kugeligen Körper angelagert enthält.

#### Übersicht der Arten:

Schale kugelig,  $17-21.5 \mu$  i. Durchm.: 1. *C. globosa* nov. sp.

Schale gestreckt eiförmig oder birnförmig,  $17-28 \mu$  lang:

2. *C. oblonga* nov. sp.

#### 1. *C. globosa* nov. sp. (Taf. 5 Fig. 53, 53a, 54).

Coccolithen sind hoch napfförmig, mit leicht vorgewölbtem Boden, der einen länglichen Buckel trägt; meist sind sie dicht aneinander gelagert. Ihre Länge beträgt  $2-3 \mu$ , ihre Höhe  $1.5-2.5 \mu$ . Ein abnorm großer Coccolith einer geschlossenen Schale war aber  $8\frac{1}{2} \mu$  lang. Schale kugelig. Macrotheke eiförmig. — Vor Syracus. — März und April. — Spärlich.

#### 2. *C. oblonga* nov. sp. (Taf. 5 Fig. 43-46).

Coccolithen wie bei der vorigen Art, aber etwas kleiner,  $1.7-2.0 \mu$  lang. Auch die abnormen Coccolithen sind nur  $4.5 \mu$  lang. Schale  $17-28 \mu$  lang, immer gestreckt, aber in der Form sehr variabel. Auch die Macrotheken sehr gestreckt. — Vor Syracus. — November, Dezember, März, April. — Spärlich.

II. Unterfamilie: **Coccolithophorinae.**

Die Basalplatte der Coccolithen ist stets durchbohrt, und zwar erhebt sich von der äußeren Mündungsstelle der Pore ein kürzeres oder längeres Röhrenstück. Dieses ist an seinem distalen Ende sehr verschieden ausgebildet und liefert dadurch wie durch seine Länge gute Gattungsecharaktere. Im einfachsten Falle ist es kurz und distal nur mit wulstig verdicktem Rande versehen (Umbilicosphaera [Taf. 5 Fig. 66a]), oder das kurze Röhrenstück ist an seinem äußeren Rande mit so breitem Saum versehen, daß eine äußere, die Basalplatte des Coccolithen an Umfang überragende zweite Platte gebildet wird und der ganze Coccolith die Form eines Manschettenknopfes erhält (Coccolithophora [Taf. 5 Fig. 64]); oder endlich das Röhrenstück ist sehr lang und an seinem distalen Ende weichen die Mündungsänder wie bei einer Trompete aneinander (Discosphaera [Taf. 5 Fig. 49, 50]) oder neigen sich bis auf eine Pore zu einem abgerundeten Endteil zusammen (Rhabdosphaera [Taf. 5 Fig. 51]). Wie bei den Syracosphaerinen liegen die Coccolithen einer nicht in Säure löslichen Schalenmembran auf, und wie dort die ganzen Coccolithen stoßen hier die Basalscheiben derselben mit ihren Rändern aneinander, während die Erweiterungen des Mündungsrandes der Röhrenstücke sich gegenseitig mit ihren Rändern decken können. Der Bau des Zelleibes weicht in nichts von dem der Syracosphaerinen ab. Chromatophoren, Vakuole, Kern und Geißel finden sich auch hier. Die Schale ist meist kugelig und ringsum gleichmäßig mit Coccolithen bedeckt, doch kommen auch Individuen vor, bei denen am Geißelpole eine weite Öffnung die Schale durchbricht. Von Teilungen sind dieselben zwei Modi wie bei den Syracosphaerinen beobachtet. Dagegen wurden Schalenbildungen nicht gesehen.

## Übersicht der Gattungen:

Coccolithen aus Basalscheibe, kurzem Röhrenstück und äußerer Scheibe gebildet (Manschettenknopfform, Placolithen):

1. Gen.: *Coccolithophora* n. g.

Coccolithen nur aus Basalscheibe und Röhrenstück gebildet: 1.

- |    |  |  |  |
|----|--|--|--|
| 1. |  | Röhrenstück ganz kurz, distaler Mündungsrand wulstig verdickt: | 2. Gen.: <i>Umbilicosphaera</i> n. g.  |
|    |  | Röhrenstück lang, stabförmig (Rhabdosphaerales HAECKEL):       | 2.                                     |
| 2. |  | Röhrenstück distal trompetenförmig erweitert:                  | 3. Gen.: <i>Discosphaera</i> HAECKEL.  |
|    |  | Röhrenstück distal nicht erweitert:                            | 4. Gen.: <i>Rhabdosphaera</i> HAECKEL. |

1. Gen.: **Coccolithophora** LOHMANN.

1877. *Coccosphaera* (von *Coccosphaera* PERTY, 1852<sup>1)</sup>, WALLICH in: *Ann. Mag. Nat. Hist.* ser. 4 vol. 19 p. 348. | 1861. *Coccosphaeres*, WALLICH in: *ead. loc.* ser. 3 v. 8 p. 53. | 1871. *Melobesia* (für die Coccolithen, die als selbständige Algenzellen angesehen wurden, deren Sporangium die Coccosphaeren bilden sollten), CARTER in: *Ann. Mag. Nat. Hist.* ser. 4 v. 7 p. 184—188. | 1894. *Coccolithus*, SCHWARZ in: *ead. loc.* ser. 6 v. 14 p. 345. | 1894. *Cyathosphaera*, HAECKEL in: *Systemat. Phylogenie.* v. 1 p. 111.

Coccolithophorinen mit Placolithen. Die Schale ist meist kugelig und allseitig von Coccolithen bedeckt; doch sind von zwei Arten auch eiförmige Schalen bekannt, deren einer Pol von einer weiten Mündung durchbrochen ist. Zu ihr tritt bei *C. wallichi* eine lange Geißel heraus. Kugelige und gestreckte Formen stimmen bei der von mir genauer untersuchten Art des Mittelmeeres im übrigen vollständig überein, selbst die Schalenmündung kehrt bei den kugeligen Individuen wieder. — Auf die Gestalt allein kann also eine Artunterscheidung nicht begründet werden. Andererseits besitzt sicher die Mehrzahl der kugeligen Individuen keine Schalenmündung. Wir werden daher hier zwei verschiedene Zustände annehmen müssen, die sich durch den Mangel oder den Besitz einer Schalenmündung unterscheiden und vielleicht mit dem aktiven und ruhenden Stadium der *Syracosphaerinen* (sfr. *Calyptrorphaera oblonga*) zusammenfallen. Bis jetzt hat man nur die gleichzeitige Teilung von Schale und Zelle beobachtet. Der Zelleib enthält zwei, vielleicht ausnahmsweise auch vier große plattenförmige, grüne bis grüngelbe Chromatophoren.

## Übersicht der Arten:

Coccolithen kreisrund, mit einfacher runder Pore:

1. *C. leptopora* MURR. u. BLACKM.

Coccolithen länglich, elliptisch, mit schmaler, zuweilen durch eine Leiste geteilter Pore . . . . . 1.

Coccolithen unregelmäßig elliptisch; Pore von eigentümlich gewundenem Querschnitt mit seitlich in das Lumen vorspringendem Zahn . . . . . 2. *C. wallichi* nov. sp.

Coccolithen regelmäßig elliptisch; Pore von regelmäßig elliptischem Querschnitt, ab und zu durch eine Querwand in zwei Poren geteilt . . . . . 3. *C. pelagica* WALLICH.

1. *C. leptopora* (MURR. u. BLACKM.) LOHM. (Taf. 5 Fig. 52, 61—64).

<sup>1)</sup> PERTY, Zur Kenntnis kleinster Lebensformen, Bern, p. 104, taf. 16 fig. 1.

C. 1. 1898. MURRAY und BLACKMAN in: *Philosoph. Trans. Royal Soc. London.* v. 190 ser. B p. 430—432, 439, Taf. 15 Fig. 1, 5, 3, 5a. | 1868. *Coccospheres* pro part. HUXLEY in: *Journ. microsc. Sc., new. ser.* v. 8 p. 208—210, Taf. 4 Fig. 6c, 7a. | 1870. *Coccosphaeren* pro part. HAECKEL in: *Jen. Z. Naturw.* v. 5 p. 516—517. Taf. 17 Fig. 52. | 1877. *Coccosphaera pelagica* (irritümlich), WALLICH in: *Ann. Mag. Nat. Hist.* ser. 4 v. 19. Taf. 17 Fig. 8 (als *Coccolith* von C. pelag. abgebildet). | 1885. „*Coccospheres*“ ohne Bezeichnung des Autors in: *Challenger Report, Narrat.* v. 1 part 2. Taf. N. Fig. 3 (*Globigerinenschlamm*). | 1891. *Coccospheres*, J. MURRAY und RENARD in: *Challenger Report, Deep-Sea Deposits.* p. 257—258. Taf. 11 Fig. 3. | 1897. „*Coccosphere*“, G. MURRAY und BLACKMAN in: *Nature.* p. 510—511 Fig. 2A).

Schale kugelig, 14—26  $\mu$  Durchmesser; Coccolithen in der Ansicht rund mit centraler runder Pore, die äußere Platte ist fein gestreift. 3—10  $\mu$  Durchmesser. Die Coccolithen decken sich gegenseitig mit ihren Rändern. Ein großer, bandförmiger, zusammengebogener Chromatophor von gelbgrüner oder grüner Färbung, der, wie es scheint, sehr leicht in zwei Hälften zerfällt, liegt der Wand der Zelle an. Eine Geißel wurde nicht beobachtet. Einmal traf ich zwei Zellen in Kettenbildung, die Teilung war bereits so gut wie vollendet, doch hingen beide Individuen noch sehr fest mit dem Berührungspunkte ihrer Schalen zusammen. Die Zellen selbst hatten sich weit von einander entfernt. MURRAY und BLACKMAN zeichneten bereits 1898 (41) eine Kette von vier Individuen ab, die in der arabischen See gefunden war. In einem Exemplare, das zwischen Schale und Zellwand eine feine Gallert(?) Schicht von 6  $\mu$  Dicke ausgeschieden hatte, war im Centrum der Zelle ein vollständiger Coccolith ausgeschieden; die Flächen seiner beiden Scheiben waren den seitlichen Teilen der Chromatophoren zugewandt; er hatte die volle Größe der die Schale bildenden Coccolithen (8  $\mu$  lang) und trat nach der Auflösung der letzteren durch Essigsäure eine Zeit lang sehr deutlich hervor, bis auch er sich auflöste. — Pelagisch im Atlantischen Ocean und im Mittelmeer; außerdem im Globigerinenschlamm des Atlantischen und Pazifischen Oceans — Bei Syracus vom Oktober bis Mai beobachtet. — Zeitweise nicht selten.

## 2. *C. wallichi* nov. sp. (Taf. 5 Fig. 58, 58 b, 59, 60).

Schale kugelig oder gestreckt oval, im aktiven Stadium mit weiter Öffnung am Geißelpol, 19,5—27  $\mu$  lang. Coccolithen in der Aufsicht von schief elliptischer Form und mit langer, schmaler Durchbrechung, die einen gewundenen Querschnitt zeigt und ab und zu in zwei schräg zu einander gestellte Poren zerteilt ist. Die Coccolithen sind eng zusammengelagert, überdecken sich aber nur wenig und sind bei den gestreckten Schalen in deutlich spiralig verlaufenden Reihen angeordnet. Ihre Länge beträgt 9—9,5  $\mu$ . Im Zelleibe liegen zwei (oder vier?) große, plattenförmige, diatomfarbene Chromatophoren. Am Geißelpol tritt zur Schalenmündung eine lange Geißel heraus, die die Länge der Schale fast zweimal übertrifft. — Bei Syracus. — Oktober bis Mai. — Spärlich, aber regelmäßig auftretend.

## 3. *C. pelagica* (WALLICH) LOHM. (Taf. 5 Fig. 58a, 58c).

1877. *C. pelagica* + *C. carterii* WALLICH in: *Ann. Mag. Nat. Hist.* ser. 4 v. 19 p. 348. Taf. 17 Fig. 1, 3—7, 10, 12 und 16 (in Teilung!). | 1861. „*Coccospheres*“ pro parte WALLICH in: *ead. loc.* ser. 3 v. 8 p. 53—55. | 1868. „*Coccospheres*“ pro parte HUXLEY in: *Journ. microscop. Sc., new. ser.*, v. 8

p. 208—210. Taf. 4 Fig. 4e, 5a, 5d, 6d, 6e. | 1870. *Coccosphaeren* pro parte HAECKEL in: Jen. Z. Natw. v. 5 p. 516—517. Taf. 17 Fig. 50, 51, 53, 72, 74.

1885. „*Coccosphaeres*“ ohne Bezeichnung des Autors in: Challenger Report, Narrative. v. 1 part 2. Tab. N. Fig. 3 Globigerinenschlamm. | 1891. „*Coccosphaeres*“ J. MURRAY und RENARD in: Challenger Report, Deep-Sea Deposits. p. 257—258. Textfigur und Taf. 11 Fig. 3. | 1898. *Coccosphaera pelagica* G. MURRAY und BLACKMAN in: Philos. Trans. Royal Soc. London. v. 190 ser. B p. 432—435, 439. Taf. 16 Fig. 6—10. | 1899. *C. pelagica* WALL. + *C. atlantica* OSTENFELD in: Zoolog. Anzeiger p. 434—436, Fig. 1.

Schale kugelig oder oval; im letzteren Falle mit weiter Mündung an einem Pole; 5—32  $\mu$  lang. Coccolithen regelmäßig oval und mit ovaler Durchbohrung, die aber ab und zu durch eine Scheidewand in zwei Hälften geteilt sein kann; 3—25  $\mu$  lang; die Coccolithen decken sich mit ihren Rändern (MURRAY u. BLACKM.) oder berühren sich nur (WALLICH). Eine Geißel ist bis jetzt nicht beobachtet. — Pelagisch im Atlantischen und Indischen Ocean, in der arabischen See; im Globigerinenschlamm des Nordatlantischen Oceans zwischen Island, Faßer, Grönland und Labrador. — Im Mittelmeer habe ich kein Individuum dieser im Ocean anscheinend sehr häufigen Art gefunden.

In dieser Art habe ich *C. pelagica* und *carterii* WALLICH (1877) vereinigt. WALLICH unterscheidet beide nach der Gestalt der Schale (oval oder kugelig) und der Anzahl der Durchbohrungen der Coccolithen (2 oder 1). Beide Merkmale sind aber nicht konstant; bei *C. wallichi* kommen runde und ovale Schalen unterschiedslos vor und bei *C. pelagica* ist nach MURRAY und BLACKMAN die einfache ovale Durchbohrung „in einigen Fällen“ durch ein Septum in zwei Öffnungen zerlegt (p. 434). Trotz der Angabe WALLICH'S (1877, p. 348), daß er keine Zwischenformen zwischen den kugeligen und gestreckten Schalen gesehen hat und daß die ovale Form auf das warme Wasser beschränkt sein soll, während die kugelige Form auch im kühleren Wasser lebt, halte ich es dennoch für richtiger, vorläufig beide in eine Art zusammenzufassen.

## 2. Gen: *Umbilicosphaera* nov. Gen.

Die Coccolithen besitzen eine sehr große Pore, während die basale Platte nur sehr klein und die äußere Platte auf einen Wulst der äußeren Porenöffnung reduciert ist. Die Gattung ist bisher nur in einem inaktiven Zustande (*Macrotheca*) bekannt.

### 1. Art: *U. mirabilis* nov. sp. (Taf. 5 Fig. 66, 66a).

Das Stadium, welches allein von dieser Art bekannt ist, stellt einen Vermehrungsmodus dar, bei dem innerhalb einer ringsum geschlossenen elliptischen oder leicht bohnenförmigen, sehr großen Kapsel (*Macrotheca*) zwei Tochterzellen

gebildet werden. Diese Zellen sind sehr viel kleiner als der Hohlraum der Schale und sie müssen, da sie eine ganz bestimmte Lagerung in demselben einnehmen, in eine sehr zarte farblose Schleim- oder Gallertmasse eingebettet sein. Die Zellen besitzen je zwei gelbgrüne Chromatophoren; eine Geißel wurde nicht gesehen. Der Cystenschale liegt eine elastische Membran zu Grunde, der die Coccolithen in regelmäßigen Reihen angelegt sind. Länge der Cystenschale 44–49  $\mu$ , Durchmesser der Coccolithen 4,5–5,0  $\mu$ , der Zellen in der Schale 6,5–10  $\mu$ . — Bei Syracus. — Februar. — Selten.

### 3. Gen.: *Discosphaera* HAECKEL.

1864. *Discosphaera* HAECKEL in: System. Phylogenie, v. 1 p. 111. | 1874. „*Rhabdosphaera*“ pro part. MURRAY, W. THOMSON in: Proceedings Royal Soc. London, v. 23 p. 38.

Coccolithen ohne distale Platte, Röhrenstück sehr lang, stabartig ausgezogen und distal trompetenförmig erweitert.

Ein Vertreter dieser Gattung wurde zuerst auf der Challenger-Expedition entdeckt und 1874 von W. THOMSON in einem vorläufigen Bericht abgebildet (29), aber nicht besonders benannt, sondern zu der von MURRAY aufgestellten Gruppe der Rhabdosphaeren gestellt. Diese Gruppe schloß alle Coccolithophoriden ein, deren Coccolithen lange radiäre Fortsätze tragen, so daß die Schale von der der Coccolithophorinen ein völlig abweichendes Aussehen erhält. HAECKEL trennte später (38) diese Gruppe in die zwei Gattungen: *Discosphaera* und *Rhabdosphaera*, von denen die letztere durch einfach stabförmige Fortsätze, die erstere durch den Besitz einer „distalen Scheibe“ an den Fortsätzen ausgezeichnet sein sollte. Wie HAECKEL zu der irrthümlichen Vorstellung kommen konnte, daß die trompetenförmige Erweiterung der Fortsätze an ihrem distalen Ende aus einer Scheibe bestände, ist ganz unverständlich, da die Abbildungen sehr klar und deutlich sind. Der Name paßt daher ganz und gar nicht für die Gattung, muß aber dennoch aus Gründen der Priorität beibehalten werden. Während bei dieser Art des Challenger die Mündung des Röhrenstückes becherartig erweitert ist, schlagen sich bei einer zweiten von MURRAY und BLACKMAN 1897 aufgefundenen Art die Mündungsränder kelchartig nach außen und proximal um (40, 41). Sie nennen diese Art *Rhabdosphaera tubifer*, halten sie aber für identisch mit der Art des Challenger. Der Zelleib enthält zwei plattenförmige, randständige diatominfarbene Chromatophoren. Weder eine Schalenmündung, noch eine Geißel sind bisher gefunden. Eine Bildung von Coccolithen im Inneren des Zelleibes kommt wahrscheinlich auch hier vor.

## Übersicht der Arten:

Distale Mündung der Coccolithenfortsätze becherförmig erweitert:

1. *D. thomsoni* OSTENF.

Distale Mündung der Coccolithenfortsätze kelchartig erweitert und nach außen umgeschlagen:

2. *D. tubifer* MURR. und BLACKM.

1. *D. thomsoni* OSTENFELD (Taf. 5 Fig. 49).

1899. *Diseosphaera thomsoni*, OSTENFELD in: Zool. Anzeiger p. 436.

1874. „*Rhabdosphaeres*“ von MURRAY, W. THOMSON in: Proc. Royal Soc. London. v. 23 p. 38 und Taf. 3 Fig. 4 (irrtümlich in der Figurenerklärung als *Rhabdolith* bezeichnet). | 1894. *Diseosphaera spec.* HAECKEL in: System. Phylogenie. v. 1 p. 111.

Diese Art, die durch die eigentümliche Form der Fortsätze vollständig sicher gekennzeichnet wird, ist nirgends näher beschrieben. Nach der offenbar schematisch gehaltenen Abbildung bei W. THOMSON ist der Durchmesser der Zelle ohne Fortsätze  $12,5 \mu$ , mit Fortsätzen  $30,0 \mu$ . Bei SYRACUS fand ich ein einziges Mal eine Zelle von  $12 \mu$  Durchmesser, deren Oberfläche mit ganz kurz gestielten becherförmigen Fortsätzen bedeckt war. Doch konnte ich das Exemplar nicht genauer untersuchen, so daß es zweifelhaft bleibt, ob hier eine neue Art oder ein Entwicklungsstadium dieser Form vorlag. — Im tropischen und subtropischen Wasser (soweit dasselbe mehr als  $18,5^{\circ}$  C. warm ist) der Ozeane und in deren Sedimenten.

2. *D. tubifer* (MURR. und BLACKMAN) LOHM. (Taf. 5 Fig. 47, 48, 48a, 50).

1898. *Rhabdosphaera tubifer*, G. MURRAY und BLACKMAN in: Philosophical Trans. Royal Soc. London. v. 190 ser. B p. 438, 439. Taf. 15 Fig. 8—10.

1897. „*Rhabdosphaera*“ G. MURRAY und BLACKMAN in: Nature, p. 510—511. Fig. 2 D. E. F.

Die kelchartige Erweiterung der Fortsatzmündung, deren Rand nach außen und hinten zurückgeschlagen ist, läßt die Art sehr leicht erkennen. Wie schon MURRAY und BLACKMAN beobachteten, ist die Schale ab und an oval; in der That ist dieselbe deutlich polar differenziert, indem an zwei diametral gegenüberliegenden Stellen derselben die Fortsätze sehr viel größer sind, als an der übrigen Schalenfläche; und zwar stehen an dem einen Pole wenigstens drei solche Riesen, während der andere Pol deren nur zwei trägt. In einem Falle waren die kleinsten Fortsätze  $4 \mu$ , die größten aber  $7 \mu$  lang. Im ganzen bedeckten etwa 84, in 12 regelmäßigen Reihen angeordnete Stäbe die Schale. Nahe dem Pole, der die geringere Anzahl großer Fortsätze trägt, war in einigen Fällen eine Lücke in der Zahl der Stäbe auffällig, doch konnte ich eine Pore oder Schalenmündung nicht entdecken. Im Zelleibe liegen zwei Chromatophoren, nach deren Lage sich die Hauptachse der Zelle leicht bestimmen läßt. Dieselbe würde danach durch die Lücke in der Fortsatzbekleidung der Schale gehen und, wie auch bei den *Syracosphaerinen*, in der Regel die Hauptachse der Schale im spitzen Winkel schneiden. Bei einem Exemplare lag im Zelleibe wahrscheinlich ein fertig ausgebildeter Coccolith. Nach Auflösung der Coccolithen durch Säuren bleibt eine zarte Membran zurück, die

den Zelleib umschließt. Nach MURRAY und BLACKMAN tritt Plasma bis zu  $\frac{1}{2}$  ihrer Länge in die Fortsätze hinein. Darnach müßte also die Zellmembran und die Schalenmembran unter jedem Coccolithen durchbohrt sein. Durchmesser der Schale ohne Fortsätze 4,3—7,5  $\mu$ , Länge der Schale mit Fortsätzen 11—20  $\mu$ . — Pelagisch im Nordatlantischen Ocean und im Mittelmeer. — Bei Syracus vom Oktober bis Mai beobachtet. — Spärlich.

#### 4. Gen.: *Rhabdosphaera* HAECKEL.

1894. *Rhabdosphaera* HAECKEL in: Systemat. Phylogenie, v. 1 p. 111.

1874. „*Rhabdosphaera*“ MURRAY, W. THOMSON in: Proceedings Royal Soc. London, v. 23 p. 38.

Coccolithen ohnedistale Platte, mit sehr lang stabförmig ausgezogenem Röhrenstück; letzteres ist am distalen Ende nicht wie bei der vorigen Gattung zu einem großen Mündungsstück erweitert, sondern nur von einer feinen Pore durchbohrt. Die Fortsätze sind daher einfach stab- oder keulenförmig.

Eine polare Differenzierung habe ich bei den Arten dieser Gattung nicht finden können. Im Zelleibe liegen zwei große plattenförmige, gelbgrüne Chromatophoren in der typischen Lagerung. Eine Geißel wurde nicht beobachtet.

#### Übersicht der Arten:

Fortsätze der Coccolithen keulenförmig, dick:

1. *Rh. claviger* MURR. und BLACKM.

Fortsätze der Coccolithen einfach stabförmig, dünn:

2. *Rh. stylifer* nov. sp.

#### 1. *Rh. claviger* MURR. und BLACKM. (Taf. 5 Fig. 51).

1898. *Rhabdosphaera claviger*, MURRAY und BLACKMAN in: Philos. Transact. Royal Soc. London, v. 190 ser. B p. 438, 439. Taf. 15 Fig. 13—15.

1874. „*Rhabdosphaera*“ nach MURRAY, W. THOMSON in: Proc. Royal Soc. v. 23 p. 38. Taf. 3 Fig. 3. | 1894. *Rhabdosphaera spec.*, HAECKEL in: System.

Phylogenie, v. 1 p. 111. | 1885. „*Rhabdosphaera*“ pro parte J. MURRAY in: Challenger Report, Narrative, v. 1 part. 2 p. 939. Fig. 340a. | 1897. „*Rhabdosphaera*“, G. MURRAY und BLACKMAN in: Nature, p. 510—511. Fig. 2, B, C.

1899. *Rhabdosphaera murrayi*, OSTENFELD in: Zoolog. Anzeiger p. 436.

Fortsätze der Coccolithen an der Basis verschmälert, distal keulenförmig verbreitert, der Länge nach von einem Kanal durchzogen, der am distalen Ende in einer Pore ausmündet. Schale kugelig, mit zahlreichen Coccolithen bedeckt, deren Fortsätze aber leicht abfallen. Die Form der Basalplatte der Coccolithen und ihre Einfügung auf der Schalenmembran ist noch nicht vollständig aufgeklärt; nach MURRAY und BLACKMAN sollen am Rande derselben fünf spaltförmige Öffnungen in der Schale sich finden. Durchmesser der Schale ohne Fortsätze nach MURRAY

und BLACKMAN 13,5  $\mu$ , mit Fortsätzen 31  $\mu$ . Im Challenger-Werke (Narrative) ist bei der offenbar etwas schematisierten Zeichnung die Vergrößerung falsch angegeben (500 mal statt 2000 mal!), denn die Zelle müßte bei nur 500facher Vergrößerung in der Abbildung 80, resp. 160  $\mu$  Durchmesser gehabt haben, während eine Nachmessung der Fortsätze ans dem Globigerinenschlamm der Expedition für diese nur eine Länge von 8–12  $\mu$  ergibt. Nimmt man diese Länge auch für diejenigen des abgebildeten und an der Meeresoberfläche gefischten Exemplares an, so erhält man für die Schale Durchmesser von nur 20 resp. 40  $\mu$ , Werthe, die also mit den von MURRAY und BLACKMAN gefundenen gut übereinstimmen. Im Mittelmeer fand ich einige wenige Individuen, die vielleicht zu dieser Art gestellt werden müssen. Die Fortsätze waren eigentümlich blaß und schwer ihrer Form nach zu erkennen; einzelne waren indessen deutlich kenlenförmig und sicher waren alle sehr breit und an der Spitze abgerundet. Die Schale ohne Fortsätze hatte einen Durchmesser von 6,5–10  $\mu$ , mit Fortsätzen einen solchen von 13–30  $\mu$ . Der Zellinhalt war grün; Einzelheiten wurden nicht beobachtet. Eine sichere Identifizierung dieser Mittelmeerform mit *Rb. claviger* war mir bei der Seltenheit dieser Art nicht möglich. Doch fand O. SCHMIDT im Meeresschlamm der Adria Rhabdolithen, die sehr nahe mit denen von *Rb. claviger* übereinstimmen (18). — Pelagisch und in den Sedimenten des warmen Ozeanwassers; nach MURRAY in Wasser von weniger als 18,5° C. selten. Auch im Mittelmeer.

## 2. *Rh. stylifer* nov. sp. (Taf. 5 Fig. 65).

Die Fortsätze der Coccolithen sind dünn, stabförmig, überall von gleicher Dicke und, da die Basalplatte sehr groß ist, stehen die Fortsätze weit auseinander und sind an Zahl sehr viel ärmer als bei der vorigen Art. Die sehr dünnwandige Schale ist kugelig. Die Zelle enthält zwei große gelbgrüne Chromatophoren. Der Durchmesser der Schale mißt ohne Fortsätze 5–10  $\mu$ , mit Fortsätzen 16–19,5  $\mu$ . — Die Rhabdolithen dieser Art hat O. SCHMIDT 1870 im Bodenschlamm der Adria gefunden und auf Taf. 2 Fig. 28 abgebildet. — Vor Syracus. — Oktober bis Mai. — Spärlich, aber regelmäßig.

## VI. Verbreitung und Vorkommen der Coccolithophoriden.

### I. Die Methoden des Fanges, der Konservierung und der Untersuchung.

Bei der sehr geringen Größe der Coccolithophoriden, deren größte Form trotz mächtiger Schwebapparate kaum 50  $\mu$  Durchmesser erreicht, deren kleinste Arten aber nur einen Durchmesser von 4–5  $\mu$  besitzen, können dieselben durch Filtrierapparate aus durchbrochenem Zeug nur zufällig in relativ wenigen Individuen gefangen werden, wenn eine Verstopfung der Maschen erfolgt oder die Algen in den schleimigen Hüllen größerer Organismen kleben bleiben. Die Müllergaze Nr. 20 mit einer Maschenweite von 52  $\mu$  im Minimum ist selbstverständlich vollständig unbrauchbar. Daher fanden auch OSTENFELD (45) und G. MURRAY und BLACKMAN (41) immer nur

wenige Formen und spärliche Individuen. Eigene Beobachtungen lehrten mich, daß thatsächlich nur *Scyphosphaera* häufiger mit Müllergaze gefangen werden kann; gelegentlich erhielt ich mit diesem Zeuge auch wohl ein Exemplar von einer anderen Coccolithophoride.<sup>1)</sup>

Man muß also, um das Auftreten dieser Algen zu verfolgen, unumgänglich Filter aus dem bloßen Auge dicht erscheinender Masse benutzen. Ich habe anfangs Filter aus gehärtetem Papier (SCHLEICHER und SCHÜLL in Dühren) benützt, fand aber bei der Untersuchung des filtrierten Wassers, daß durch die Lücken zwischen den Papierfasern einer einfachen Lage dieses Filters noch ca. 16% von *Pontosphaera huxleyi* hindurchging, und ich habe deshalb später nur dichten Seidentaffet verwandt, der dichter, gleichmäßiger und glatter als die Papiermasse ist und sich daher schnell mit dem Fange zusetzt, so daß selbst Bakterien mit diesem Filter gefangen werden.

Mit den Papier- und Taffetfiltern erhält man auch die nackten Stadien der Coccolithophoriden; aber ein sehr großer Teil von ihnen wird bei der Filtration zerstört. Will man über ihr Vorkommen sicheren Aufschluß erhalten, so muß man die Gehäuse der Appendicularien untersuchen, in deren Fangapparate dieselben zwischen den Maschen der Reuse umherschwimmen. Da es mir bisher aber nicht gelungen ist, diese nackten Zustände sicher von anderen nackten Phytoflagellaten zu unterscheiden, sind sie im Folgenden nicht weiter berücksichtigt.

Wird das Material vor der Untersuchung konserviert, so müssen selbstverständlich alle Substanzen vermieden werden, die die Coccolithen zerstören. Alle Säuren, auch in schwacher Konzentration, auch 10% Formol, lösen die Schalen sofort. Ich habe daher die Fänge, die ich nicht lebend verarbeiten wollte, durch Zusatz von 1—2% Formol konserviert und nach spätestens 24 Stunden in Alkohol übergeführt.

<sup>1)</sup> Daß die Plankton-Expedition in ihren zahlreichen Fängen so gut wie gar keine Coccolithophoriden erbeutet hat, ist außer durch die Verwendung eines viel zu weitmaschigen Netzzeuges vor allem auch durch die Konservierung der Fänge bedingt. Denn die Mehrzahl derselben ist in sauren Flüssigkeiten fixiert, so daß die sehr leicht löslichen Schalen sofort zerstört werden mußten. Die nackten Zellen aber sind nicht mehr als Coccolithophoriden wiederzuerkennen. Trotzdem sind, wie ich den freundlichen Mitteilungen APSTEIN'S und der Durchsicht seiner Präparate verdanke, einige Individuen gefangen und der Zerstörung entgangen, nämlich ein Exemplar der grünen Art: *Scyphosphaera apsteini* und zwei Exemplare von *Coccolithophora leptopora*, die 14—26  $\mu$  Schalendurchmesser besitzen. Auch in dem Darm von Oikopleuren der Expedition sind ab und zu Individuen dieser zweiten Art in ziemlicher Menge vorhanden gewesen.

Endlich muss der Fang systematisch bei starker Vergrößerung (350mal und mehr), am besten mit einem Zählapparat durchmusteret werden. Im anderen Falle übersieht man sicher eine ganze Anzahl nicht nur von Individuen, sondern auch von Arten und erhält ein falsches Bild von der Zusammensetzung des Fanges. Bei der ersten flüchtigen Durchsicht des Materiales wird man immer den Eindruck gewinnen, daß die Coccolithophoriden sehr selten sind oder ganz fehlen, während die genaue Prüfung nachher eine beträchtliche Zahl von Arten und Individuen ergibt.

Für die Zählungen der Individuen wurde  $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{2}$  Liter Wasser, das mit dem KRÜMMEL'schen Schöpfapparat dem Meere entnommen war, durch Seidentaffet filtriert, der das untere Ende einer etwa 50 cm langen Glasröhre von 9 mm Weite verschloß. Von dem sehr kleinen Filter (63,5 qmm Fläche) wurde der Fang mit einem ganz kleinen Pinsel direkt in einen Tropfen Wasser auf die Zählplatte gepinselt, der Pinsel mit einer kleinen Pinzette in den Tropfen ausgedrückt, ein Deckglas auf den Fang gelegt und derselbe bei starker Vergrößerung durchgezählt. Natürlich muss der Tropfen recht klein genommen werden, damit kein Wasser am Rande des Deckglases austritt und ein Durchzählen des Randes unmöglich macht. Eventuell kann man einen Teil verdunsten lassen, ehe das Deckglas angelegt wird.

## 2. Verbreitung und Vorkommen der Arten.

So viel ich sehe, hat niemand bisher mit wirklich dichtigem Zeuge Wasser filtriert, um Coccolithophoriden zu erhalten. J. MURRAY und G. MURRAY und BLACKMAN haben Müllergaze Nr. 20 verwandt. Die übrigen Beobachter geben über die Methode des Fanges keine genaueren Angaben. Auf der Challenger-Expedition wurden sie in der Gallerte von Radiolarien und anderen Plankton-Organismen, die des Nachts über in einem Glashafen gestanden hatten, und in dem Darm von Salpen, Pteropoden u. a. pelagischen Tieren gefunden.

Aus diesen Untersuchungen hat sich die weite Verbreitung und das konstante Vorkommen von Coccolithophoriden im Oberflächenwasser der Ozeane ergeben, aber wie nicht anders zu erwarten, waren die Fänge stets arm an Arten und Individuen. Noch neuerdings haben dies G. MURRAY und BLACKMAN für das warme Gebiet des atlantischen Ozeans (England—Barbados) und OSTENFELD für den nördlichen Teil zwischen 58 und 64  $\frac{3}{4}$ ° nördl. Br. ausdrücklich hervorgehoben (41, 45). Auf die große Häufigkeit der Coccolithophoriden im Meere wurde nur geschlossen aus der enormen Menge

ihrer Skelette in den Bodenablagerungen aller Meere und weil man sich bewußt war, mit den angewandten Methoden nur einen Bruchteil der wirklich vorhandenen Individuen fangen zu können. Vielleicht verleitete HÄCKEL diese Armut der Oberflächenfänge dazu, die Coccolithophoriden für „bathypelagisch.“ anzusehen (1890, Planktonstudien, p. 28).

Über die Verbreitung der Coccolithophoriden wissen wir im übrigen seit der Challenger-Expedition, daß sie über alle Ozeane verbreitet sind und nur im rein polaren<sup>1)</sup> Wasser, sowie im Brackwasser fehlen.<sup>2)</sup> Coccolithophora soll in den gemäßigten Gebieten ihre größte Entwicklung erreichen, Rhabdosphaera und Discosphaera auf das warme Gebiet beschränkt sein und nur bei einer Wassertemperatur von mehr als 18,5° C. vorkommen.

Da das Mittelmeer zwar vorwiegend eine Warmwasserprovinz des atlantischen Ozeans ist, aber seiner Beziehung zu dem nord-äquatorialen Stromzirkel wie seinen Temperaturverhältnissen entsprechend (13,5° im Winter von der Oberfläche bis zum Grunde, im Sommer vom Grunde bis zu ca. 800 m Tiefe) auch nordische Arten beherbergt und also einen Mischcharakter trägt,<sup>3)</sup> war hier eine besonders große Mannigfaltigkeit von Arten zu erwarten, zumal da die Untersuchungen von O. SCHMIDT auch für den Boden dieses Meeres einen großen Reichtum von Coccolithen und Rhabdolithen nachgewiesen hatten (18). Schon aus diesen Skeletresten ging das Vorkommen von Coccolithophora leptopora, Rhabdosphaera claviger und einer neuen Art im Mittelmeere mit Sicherheit hervor.

Es zeigte sich nun in der That, daß bei Syracus außer den

<sup>1)</sup> Möglicherweise werden sich auch im rein polaren Wasser noch sehr reichlich Coccolithophoriden finden. Wie BOZOGILD (43) nachwies, sind ihre Schalen im Glohigerinenschlamm noch nördlich von Island bis nach Jan Mayen häufig. Außerdem sind aber unter den von VANHÖFFEN und der Plankton-Expedition gefischten nordischen Appendicularien mehrere Exemplare, deren Darm reich mit Coccolithophora leptopora angefüllt ist. Ein Individuum von Oikopleura lahadoriensis, das südlich Island im Mai 1892 gefangen wurde, enthielt nicht weniger als 69 Exemplare von 17,5  $\mu$  Durchmesser. Ebenso zeigten Individuen derselben Art die im Labradorstrom vor der Neufundlandbank (J.-Nr. 35) erbeutet wurden, mehrere Schalen im Darm. Bemerkenswert bleibt allerdings, daß beide Fundorte in den Cirkelstrom der Irminger-See fallen und ich bisher keine Coccolithophoride in dem Darm der rein arktischen Oikopleura vanhoeffeni gesehen habe. Oikopleura lahadoriensis ist mehr die typische Art des Mischgebietes warmer und kalter Ströme. Der Nachweis, daß unsere Algen auch im rein polaren Wasser leben, fehlt also noch.

<sup>2)</sup> Auch dies wird zweifelhaft durch eine Beobachtung RAUSCHENPLATH'S, der im Darminhalte eines Bodentieres der Kieler Bucht ein Skelet fand.

<sup>3)</sup> LOHMANN, Über den Auftrieb der Straße von Messina. Ber. Ak. Berlin 1899.

schon aus dem Ocean bekannten 3 Gattungen und 5 Arten noch 5 weitere Genera und 17 neue Spezies vorkamen, die wahrscheinlich nahezu alle auch im Oceane leben werden. Dieser Zuwachs bestand aber überraschenderweise fast nur aus Coccolithophoriden mit undurchbohrten Coccolithen (4 G. u. 14 Sp.), so dass die bis dahin allein als echte Coccolithophoriden betrachteten Formen mit Placolithen und Rhabdolithen als in der Minderzahl sich herausstellen. Die Syracosphaerinen sind demnach die artenreichste Abteilung dieser Pflanzen und es wird interessant sein zu erfahren, ob diese Unterfamilie auf die warmen Stromgebiete beschränkt ist oder in den polaren Gewässern ebenfalls lebt. Alle Arten, auch *Rhabdosphaera* und *Discosphaera* kamen im Wasser von 13,5° C. vor; es bestätigt sich also auch hier die schon früher hervorgehobene Erfahrung, daß viele Warmwasserarten noch bei Temperaturen von erheblich weniger als 18° üppig gedeihen. Gerade das Mittelmeer liefert hierfür einen großartigen Beweis.<sup>1)</sup>

Im Frühjahr, zu einer Zeit, als die Coccolithophoriden sehr häufig waren, konnte ich die vertikale Verbreitung derselben genauer studieren. Während in den obersten 50 m durchschnittlich 9 verschiedene Arten in  $\frac{1}{2}$  Liter sich fanden, nahm die Zahl derselben von da an schnell ab und bei 630 m wurde gar kein Individuum mehr beobachtet. Es sind diese Pflanzen also keineswegs bathypelagische, sondern Oberflächenorganismen, die in den hell durchleuchteten obersten Wasserschichten am besten gedeihen. Am tiefsten gingen, wie die beigefügte kleine Tabelle zeigt, die Syracosphaerinen hinab, während die Coccolithophorinen nur bis 75 m Tiefe verfolgt werden

Tabelle I.

Zahl der in den verschiedenen Tiefen gefundenen Arten nebst Angabe der tiefsten Stelle, an der jede Art beobachtet wurde.

Oberfläche	9 Arten	
10 m	9	"
20 m	10	" <i>Rhabdosphaera claviger.</i>
30 m	8	" <i>Syracosphaera spinosa</i> , <i>Discosphaera tubifer.</i>
50 m	9	" <i>Syracosphaera pulchra</i> , <i>mediterranea</i> , <i>Pontosphaera inermis</i> (?), <i>Coccolithophora leptopora</i> , <i>Rhabdosphaera stylifer.</i>
75 m	5	" <i>Syracosphaera dentata</i> , <i>tenuis</i> ; <i>Calyptosphaera oblonga</i> ; <i>Coccolithophora walliichi.</i>
155 m	3	" <i>Syracosphaera robusta.</i>
230 m	2	" <i>Pontosphaera inermis</i> (?).
430 m	1	" <i>Pontosphaera huxleyi.</i>
630 m	—	"

<sup>1)</sup> LOHMANN, Über den Auftrieb der Straße von Messina. Ber. Ak. Berlin, 1899.

konnten. Indessen sind solche Grenzwerte, da sie von der Intensität der Durchleuchtung des Wassers abhängen, durchaus keine konstanten. für jede Jahreszeit und jeden Ort, wahrscheinlich selbst für jede Tageszeit wechselnde Größen, wie sich noch weiter unten bei der Besprechung des quantitativen Vorkommens ergeben wird.

Während einige Arten (so *Pontosphaera huxleyi*, *Syracosphaera pulchra*, *Coccolithophora wallichi* und *leptopora*, *Rhabdosphaera stylifer*, *Discosphaera tubifer*) während meines ganzen Aufenthaltes vom Oktober bis Mai sich zeigten, traten andere erst im Beginn des neuen Jahres auf. so *Syracosphaera dentata* und *tenuis* im Januar und *S. robusta* im März. Es läßt das auf ein periodisches Auftreten schließen.

Sehr viel weiter als die fast noch immer allein übliche Betrachtung des Vorkommens der Arten führt uns die Vergleichung der Individuenzahl und des Volumens der Coccolithophoriden. Ersteres giebt die einzige sichere Grundlage für die Erkenntnis des Auftretens, letzteres wenigstens einen vorläufigen Anhalt für die Bedeutung dieser Algen im Hanshalte des Meeres.

#### a) Die Menge der Coccolithophoriden im Meere und die Bildung der Coccolithenablagerungen am Meeresgrunde.

Um zu bestimmen, in wie großer Menge ein Organismus im Meere auftritt, genügt es nicht, für eine beliebige Wasserschicht die Zahl der Individuen festzustellen, da diese in den verschiedenen Tiefen außerordentlich variiert. Entweder muß man daher für eine möglichst große Zahl verschiedener Tiefen die Menge bestimmen und darans unter Interpolation der fehlenden Werte die Gesamtzahl berechnen, oder aber die ganze Wassersäule von der unteren Grenze des Vorkommens der betreffenden Arten an bis zur Oberfläche gleichmäßig abfiltrieren. Beide Methoden habe ich angewandt, letztere im auftriebarmen Dezember, erstere im planktonreichen Mai. Es ergab sich, daß in einer Wassersäule von der Oberfläche bis zu 110 m Tiefe und von 1000 Liter Inhalt im Dezember 11 900, im Mai 948 000 Coccolithophoriden vorhanden waren. Vergleicht man diese Werte mit den für dieselben Fänge erhaltenen Zahlen anderer Organismen, die durch ihre Häufigkeit auffielen, so sieht man, daß die Coccolithophoriden im Mai thatsächlich in recht erheblicher Menge vorkamen, es aber doch mit *Thalassiothrix* noch nicht an Zahl aufnehmen konnten. Es fand sich nämlich in 1000 Liter (0—110 m Tiefe)

	im Dezember	im Mai
Coccolithophoriden	11900 Ind.	948000 Ind.
Thalassiothrix nitzschioides	320600 "	2231000 "
Gymnodinaceen	856460 "	27930 "

In 1 ccm Wasser waren also im Mai durchschnittlich nur eine Coccolithophoride und zwei Thalassiothrix vorhanden; in 50 m Tiefe, wo der größte Reichtum an Organismen sich zu dieser Zeit zeigte, stieg allerdings die Zahl für beide Pflanzen auf drei Individuen. Das ist aber die größte Dichtigkeit, die ich für Coccolithophoriden gefunden habe, während die Diatomee wiederholt zu vier Individuen 1 ccm Wasser bewohnt. Von einem massenhaften Vorkommen kann man daher sicher nicht sprechen; dann müßten mindestens 25, ja bei der Kleinheit der Coccolithophoriden noch mehr Exemplare auf 1 ccm kommen. In der Ostsee treten manche pelagische Pflanzen zeitweise wirklich in erstaunlichen Mengen auf und durch HENSEN'S Untersuchungen sind wir in der Lage, für die häufigsten Arten die maximale Dichtigkeit hier zum Vergleiche angeben zu können. So kamen (16. Oktober 1884; p. 71) von *Ceratium tripos* var. *baltica* 13 Exemplare, von *Rhizosolenia alata* (28. Mai 1885) nicht weniger als 86 Individuen und von *Thalassiothrix nitzschioides* (8. Februar 1885) jedenfalls erheblich mehr als neun Stück auf 1 ccm Wasser. Da die Fänge mit Müllergaze Nr. 20 ausgeführt wurden, ist nämlich von dieser kleinen Diatomee der größte Teil (der Verlust kann über 80% betragen) verloren gegangen. Im Vergleich zu diesen Mengen sind also selbst die maximalen Zahlen für die Coccolithophoriden sehr bescheiden, um so mehr, als *Ceratium* und *Rhizosolenia* an Größe dieselben ganz bedeutend überragen. Auf keinen Fall aber können unsere Pflanzen als der Gesamtzahl der Diatomeen, Peridineen oder Radiolarien gleichwertig betrachtet werden. Im Vergleich zu diesen Gruppen ist die Zahl der Coccolithophoriden eine recht geringe.

Ist aber schon die Zahl, in der die Coccolithophoriden auftreten, keine besonders hohe, so ergibt sich aus ihrer Kleinheit sofort, dass auch ihre Rolle im Stoffwechsel schwerlich eine sehr große sein kann. Setzt man nämlich das durchschnittliche Volumen eines Individuums gleich 525  $\mu$ , so würden im Dezember in 1000 Liter (0—110 m) 0,006 cmm und im Mai 0,5 cmm Volumen durch die Coccolithophoriden gebildet sein. Auf 1 qm Oberfläche umgerechnet würde das allerdings 0,6 resp. 56,0 cmm ergeben und diese letztere Masse würde

einem Würfel von 3,8 mm Seitenlänge entsprechen.<sup>1)</sup> Die Bedeutung dieser Mengen ersieht man am besten daraus, daß 0,006 cmm dem Volumen von drei Halosphaeren (150  $\mu$  Durchmesser) und 0,5 cmm dem von 250 Halosphaeren oder 15 Pyrocystis (400  $\mu$  Durchmesser) entsprechen. Nun ist freilich die Bedeutung eines Organismus im Stoffwechsel des Meeres durchaus nicht einfach dem Produkt aus Individuenzahl und Volumen gleich; vielmehr haben, wie HENSEN gezeigt hat, der Nährwert und die Vermehrungsstärke, die den fortwährenden Verlust durch Fraß und Absterben schneller oder langsamer zu ersetzen gestattet, hierfür eine große Bedeutung. Sicher ist der Nährwert der Coccolithophoriden, deren Skelet sich in schwachen Säuren sehr leicht löst<sup>2)</sup> und deren Zelleib sehr dicht gebaut ist, relativ sehr viel größer als der der Halosphaeren und Pyrocystis, deren große Zelle fast nur einen plasmatischen Wandbelag, sonst aber Zellflüssigkeit enthält. Auch ist er sicher größer als der gleicher Mengen von Diatomeen, deren Nährstoffe des kieseligen Panzers halber schwer zu verwerten sind.<sup>3)</sup> Der Fraß, den die Coccolithophoriden durch Auftriebtiere erleiden, ist nach der Häufigkeit in dem Darne der Appendicularien und Pteropoden zu schließen, recht groß, und es muß daher die Vermehrungsstärke, obwohl man nur selten auf Teilungszustände stößt, eine sehr schnelle sein; aber vielleicht spielt sich die Vermehrung, wie BRANDT für Radiolarien gezeigt hat, vorwiegend in der Nacht ab.

Zeigt uns somit das Auftreten der Coccolithophoriden, daß dieselben keineswegs im Auftrieb eine ähnlich hervorragende Rolle spielen, wie etwa die Diatomeen oder die Radiolarien, sondern ihre Zahl und Masse eine sehr viel geringere ist, so fragt sich, wie mit diesem Vorkommen der lebenden Individuen in den oberflächlichen Wasserschichten die starke Beteiligung der Skelete an der Bildung

<sup>1)</sup> Mit den durch 24stündiges Absetzen erhaltenen Volmina von Planktonfängen sind diese Werte natürlich nicht zu vergleichen. Wie HENSEN (Methodik, p. 141) zeigt, erhält man durch die Verdrängungsmethode nur  $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{50}$ stel der durch Absetzen gewonnenen Werthe. Das wirkliche Volumen ist aber noch kleiner, da auch bei jener Methode nicht alles anhaftende Wasser verdrängt werden kann.

<sup>2)</sup> Merkwürdig ist daher, daß man in den Fäkalmassen der Appendicularien stets so viele Skelete findet. Offenbar verhindert der Endostylschleim eine gleichmäßige Einwirkung der Magensäure auf alle Nahrungskörper. Die größte Bedeutung als Nahrung für die pelagischen Tunikaten kommt daher wohl sicher den nackten Protozoen und den Formen mit Gitterskelet zu.

<sup>3)</sup> Vergleicht man das Volumen der in 1000 Liter enthaltenen Coccolithophoriden mit dem von *Ceratium tripos*, so würden 0,006 cmm 250, 0,5 cmm aber 22 000 Individuen dieser Peridinee entsprechen.

der Bodensedimente des Meeresgrundes in Einklang zu bringen ist. In nennenswerter Menge kommen die lebenden Zellen nur in den obersten 100 m vor, unterhalb 500 m aber fehlen sie gänzlich. Die eigentliche Produktion kann demnach als auf die obersten 100 m beschränkt angenommen werden (Taf. 6 Fig. 73). Ihre Zahl und noch mehr ihr Volumen bleibt weit hinter denen der Diatomeen, Peridineen und Radiolarien zurück. Auch erreichen sie nur zeitweise eine größere Häufigkeit, indem ihre Menge, wie es scheint, der Menge des Gesamtauftriebes parallel geht. Die Zufuhr, die der Meeresboden erhält, kann also unmöglich eine ununterbrochen reiche sein, und der sehr große Reichtum der Bodensedimente an ihren Skeleten muß während sehr langer Zeiträume langsam entstanden sein.

Die Zahl der leeren Schalen von Coccolithophoriden geht in den verschiedenen Tiefen der Zahl der lebenden Individuen ungefähr parallel (Tab. II p. 152). In 50 m Tiefe sind sie am zahlreichsten, unter 100 m nehmen sie rapide ab und in 631 m Tiefe fand ich in 1 Liter Wasser nur noch 6 Schalen, gegen 244—444 in 50 m Tiefe. Daß demnach von diesen isolierten Schalen nur ganz verschwindend wenige große Tiefen erreichen, ist zweifellos. Auf dem Niedersinken solcher einzelner Skelete kann also überhaupt nicht die Bildung der Sedimente beruhen.<sup>1)</sup>

Vielmehr werden diese leeren Schalen offenbar ebenso wie die lebenden Zellen von den Auftriebieren verschluckt, durchwandern, soweit sie nicht von der Magensäure zerstört werden, den Darm und gelangen, in die Fäcalballen eingebacken, von neuem ins Freie. Im Oktober und November habe ich wiederholt die Exkreme, die im Darm und Enddarme von Appendicularien saßen, herauspräpariert, mit Nadeln fein zerteilt und bei starker Vergrößerung durchmustert. Dieselben enthielten neben einer größeren oder geringeren Anzahl unverletzter Schalen stets eine sehr große Menge von Coccolithen aller Art. Außerdem natürlich kleinste Diatomeen, Peridineen, Radiolarien u. a. Organismen. Im Maximum zählte ich in einem einzigen Fäcalballen 57—92 wohlerhaltene Schalen; 4, 7, 12 Schalen waren nichts Seltenes. In diesen Exkrementen, die selbst von einer schleimigen Hülle umgeben werden, sind alle Körper durch den Endostylschleim mit einander zu einer wurstartigen Masse zusammengebacken. Bei den Salpen und Doliolen wird die Bildung der Exkreme analog

<sup>1)</sup> Man könnte einwenden, daß die Schalen nach dem Tode der Zelle sehr bald auseinanderfallen und sich daraus die Abnahme der Skelete mit der Tiefe erklärt. Aber die Schalenmembran scheint recht widerstandsfähig und die Coccolithen sind fest mit ihr verbunden. Ich habe nie im Zerfall begriffene Schalen gesehen.



sein. Auch der Darm der Pteropoden soll nach MURRAY viele Coccolithophoridenskelete enthalten. Natürlich sinken diese relativ großen Fäcalballen sehr viel schneller als die einzelnen Coccolithen und Schalen nieder, schützen diese vor Auflösung und sind vielleicht beteiligt an der Bildung jenes Tiefseeschleimes, in dem eingebettet die Coccolithen zuerst entdeckt sind und der als *Bathypus* beschrieben ist.

#### b) Wechsel im Auftreten der Coccolithophoriden nach der Tiefe der Wasserschicht und nach der Jahreszeit.

Vergleicht man die Zahlen der Coccolithophoriden, welche in den verschiedenen Wasserschichten auf 1 Liter Wasser kommen, so ergibt sich für alle Arten ausnahmslos, daß sie die größte Häufigkeit nicht an der Oberfläche, sondern in einer Zone zwischen 20 und 80 m erreichen. Die 14 Schöpfproben aus dem April und Mai, die in der nebenstehenden Tabelle (Tabelle IV) zusammengestellt sind, zeigen dieses Resultat sehr deutlich. Nicht nur der Reichtum an Arten, wie schon weiter oben gezeigt wurde, sondern auch die Individuenzahl kulminiert in diesen Wasserschichten zwischen 100 und 0 m und genau dasselbe gilt, wie Tabelle III zeigt,

Tabelle III.

Volumina <sup>1)</sup> der Zellen der Coccolithophoriden in den verschiedenen Tiefen im Mai.

Datum im Mai	11.	12.	4.	3.	2.	1.	9.	6.
Tiefe in Metern	0	20	50	77	155	230	431	631
Coccolithophoriden alle	28,6	76,4	544,6	67,4	13,8	4,2	1,8	—
Syracosphaerinen	28,2	71,4	390,2	42,6	1,4	4,2	1,8	—
Coccolithophorinen	0,4	5,0	154,4	24,8	12,4	—	—	—
Pontosphaera	14,5	26,4	226,7	28,8	0,7	4,2	1,8	—
Syracosphaera	9,4	37,5	158,9	12,8	0,7	—	—	—
Calyptrosphaera	2,8	7,5	4,7	0,9	—	—	—	—
Coccolithophora	—	—	153,2	24,8	12,4	—	—	—
Discosphaera	0,4	1,8	—	—	—	—	—	—
Rhabdosphaera	—	3,3	1,2	—	—	—	—	—
Pont. huxleyi	11,7	9,6	223,9	28,8	0,7	4,2	1,8	—
Coccolith. wallichi	—	—	149,1	24,8	12,4	—	—	—

<sup>1)</sup> Die Volumina sind der Übersichtlichkeit wegen in 1000 Kubik- $\mu$  angegeben. die Zahl 28,6 wird also ein Volumen von 28600 Kubik- $\mu$  bedeuten. — Die Volumina gelten für die Individuen aus 1 Liter.

für das Volumen aller in 1 Liter vorhandenen Zellen von Coccolithophoriden. In jeder Beziehung liegt hier also das Gebiet des üppigsten Gedeihens dieser Pflanzengruppe.

Die Mehrzahl der Arten kulminiert bei 50 m Tiefe, nur Calyptrosphaera, Rhabdosphaera und Discosphaera scheinen bereits in geringeren Tiefen ihre größte Volksstärke zu erreichen. Bei 77 m Tiefe und bei 20 m Tiefe ist die Häufigkeit ungefähr gleichstark; während sie aber oberhalb 20 m nur wenig abnimmt, oder gar wieder steigt, findet unterhalb 77 m eine rapide Abnahme statt und unterhalb 400 m kommen nur noch sehr wenige Individuen in 1 Liter vor. Bei 630 m wurde überhaupt gar kein lebendes Exemplar mehr gefunden.

Tabelle IV.

Vertikale Verbreitung der wichtigsten einzelligen Pflanzen  
im April und Mai. (Zahlen für 1 Liter.)

Datum	Tiefe	Coccolithophoriden	Nackte Flagellaten mit Chromatophor	Zooxanthellen	Gymnodinien	Gepanzert. Perid.	Silicoflagellat.	Thalassiothrix nitschoides	Nitschia closterium	Asterionella spatulifera
26. IV.	Oberfl.	608	224	52	524	48	—	1644	12	36
22. "	10 m	286	238	—	741	76	—	922	—	—
24. "	20 "	216	88	8	384	32	—	296	8	—
27. "	30 "	972	212	8	460	72	4	4148	60	184
26. IV.	Oberfl.	608	224	52	524	48	—	1644	12	36
29. "	10 m	736	124	28	576	100	—	4164	12	8
27. "	30 "	972	212	8	460	72	4	4148	60	184
11. V.	Oberfl.	176	64	12	612	60	—	304	4	—
12. "	20 m	308	116	4	408	28	—	400	12	—
10. "	50 "	2368	204	8	440	24	—	1456	40	16
4. V.	50 m	2960	208	8	828	116	4	3048	76	16
3. "	77 "	368	168	—	300	32	44	2080	428	924
2. "	155 "	16	36	—	60	—	—	484	24	20
1. "	230 "	50	79	v.	73	—	—	655	13	—
9. "	431 "	2	1	—	4	—	—	236	1	—
6. "	631 "	—	—	—	4	v. (?)	—	206	—	—

Zeichnet man auf Grund der Tabellen eine Kurve (Taf. 6, Fig. 73), so tritt noch schärfer die enorme Zunahme der Individuenzahl zwischen 20 und 80 m hervor, und prüft man andere in denselben Fängen vorkommende Organismen (Tab. IV), so ergibt sich, daß diese Art der Verteilung allen häufigeren Pflanzenformen gemeinsam ist. Allerdings liegt die Zone der größten Volksstärke nicht immer gerade bei 50 m; *Dictyocha*, *Nitschia closterium* und *Asterionella spathulifera* culminieren erst bei 77 m Tiefe; auch sind bei den nackten Phytoflagellaten und den Gymnodinien die Unterschiede nicht so stark ausgeprägt; aber nur die Zooxanthellen, jene in Radiolarien und anderen Auftriebtieren schmarotzenden gelben Zellen, sind an der Oberfläche selbst zahlreicher als unter derselben. Bei 430 m ist nur noch *Thalassiothrix nitschioides* zahlreich, ebenso in 630 m Tiefe; die übrigen Arten sind schon bei 430 m so gut wie ganz geschwunden.

Es ist nun sehr interessant, daß die Valdivia-Expedition im antarktischen Oceane eine fast völlig gleiche Verteilung der Planktonpflanzen gefunden hat. CHUN sagt nämlich in seinem Werke „Aus den Tiefen des Weltmeeres“: „Die Hauptmasse des pflanzlichen Planktons staut sich zwischen 40 und 80 m Tiefe an. Gegen die Oberfläche nimmt die Quantität ab. Nicht minder auffällig ist aber auch die rasche Abnahme unterhalb 80 m. Auf Grund unserer Untersuchungen können wir mit Sicherheit behaupten, daß die untere Grenze für die Verbreitung lebender pflanzlicher Organismen zwischen 300 und 400 m liegt“ (p. 207).<sup>1)</sup>

Während die untere Grenze für das Vorkommen einer pelagischen Pflanzenart sich im allgemeinen leicht aus der Abnahme der Lichtintensität mit der Tiefe erklärt, so ist die eigentümliche Lage des Maximums der Vegetation sehr schwer verständlich. CHUN sucht die relative Armut der oberen 20 m mit dem geringen Salzgehalt dieser Schichten im Eismeere zu erklären; aber das würde nur für die

<sup>1)</sup> Noch mehr tritt die Übereinstimmung der vertikalen Verbreitung der Planktonpflanzen in der antarktischen See und im Mittelmeer hervor, wenn man den Bericht SCHMIDTENS (Deutscher Reichs-Anzeiger, 25. März 1869, Beilage 1) vergleicht. Es heißt hier: „Die Planktonvegetation ist in der von ihr eingenommenen oberflächlichen Schicht keineswegs gleichmäßig verteilt, sondern zeigt eine ausgeprägte horizontale Differenzierung. Die Masse derselben ist bis ca. 20 m Tiefe eine sehr geringe und nimmt bis 40 m oder auch bis in noch etwas größere Tiefen zu, bis sie ihr Maximum erreicht, welches sie bis 84 m Tiefe behält; dann findet eine plötzliche sehr starke Abnahme statt, auf welche bis zur unteren absoluten Grenze ein langsames Abnehmen folgt.“

polaren Gebiete gelten und die vollständig analogen Verhältnisse im Mittelmeere unerklärt lassen. SCHUMPER giebt denn auch unumwunden zu, daß „sich zur Zeit nicht angeben lässt, warum die oberflächlichste Schicht so arm ist.“ (Reichs-Anzeiger, 25. März 1899, Beilage 1.)

Im Mittelmeer handelt es sich wahrscheinlich um eine periodische Verschiebung des Produktionsmaximums. Außer den Planktonpflanzen zeigen im Mittelmeer nämlich auch die Planktontiere zu gewissen Zeiten eine ganz ähnliche vertikale Verbreitung; im Sommer ist die Oberfläche arm an ihnen und die tieferen Wasserschichten reich; im Winter ist umgekehrt die Oberfläche reicher an ihnen, als die tieferen Zonen. Schon 1888 hat CHUN<sup>1)</sup> auf diese Erscheinung hingewiesen und sie durch die starke Erwärmung der oberflächlichen Wassermassen im Sommer zu erklären versucht. BRANDT wies aber 1885 nach,<sup>2)</sup> daß die Temperatur ohne Einfluß auf diese Verteilung sei und eine andere Erklärung dafür gesucht werden müsse. Vor fünf Jahren zeigte ich dann an dem Auftreten der Appendicularien, daß es sich bei dieser jahreszeitlichen Verschiebung des Aufenthaltes der Auftriebtiere gar nicht um erhebliche Tiefen handle, sondern daß man auch im Sommer die von der Oberfläche verschwundenen Arten meist schon in Tiefen zwischen 10 und 30 m Tiefe fängt und das Maximum der Individuenzahl in der Straße von Messina<sup>3)</sup> im Winter zwischen Oberfläche und 30 m, im Sommer und Herbst zwischen 30 und 100 m liegt. Eine ganz ähnliche Verteilung zeigten aber auch die Siphonophoren, Polychaeten, Amphipoden, Decapoden-Larven und Salpen. Und da die Tiere in letzter Linie von dem Reichtum des Wassers an pflanzlicher Nahrung abhängig sind, wird diese jahreszeitliche Verschiebung in der vertikalen Verteilung der Auftriebtiere sehr wahrscheinlich nur die Folge einer gleichartigen Ortsänderung der Planktonpflanzen sein. Man wird also im Mittelmeer, aber vermutlich auch in jedem anderen nicht zu flachem Meere im Laufe des Jahres ein Zurückweichen des Auftriebs von der Oberfläche und ein späteres Wiederaufrücken derselben zum Meeresspiegel beobachten. Es würde sich bei der Armut der oberflächlichsten Wasserschichten also nicht um ein konstantes, sondern mit den Jahreszeiten wechselndes Verhältnis handeln. Aktive Wanderungen werden hierbei, soweit es sich um Pflanzen

<sup>1)</sup> Pelag. Tierwelt in größerer Meerestiefe. Biblioth. Zoolog. Heft 1.

<sup>2)</sup> Fauna und Flora des Golfes von Neapel. Koloniehild. Radiol.

<sup>3)</sup> Im Hafen von Messina, der eine größte Tiefe von ca. 60 m besitzt, lag das Maximum im Winter unmittelbar an der Oberfläche, im Sommer und Herbst zwischen 10 und 30 m.

handelt, kaum in Betracht kommen; vielmehr wird das Maximum der Produktion aus einer Tiefenzone langsam in eine andere hinauf- resp. hinabrücken. Wandern würden höchstens die Tiere, aber für die kurzlebigen kleinsten Formen wäre dies ebenfalls nicht nötig.

Tabelle V.

Individuenzahl und Volumina für 1000 Liter aus einer Wassersäule von 0—110 m Tiefe.<sup>1)</sup>

Bezeichnung der Arten.	1. Individuenzahl.		2. Volumina. <sup>2)</sup>	
	19. XII. 1900.	11. V. 1901.	19. XII. 1900.	11. V. 1901.
Coccolithophoriden alle:	11 900	948 020	6345 †)	133 560 †)
I. Syracosphaerinen:	5550	924 450	1961	95 671
Pontosphaera	4400	799 830	487	72 801
davon <i>P. huxleyi</i>	4025	793 466	358	70 618
Syracosphaera	750	115 260	499	20 689
<i>S. pulchra</i>	750	v.	499	v.
" <i>mediterranea</i>	—	v.	—	v.
" <i>robusta</i>	—	v.	—	v.
" <i>spinosa</i>	—	v.	—	v.
<i>Calyptosphaera oblonga</i>	—	9360	—	2181
<i>Scyphosphaera apsteini</i>	390	—	975	—
II. Coccolithosphaerinen:	6370	23 570	4384	37 889
Coccolithosphaera	1300	17 650	2894	36 392
<i>C. leptopora</i>	550	v.	565	v.
" <i>wallichi</i>	750	v.	2329	v.
<i>Discosphaera tubifer</i>	—	3100	—	341
<i>Rhabdosphaera</i>	5050	2820	1490	1156
<i>Rh. claviger</i>	—	v.	—	v.
" <i>stylifer</i>	5050	v.	1490	v.

Neben der vertikalen Verteilung ist nun aber auch die Häufigkeit der Coccolithophoriden überhaupt von der Jahreszeit abhängig. Nachstehende kleine Tabelle giebt die Zahlen für Dezember und Mai, wie sie für eine Wassersäule von der Oberfläche bis zu 110 m Tiefe und 1000 Liter Wasser erhalten wurden. Danach waren die Coccolithophoriden im Mai fast 80 mal zahlreicher als im Dezember, aber die Masse, welche durch die Zellen dieser Individuen repräsentiert wurde, war nur 20 mal größer, da die kleinsten Arten, ins-

<sup>1)</sup> Coeff. für die Umrechnung auf eine Wassersäule von 1 qm Querschnitt ist 110,00.

<sup>2)</sup> Der Zellen ohne Schalen!

†) 1 = 1000 Kubik- $\mu$ .

besondere *Pontosphaera huxleyi* im Dezember nicht so dominierte, wie im Mai, und große Arten, wie *Syracosphaera pinnata*, *Scyphosphaera* und *Coccolithophora* relativ zahlreicher waren.

Aus dem Herbst habe ich keine brauchbaren Zählungen, da die von mir damals angewandten Methoden noch zu unzuverlässig waren; ans den Fängen aber habe ich den Eindruck erhalten, daß die Coccolithophoriden im Oktober erheblich zahlreicher waren als im Dezember.

Ist dieser Eindruck richtig, so geht die Entwicklung der Coccolithophoriden im Winterhalbjahre der Entwicklung der Diatomeen parallel, welche im Oktober und April in großer Menge auftreten, vom November bis März hingegen nur eine schwache Volksstärke aufweisen. Die Planktonvolumina zeigen daher auch im Mittelmeer im Herbst und Frühjahr eine sehr starke Kulmination, während sie im Winter sehr klein und im Sommer geradezu armselig sind. In der Bucht von Neapel und in der Straße von Messina verweisen lokale Einflüsse diesen Gang der Planktonentwicklung mehr oder weniger vollkommen. Bei Syracus aber, wo der Küsteneinfluß bei dem rapiden Abfall des Meeresbodens bis zu 1000 m Tiefe nur sehr gering ist und Strömungen fast vollständig fehlen, tritt er, wie die befolgenden Zahlen zeigen, sehr deutlich hervor (Tabelle VI).

**Tabelle VI.**

Auftriebvolumina bei Syracus (mittleres Planktonnetz, Müllerg. 20).

	X.	XI.	XII.	I.	II.	III.	IV.	V.
0—75 m. Vol. i. (bcm.) <sup>1)</sup>	29,0	0,3	0,4	1,0	1,4	1,9	43,0	5,0
Oberflächentemperatur	23,5	20,5	17,0	14,5	13,75	14,0	15,0	16,5°

Abweichend von den Diatomeen und Coccolithophoriden scheinen die Gymnodinien sich zu verhalten, von denen im Winter (Dezember) 30mal mehr Individuen auftraten als im Mai (27 930 gegen 856 460, in 0—110 m Tiefe und in 1000 Liter Wasser).

<sup>1)</sup> Es sind Fänge aus der Mitte jeden Monats ausgewählt. Die Temperaturen sind Durchschnittswerte.

### Tafelerklärung.

Alle Figuren sind ursprünglich nach dem Leben gezeichnet, aber für die Tafel auf einen solchen Maßstab umgezeichnet, daß 2 mm in der Zeichnung  $1 \mu$  in der Natur entsprechen. Die lineare Vergrößerung beträgt also durchgehend 2000. Eine Ausnahme machen hiervon nur die nachfolgenden Figuren, die zur Erläuterung besonderer Verhältnisse dienen: Fig. 15b, 20a, 22, 27, 28, 29, 30, 31a, 36a, 36b, 41b, 48a, 49, 50, 51.

Die Chromatophoren sind in allen Figuren diatominfarben gelb gefärbt, obwohl die wirklich beobachtete Färbung zwischen grün und gelb alle Nuancen zeigte. Wahrscheinlich handelt es sich bei den grünlich oder grün gefärbten Chromatophoren um Absterbeerscheinungen. In den Figurenerklärungen ist jedoch die im einzelnen Falle beobachtete Farbe angegeben.

Die Abkürzungen, die angewandt sind, sind folgende:

- chr. Chromatophor.
- co. Coccolith.
- exc. Excretkörper.
- l.o. Tropfen fetten Öles (?).
- gl. Gallerthülle.
- lk. stark lichtbrechender Körper.
- mb. Schalenmembran.
- n. Kern.
- o. Schalenmündung.
- p. Pore in der Schale.
- pg. Pore in der Schale zum Durchtritt der Geißel.
- r. ringförmiger Körper.
- v. Vakuole.
- zmh. Zellmembran.

### Tafel 4.

Fig. 1. *Pontosphaera huxleyi* n. sp.; junges Individuum mit Geißel, dessen Coccolithen noch unmittelbar der Zelloberfläche anliegen. Der Unterfläche der blassen Coccolithen (co') liegen je zwei stark lichtbrechende Körper an. Chromatophoren grüngelb.

Fig. 2. *Pontosphaera huxleyi* n. sp.; Individuum, dessen Schale von der Zelle abgehoben ist; unter der äußeren Schale ist eine zweite, ihr eng anliegende Schale gebildet, deren Coccolithen (co'') zwar direkt unter den Coccolithen der älteren Schale (co') liegen, aber anders orientiert sind. Die Geißel tritt durch beide Schalen hindurch. Nur drei Coccolithen der inneren Schale sind gezeichnet.

Fig. 3. *Pontosphaera huxleyi* n. sp.; Individuum mit absteigender doppelter Schale, bei der die Coccolithen der älteren äußeren Schale (co') bereits zum größten Teile abgeworfen sind.

Fig. 4. *Pontosphaera huxleyi* n. sp.; Individuum mit vier übereinander liegenden Schalen, die in einer ringförmigen Zone eng aneinander gedrängt sind, mit zunehmender Entfernung von derselben immer weiter auseinander weichen.

Fig. 5. *Pontosphaera huxleyi* n. sp.; Individuum mit drei Schalen in derselben Anordnung wie bei Fig. 4 nach Auflösung der Coccolithen durch Essigsäure. Man sieht deutlich die verschiedenen Schalenmembranen (mb', mb'').

Fig. 6. *Pontosphaera huxleyi* n. sp.; Zelleib von Fig. 5 in der Seitenansicht; r. stark lichtbrechender ringförmiger Körper, an der Grenze zwischen der homogenen Randschicht (expl.) und dem feinkörnigen Innenplasma (endpl.) Im letzteren liegen nur zwei stark lichtbrechende Körper (l.k.); Chromatophoren fehlen vollständig, doch hat die ganze Zelle eine grüne Färbung.

Fig. 7. *Pontosphaera huxleyi* n. sp.; Fig. 6 in der Aufsicht.

Fig. 8. *Pontosphaera huxleyi* u. sp. (?); frei schwimmendes Individuum (nach Verlust der Geißel?) gefunden in dem Fangapparate einer Appendicularie. An dem einen Pole ein stark lichtbrechender ringförmiger Körper (Coccolithen-Anlage?), am gegenüberliegenden Pole eine Vakuole (v.) und der Kern (n.); seitlich zwei große diatominfarbene Chromatophoren.

Fig. 9. *Pontosphaera huxleyi* n. sp. (?); eine Fig. 6 entsprechende aber nackte Zelle, die im Fangapparate einer Appendicularie frei schwimmend gefunden wurde. Chromatophoren fehlen in dem grünlichen Plasma vollständig.

Fig. 10. *Pontosphaera syracusana* n. sp.; leere Schale mit den großen napfförmigen Coccolithen.

Fig. 11. *Pontosphaera inermis* n. sp.; Individuum mit doppelter Schale und diese durchsetzender Geißel; die Pore (p.), durch welche die Geißel die ältere Schale durchsetzt, ist deutlich sichtbar. Die Chromatophoren waren diatominfarben.

Fig. 12. *Pontosphaera inermis* n. sp.; ein anderes Individuum mit doppelter Schale; die äußere Schale schon stark degeneriert und an einer Stelle eingerissen.

Fig. 13. *Pontosphaera inermis* n. sp.; dasselbe Individuum nach Behandlung mit Essigsäure. Die Coccolithen und die Membran der jüngeren Schale sind vollständig gelöst, von der älteren Schale sind noch große schollenförmige Platten zurückgeblieben, die ganz blaß erscheinen und schwer wahrnehmbare sind. An der Zelle hat sich die Zellmembran (zmb.) blasenförmig abgehoben.

Fig. 14. *Pontosphaera haeckeli* n. sp.; Individuum mit einfacher Schale und Geißel; Chromatophoren gelbgrün.

Fig. 15a. *Pontosphaera haeckeli* n. sp.; Flächenansicht der Coccolithen.

Fig. 15b. *Pontosphaera haeckeli* n. sp.; Seiten- und Flächenansicht einzelner Coccolithen bei stärkerer Vergrößerung.

Fig. 16. *Pontosphaera pellucida* n. sp.; Individuum mit doppelter Schale; die äußere ältere Schale ist bereits stark schollig degeneriert und ganz blaß.

Fig. 17. *Pontosphaera pellucida* n. sp.; Zelleib eines anderen Individuums mit doppelter Schale. Das Plasma enthält zwei deutlich getrennte, gelbgrüne Chromatophoren.

Fig. 18. *Pontosphaera pellucida* n. sp.; ein anderes Individuum in einfacher Schale und mit einem außerordentlich großen schalenförmigen Chromatophor, dessen Innenfläche aber zwei stark lichtbrechende Körper angelagert sind.

Fig. 19. *Pontosphaera* sp. ?; Individuum mit doppelter Schale; aus einer Tiefe von 230 m auf 60 m tiefem Wasser geschöpft. Im Zelleibe liegt nur ein relativ kleiner, dunkel diatominfarbener Chromatophor und ein stark lichtbrechender Körper.

Fig. 20. *Pontosphaera* sp. ?; Macrotheka mit zwei Zellen, von denen die eine einen, die andere dagegen zwei grüne Chromatophoren enthält. Beide sind sehr verschieden an Größe. Vielleicht gehört dieses Vermehrungsstadium zu *Pontosphaera pellucida*, mit der die Größe der Zellen und vor allem die wenigen stäbchenartigen Coccolithen übereinstimmen.

Fig. 20a. *Pontosphaera* sp. ?; Flächenansicht einiger Coccolithen von Fig. 20 bei starker Vergrößerung (mehr als 2000).

Fig. 21. *Syracosphaera dentata* n. sp.; zwei Individuen, die nach vollendeter Teilung des Zelleibes noch mit einem kleinen, dem hinteren Pole nahe gelegenen Punkte zusammenhängen. Die Durchschürung der Schale ist von der Schalenmündung (o.) nach hinten vorgerückt. Siehe auch Fig. 68 auf Taf. 6.

Fig. 22. *Syracosphaera dentata* n. sp.; Flächenansicht eines Teiles der Schale, um die Verschmelzung der Coccolithen zu zeigen. Vergrößerung mehr als 2000.

Fig. 23. *Syracosphaera dentata* n. sp.; Individuum mit zwei gelbgrünen Chromatophoren und Kern, aber ohne Geißel.

Fig. 24. *Syracosphaera dentata* n. sp.; Individuum mit zwei divergierenden Geißeln am vorderen Pole und Excretkörpern nahe dem hinteren Pole. Letztere waren in steter Bewegung, doch war eine Vakuole nicht erkennbar. Der Kern ist abnorm weit nach vorn verlagert.

Fig. 25. *Syracosphaera dentata* n. sp.; Macrotheke mit zwei aus einer Längsteilung hervorgegangenen Zellen. Jede Zelle hat erst eine Geißel, aber bereits zwei ganz an die Geißelbasis verlagerte diamtominfarbene Chromatophoren mit je einem lichtbrechenden Körper. Das Plasma ist weiß, homogen und glänzend. Zwei große, eng aneinander gerückte Ballen einer körnigen, dunklen Substanz lagen der hinteren Fläche der einen Zelle angelagert. Die Zellen haben ungleiche Größe.

Fig. 26. *Scyphosphaera apsteini* n. sp., Schale mit einem lückenlosen Ringe von becherförmigen Coccolithen verschiedener Größe. Hier und ebenso an den Exemplaren von Fig. 27 und 29 tritt eine gewisse Symmetrie in der Anordnung und Größe der Becher hervor.

Fig. 27. *Scyphosphaera apsteini* n. sp.; Schale mit unvollständigem Gürtel; Vergrößerung kleiner als 2000.

Fig. 28. *Scyphosphaera apsteini* n. sp.; Schale mit Seitenansicht des Gürtels, um Mündung und Querschnitt der Becher zu zeigen; Vergrößerung weniger als 2000.

Fig. 29. *Scyphosphaera apsteini* n. sp.; Schale mit unterbrochenem Gürtel; Vergrößerung wie bei Fig. 27 und 28.

Fig. 30. *Scyphosphaera apsteini* n. sp.; Teil der Schale, von welcher ein Bechercoccolith entfernt wurde; x. Ort, wo der losgetrennte Coccolith saß, b' und b'' die Nachbarbecher des Gürtels, co. scheibenförmige Coccolithen der übrigen Schalenfläche. Vergrößerung unter 2000.

Fig. 31. *Syracosphaera mediterranea* n. sp.; Schale in der Seitenansicht; die Stäbchen der die Mündung umsäumenden Coccolithen treten deutlich hervor.

Fig. 31a. *Syracosphaera mediterranea* n. sp.; ein Teil des Mündungsrandes in der Aufsicht (bei mehr als 2000facher Vergrößerung).

Fig. 32. *Syracosphaera mediterranea* n. sp.; Zelle nach Anflösung der Coccolithen in Pikrinsalpetersäure. Die Schalenmembran (mb.), die Zellmembran (zmb) und die zwei divergierenden Geißeln sichtbar. Der Chromatophor ist durch die Säure stark verändert, er bildet eine große schalenförmige Platte, deren Innefläche zwei stark lichtbrechende Körper anliegen. Außerdem liegt im Plasma ein Excretballen.

Fig. 33. *Syracosphaera pulchra* n. sp.; birnförmige Schale (cf. Fig. 36).

Fig. 34. *Syracosphaera rohnsta* n. sp.; optischer Längsschnitt durch eine Schale, um den schnauzenförmig vorspringenden Mündungspol und die erhebliche Dicke der aus sehr hohen und schmalen Coccolithen zusammengesetzten Schale zu zeigen.

Fig. 35. *Syracosphaera robusta* n. sp.; Ansicht einer Schale vom oralen Pole aus.

Fig. 36. *Syracosphaera pulchra* n. sp.; kugelige Schale mit geißeltragender Zelle. Letztere enthält zwei große grüne Chromatophoren und einen am hinteren Pole liegenden Kern. Die Geißel ist kurz und am Ende mit einer Anschwellung am Objektträger festgeklebt.

Fig. 36a. *Syracosphaera pulchra* n. sp.; Aufsicht des hinteren Poles einer kugeligen Schale, um die Anordnung der Coccolithen zu zeigen (mehr als 2000fache Vergrößerung).

Fig. 36b. *Syracosphaera pulchra* n. sp.; Aufsicht des Geißelpoles, um die Anordnung der Stäbchencoccolithen und das Eehlen einer Mündung zu zeigen (Vergrößerung wie bei Fig. 36).

Fig. 37. *Syracosphaera pulchra* n. sp.; Macrotheka mit zwei ellipsoidischen Plasmamassen von grünlicher Färbung, an denen Einzelheiten nicht wahrzunehmen waren. Wahrscheinlich stellen sie zwei aus einer Längsteilung hervorgegangene Tochterzellen dar.

#### Tafel 5.

Fig. 38. *Syracosphaera tenuis* n. sp.; Individuum mit großer Vakuole (v.), in der Excretkörper in steter Bewegung schwimmen. Außerdem zwei gelbgrüne Chromatophoren mit je einem stark lichtbrechenden Körper.

Fig. 39. *Syracosphaera tenuis* n. sp.; anderes Individuum, welches nur einen blass gelbgrünen Chromatophor enthält, während an der Stelle des anderen ein großer, milchig aussehender homogener Körper liegt (y). In der großen Vakuole rotieren Excretkörper.

Fig. 40. *Syracosphaera tenuis* n. sp.; dasselbe Individuum wie in Fig. 39; unter einem plötzlichen Ruck ist die Vakuole geschwunden, die Excretkörper liegen nach dem Schwunde der Vakuolenflüssigkeit still; Chromatophor und milchiger Körper sind verlagert. Am hinteren Pole der Schale liegt vielleicht eine Pore (p.).

Fig. 41. *Syracosphaera tennis* n. sp. (?); Macrotheka mit zwei sehr großen grüngelben Chromatophoren, deren jedem zwei stark lichtbrechende Körper anlagern.

Fig. 41a. *Syracosphaera tennis* n. sp. (?); optischer Querschnitt der Macrotheka, um die Falte zu zeigen, welche als nach außen vorspringende Rippe von einem Pol der Schale zum anderen verläuft. Die Zelle selbst zeigt eine leichte Einschnürung.

Fig. 41b. *Syracosphaera tennis* n. sp.; einzelner Coccolith der Macrotheka in Flächenansicht (mehr als 2000fache Vergrößerung).

Fig. 42. *Syracosphaera spinosa* n. sp.; zwei grüne Chromatophoren.

Fig. 42a. *Syracosphaera spinosa* n. sp.; Flächenansicht einzelner Coccolithen.

Fig. 43. *Calyptrosphaera oblonga* n. sp.; Seitenansicht einer Schale.

Fig. 44. *Calyptrosphaera oblonga* n. sp.; Seitenansicht einer anders geformten Schale.

Fig. 45. *Calyptosphaera oblonga* n. sp.; Macrotheka mit Zelle, die zwei gelbgrüne Chromatophoren und drei große, stark lichtbrechende Körper enthält.

Fig. 45a. *Calyptosphaera oblonga* n. sp.; ein Coccolith der Macrotheka stärker vergrößert in Seitenansicht und von der Fläche gesehen.

Fig. 46. *Calyptosphaera oblonga* n. sp.; die Macrotheka von Fig. 45 nach Behandlung mit Essigsäure. Die Schalenmembran ist nach der Zerstörung der Coccolithen sichtbar geworden und die drei stark lichtbrechenden Körper sind zu einer großen Masse verschmolzen.

Fig. 47. *Discosphaera tubifer* (MURRAY u. BLACKM.) LOHM.; Individuum in der Seitenansicht, schematisch gehalten, um die polare Differenzierung der Schale besser hervortreten zu lassen. Es sind nur die Fortsätze eines Meridiankreises gezeichnet. In der Zelle liegen zwei diatominfarbene Chromatophoren.

Fig. 48. *Discosphaera tubifer* (MURRAY u. BLACKM.) LOHM.; Individuum, welches einen Rhabdolithen ähnlichen Körper im Zelleibe einschließt (z.).

Fig. 48a. *Discosphaera tubifer* (MURRAY u. BLACKM.) LOHM. Der Rhabdolithen ähnliche Körper stärker vergrößert.

Fig. 49. *Discosphaera thomsoni* OSTENFELD; der Fortsatz eines Coccolithen nach MURRAY'S Abbildung. Vergrößerung mehr als 2000.

Fig. 50. *Discosphaera tubifer* (G. MURRAY u. BLACKM.) LOHM. Fortsatz eines Coccolithen. Vergrößerung mehr als 2000.

Fig. 51. *Rhabdosphaera claviger* G. MURRAY u. BLACKM. Rhabdolith nach G. MURRAY u. BLACKMAN. Vergrößerung mehr als 2000.

Fig. 52. *Coccosphaera leptopora* G. MURRAY u. BLACKM. Flächenansicht eines Coccolithen nach einem Mittelmeer-Exemplar (cf. Fig. 64).

Fig. 53. *Calyptosphaera globosa* s. sp.; Individuum mit einer Kappe abgeworfener Coccolithen der alten Schale und einem abnorm großen Coccolithen. Vielleicht eine Macrotheka. Zelle mit zwei großen gelbgrünen Chromatophoren und je einem stark lichtbrechenden Körper. Die Schale ist im optischen Schnitt gezeichnet, so daß die Mützenform der Coccolithen deutlich wird.

Fig. 53a. *Calyptosphaera globosa* n. sp.; Stück der Schale mit der Flächenansicht der Coccolithen.

Fig. 54. *Calyptosphaera oblonga* n. sp. (?); dem Individuum von Fig. 53 sehr ähnlich, aber von unregelmäßiger Gestalt und mit verschiedenen abnorm großen Coccolithen. Zelle mit zwei grüngelben Chromatophoren.

Fig. 55. Coccolithophoride mit phiolenförmiger Schale; die Schale ist in der Seitenlage im optischen Schnitt gezeichnet; nur an einer Stelle sind die Coccolithen eingetragen. Der plasmatische Inhalt der Schale war diatominfarben, ließ aber Details nicht erkennen.

Fig. 56. Phiolenförmige Coccolithophoride wie in Fig. 55, aber von der Unterfläche des Halses aus gesehen.

Fig. 57. Phiolenförmige Coccolithophoride einer anderen Art, deren in

Fig. 57a abgebildeten Coccolithen (Flächenansicht und optischer Längsschnitt) größer als bei der vorigen Art sind und einen gestreckten zweiköpfigen Buckel tragen.

Fig. 58. *Coccolithophora walliichi* n. sp.; fast kugelige Schale mit weiter Mündung.

Fig. 58a. *Coccolithophora pelagica* WALLICH; Flächenansicht eines Coccolithen von der Fläche, nach G. MURRAY u. BLACKMAN; eine Doppelpore im Centrum des Coccolithen.

Fig. 58b. *Coccolithophora wallichi* n. sp.; Flächenansicht eines Coccolithen; eine unregelmäßig geformte Pore.

Fig. 58c. *Coccolithophora pelagica* WALLICH; optischer Längsschnitt eines Coccolithen, schematisch; nach G. MURRAY u. BLACKMAN.

Fig. 59. *Coccolithophora wallichi* n. sp.; eiförmiges Individuum mit weiter Schalenöffnung (o); Zelle mit langer Geißel und zwei großen olivenöfarbenen Chromatophoren. Die Coccolithen der Schale sind in regelmäßigen Spirallinien angeordnet.

Fig. 60. *Coccolithophora wallichi* n. sp.; eiförmiges Individuum nach Auflösung der Coccolithen in Essigsäure; die Chromatophoren sind durch die Säure deformiert, die vier stark lichterhellen Körper, von denen je einer einem Chromatophorenhallen angelagert ist, lassen vermuten, daß auch im Leben bereits vier Chromatophoren vorhanden waren. Der Kern färbte sich intensiv mit Carmin. Die Zellmembran ist deutlich doppelt kontouriert; eine feine Felderung derselben ist wahrscheinlich nur durch ihrer Innenfläche anliegende Körnchen vorgetäuscht. Die Schalenmembran ist sehr zart.

Fig. 61. *Coccolithophora leptopora* G. MURRAY u. BLACKMAN. Individuum nach Auflösung der Coccolithen in Essigsäure. Die eigentliche Zelle wird von einer dicken Gallertschicht (gl.) umhüllt, eine besondere Schalenmembran ist nicht sichtbar. In der Zelle liegen außer zwei großen diatominfarbenen Chromatophoren, dem Kern und den stark lichtbrechenden Körpern eine Vakuole und ein Coccolith. Letzterer löste sich bei längerer Einwirkung der Säure ebenfalls vollständig, aber die Gallerthülle der Zelle schützte ihn selbstverständlich zunächst vor der Zerstörung.

Fig. 62. *Coccolithophora leptopora* G. MURRAY u. BLACKMAN. Mit Essigsäure behandelte Zelle mit zwei breit handförmigen Chromatophoren, die mit feinen Plasmasträngen in das Plasmanetz des Zelleibes ausstrahlen.

Fig. 63. *Coccolithophora leptopora* G. MURRAY u. BLACKMAN. Ein anderes ebenso behandeltes Individuum mit nur einem bandförmigen Chromatophor, dessen Innenfläche aber zwei stark lichterhelle Körper angelagert sind. Die Zellmembran enthält einen langgestreckten schmalen Ring.

Fig. 64. *Coccolithophora leptopora* G. MURRAY u. BLACKMAN; schematischer optischer Schnitt eines Coccolithen nach G. MURRAY u. BLACKMAN (cf. Fig. 52).

Fig. 65. *Rhabdosphaera styliifer* n. sp.; Individuum mit zwei großen gelbgrünen Chromatophoren und Kern.

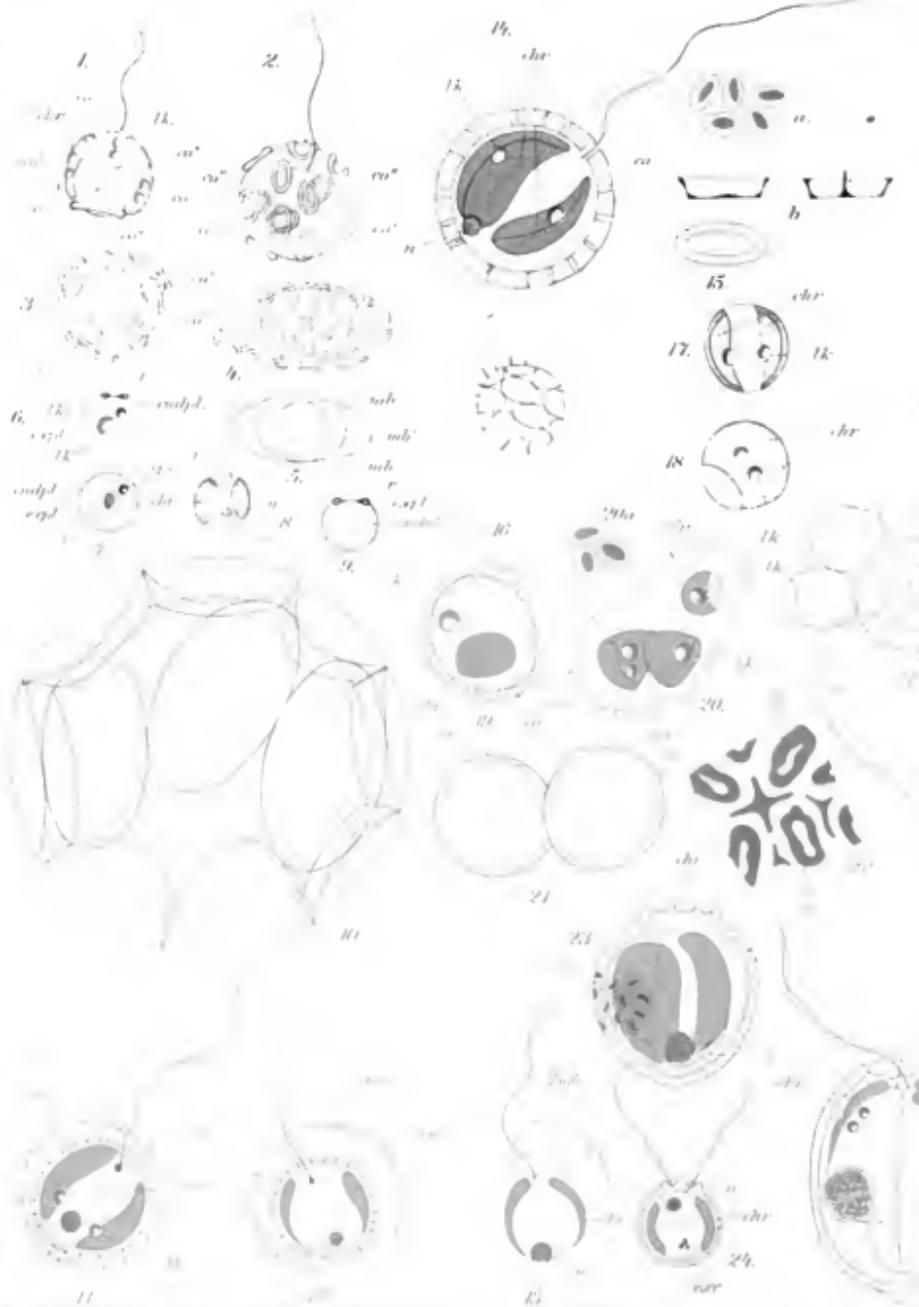
Fig. 66. *Umbilicosphaera mirabilis* n. sp.; Macrotheka mit zwei Zellen von ungleicher Größe; jede Zelle mit Kern und zwei großen olivenöfarbenen Chromatophoren. Die Coccolithen sind in regelmäßigen Zügen angeordnet, deren Verlauf durch feine Linien in der Figur angedeutet ist.

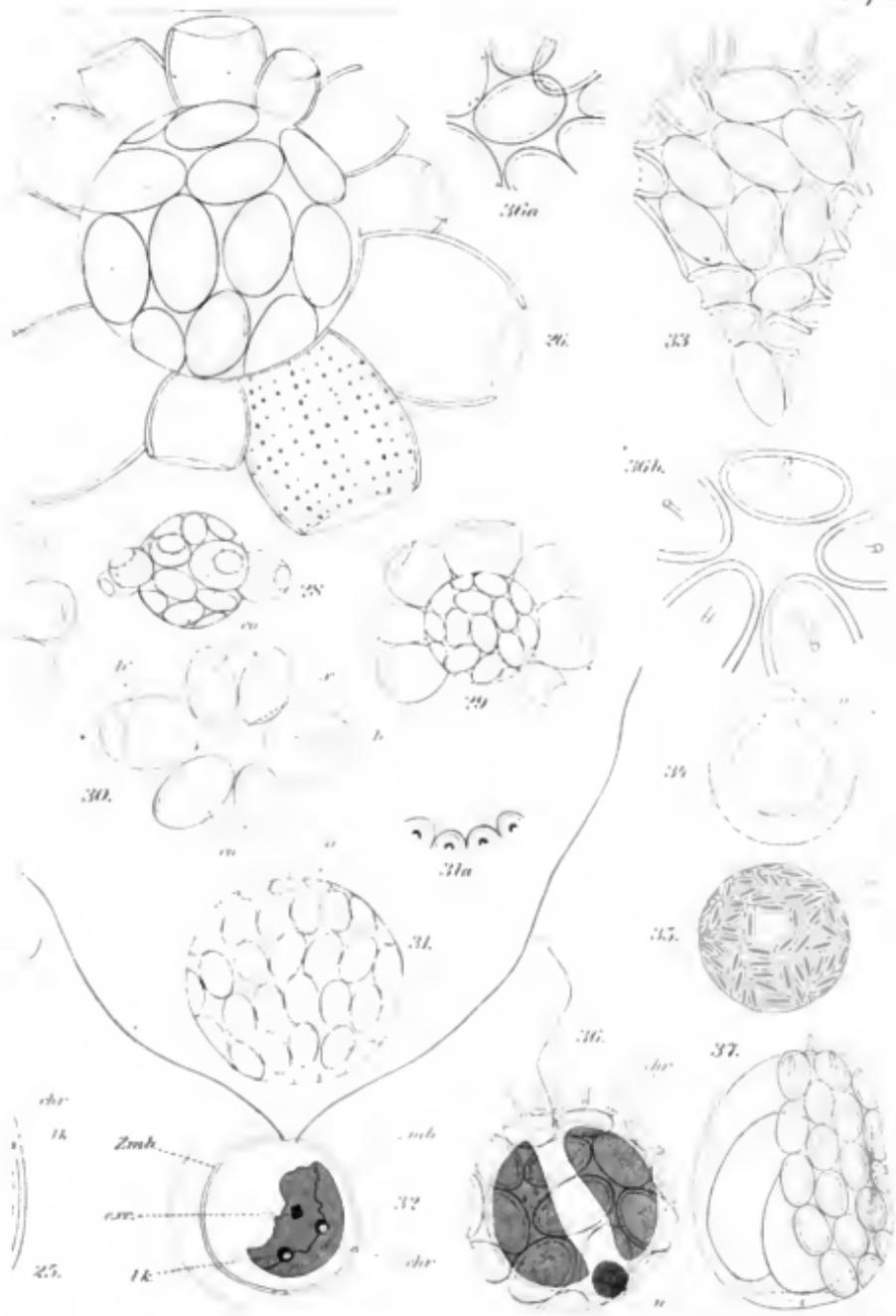
Fig. 66a. *Umbilicosphaera mirabilis* n. sp.; Coccolith der Macrotheka im optischen Schnitt.

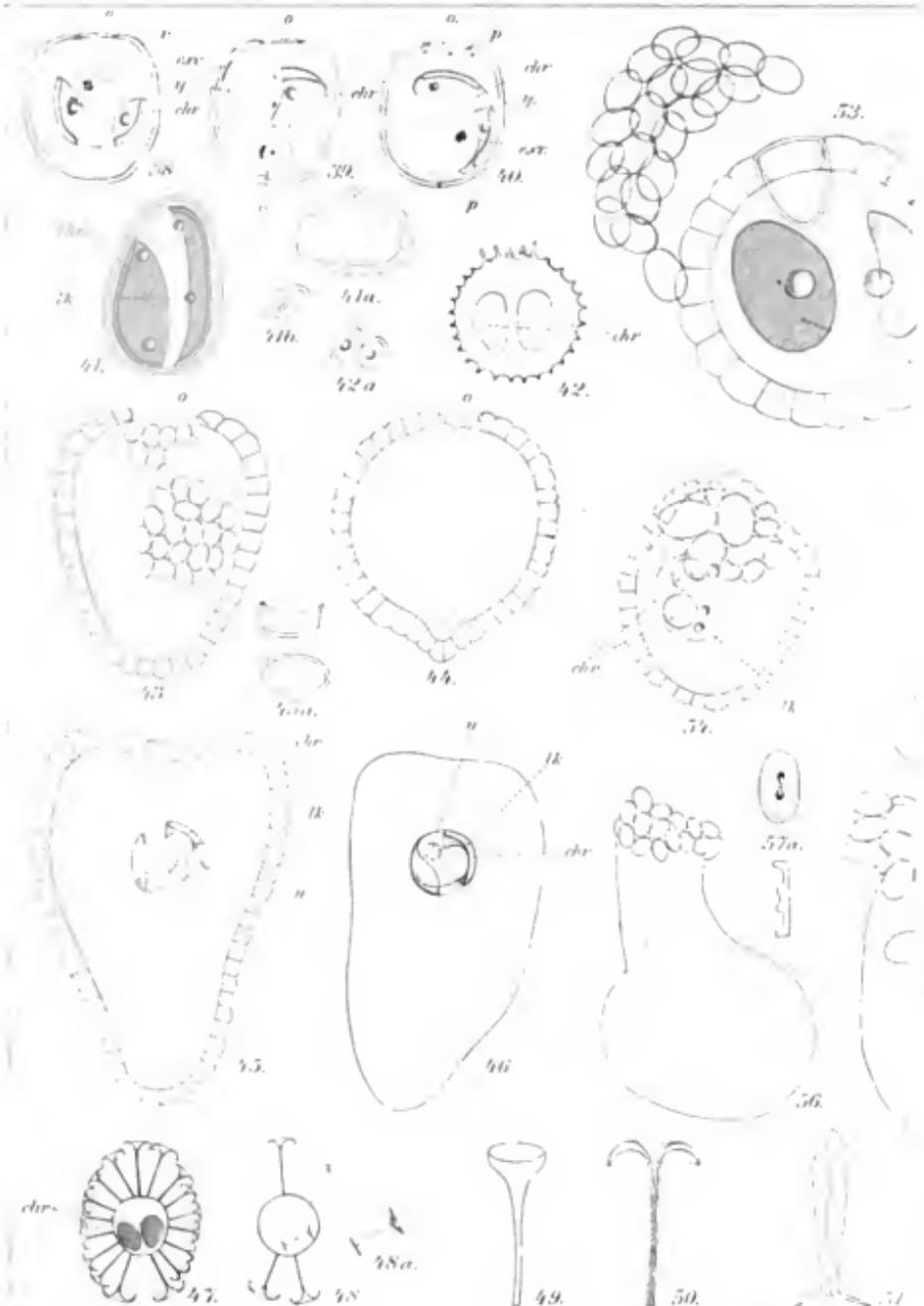
#### Tafel 6.

Fig. 67. *Syracosphaera* sp. ?; Macrotheka mit Coccolithen sehr verschiedener Größe. Der Inhalt bestand aus einer großen Zelle mit einem großen, mit Safranin sich lebhaft färbendem Kerne. Chromatophoren waren nicht vorhanden.

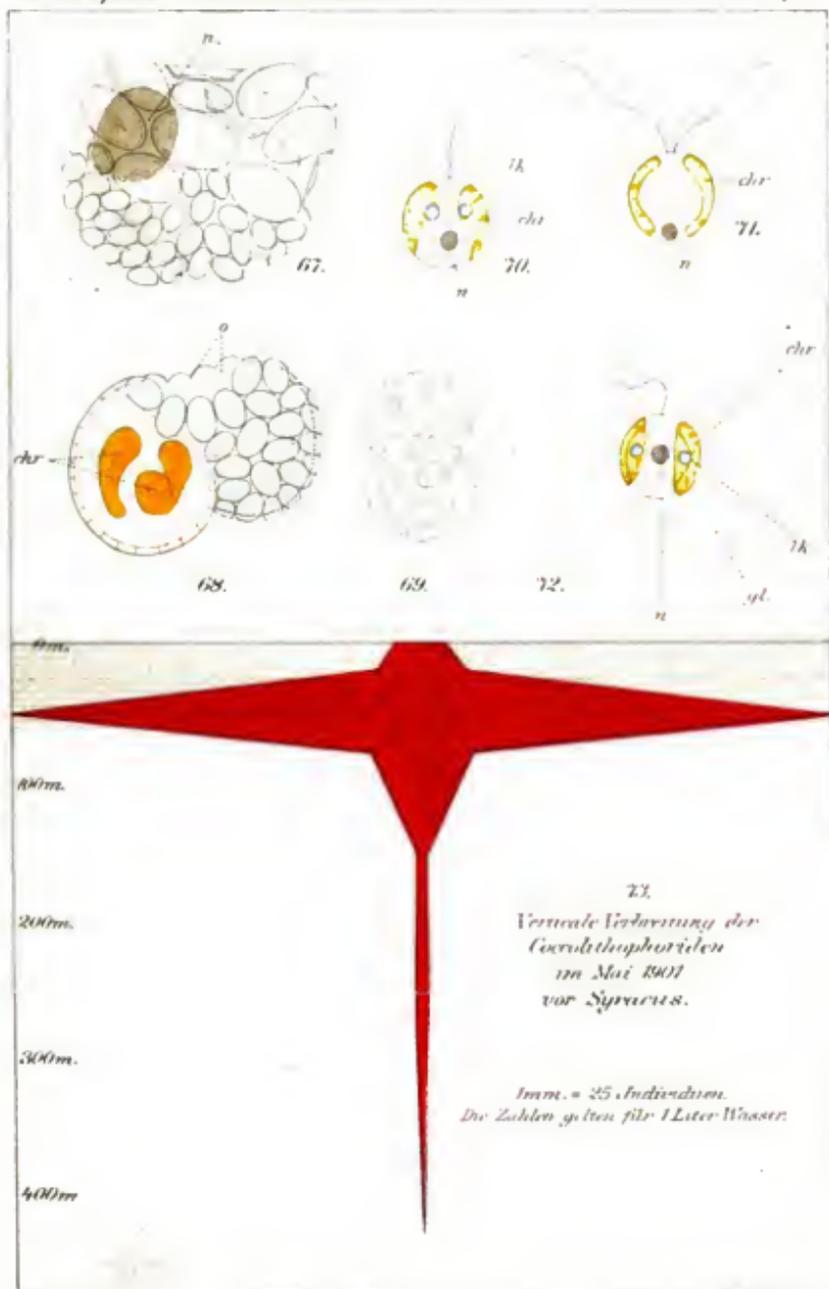
Fig. 68. *Syracosphaera* sp. ?; unvollständig geteilte Schale; die Mündung ist sehr weit; die Durchschnürung schreitet in der Längsachse der Zelle vom oralen











und vom hinteren Pole ans vor. Der Zellinhalt war bis auf zwei grüngelbe Chromatophoren in der einen Schalenhälfte zerstört.

Fig. 69. *Pontosphaera huxleyi* n. sp.; unvollständig geteilte Schale.

Fig. 70. Nackter Flagellat mit einer polständigen Geißel und zwei großen diatominfarbenen Chromatophoren. Vielleicht nacktes Stadium einer Coccolithophoride.

Fig. 71. Wie Fig. 70, aber mit zwei gleichlangen Geißeln.

Fig. 72. Wie Fig. 70, aber Geißel kürzer und die ganze Zelle in eine dicke Gallerthülle eingeschlossen. Es kommen auch Gallerthüllen mit zwei und vier paarweise gelagerten Zellen vor.

Fig. 73. Graphische Darstellung der vertikalen Verbreitung der Coccolithophoriden im Meere nach den Zählungen von Schöpfproben, die im Mai 1901 auf tiefem Wasser vor Syracus gewonnen wurden. Die Kurve stellt die Zahl der in je 1 Liter gefundenen und Zellen enthaltenden Schalen dar; die leeren Schalen sind unberücksichtigt geblieben; 1 mm in der Zeichnung entspricht 25 Individuen im Fang.

Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.

## Notiz über die *Trichomonas hominis* (Davaine).

Von

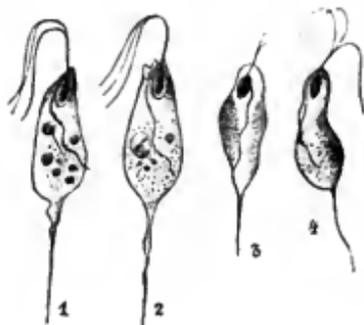
S. Prowazek (Frankfurt a. M.).

Hierzu 4 Abbildungen.

---

Nicht selten werden auf dem weißlichen Belage, vor allem jedoch in der Höhlung carieser Zähne zwischen *Bacillus buccalis*, *Leptothrix buccalis*, *Spirochaete dentium* sowie kleineren Mikrokokken Flagellaten gefunden, die einer neuerlichen Untersuchung zufolge mit Bestimmtheit der Gattung *Trichomonas* Donnè und zwar der *Trichomonas hominis* (Davaine) angehören, einer Art, die sich von der bekannteren *Trichomonas vaginalis* (Donnè) zunächst durch ihre geringere Größe, ferner durch eine mehr birnförmige Gestalt und längere Geißeln in auffallender Weise unterscheidet. Unsere Form scheint aber andererseits noch von der gewöhnlichen, allerdings bis jetzt auch noch nicht genauer untersuchten *Trichomonas hominis* (Davaine) insofern abzuweichen und gleichsam eine Unterart zu bilden, als bei ihr die undulierende Membran etwas zur Seite um den ovoiden Zelleib herum verläuft und das Hinterende ungemein dehnbar ist, so daß es manchmal zu einem langen protoplasmatischen Endfaden von einer fast vierfachen Länge des eigentlichen Zelleibes angezogen wird. — Die Größenverhältnisse der Flagellaten sind großen Schwankungen unterworfen, durchschnittlich beträgt seine Länge ca. 5–9  $\mu$  und die Breite etwa 3  $\mu$ . Die Gestalt ist, wie schon oben bemerkt wurde, birnförmig und an der einen Seite etwas abgeflacht — sonst ist unsere Form überaus metabolisch, vor allem wird oft das geißeltragende Vorderende umgebogen und stark verkürzt, um hernach wiederum eine Verlängerung zu erfahren; manchmal scheint es von dem keulig angeschwollenen Hinterende abgesetzt zu sein (Fig. 4) und täuscht so zuweilen Querteilungsstadien vor.

Mit der distalen Spitze heftet es sich oft an abgestoßene Epithelteile an und dann kann man zuweilen periodisch über einen derartigen haftpseudopodialen Fortsatz, der manchmal gleichsam kontraktorsch basal gewellt (Fig. 1) erscheint, knotige Anschwellungen langsam vorschreiten sehen (Fig. 2). Etwas seitlich von der homogenen, dichteren Zelleibsspitze entspringen die drei Geißeln, die basalwärts meistens zusammen verklebt sind, einen leichten grünlichen Schimmer besitzen und von denen besonders die untere etwas stärker entwickelt zu sein scheint. Sie schlagen mit einer einfachen Biegung peitschenförmig, doch



derart, daß zuweilen die äußere Geißel sich selbständig nach der anderen Seite bewegt; von ihrer gemeinsamen Basis geht eine kurze rhizoplastartige Struktur zu dem im oberen Teile gelegenen ovalen bis flaschenförmigen Kern, der ziemlich homogen ist und im Inneren feinkörnig oder höchstens minutiöse wabig gebaut zu sein scheint; in seiner Konfiguration und Beschaffenheit weicht er sonst in nichts von dem Aussehen der Kerne der gewöhnlichen kleineren Flagellaten ab. — Die undulierende Membran entspringt ein wenig unterhalb der Insertionsstelle der drei Geißeln und schlägt meist in drei abfallenden Wellenzügen und scheint schließlich noch in ein sehr kurzes, zartes Geißelende auszulaufen. An Eisenhämatoxylinpräparaten glaube ich unter günstigen Lagerungsverhältnissen an ihrer Geißelbasis nach Art der Trypanosomenmembran ein kleines Centralkorn oder Basalkorn wahrgenommen zu haben (Fig. 3).

Bei einzelnen Exemplaren wurde seitlich von der undulierenden Membran ein leichter oberflächlicher Leistenkontur beobachtet. — Das Protoplasma der Flagellaten ist zart grünlich schimmernd und birgt in seinen Strukturknotenpunkten feine Mikrogranula. Außerdem bemerkt man in ihm kleine Nahrungsvakuolen, deren vergängliche Grenze oft der Nahrung, die interessanterweise fast nur aus Mikrokokken besteht, vollkommen dicht anliegt. Die einzelnen Verdauungsstadien der Beutemikroben kann man unter Anwendung der Vitalfärbung mit Neutralrot bequem studieren, — diese färben sich nämlich zuerst in zarten rosa Nüancen, nehmen sodann eine etwa bläulichrote (Säureeinfluß) Tinktion an, die schließlich in verschiedene

Stufen von Schmutzigrot übergeht, — peripher tauchen dann auch einzelne dunkle Körnchen von weiter veränderten Stoffwechselprodukten auf. Die Kokken werden seitlich von der undulierenden Membran meistens an der Stelle einer nicht immer wahrnehmbaren, muldenartigen Vertiefung in das Innere des Protoplasmaleibes unter Vakuolenbildung aufgenommen. Einigemal tauchten an dieser Aufnahme stelle des Vorderendes tuberkelartige Fortsätze auf (Fig. 2). Auf diese Art und Weise wurden in den Zelleib oft 14 Kokken aufgenommen. Auch MARCHAND beschrieb in den Zellen einer *Trichomonas* aus dem Harn eines Mannes glänzende Körperchen, die in Vakuolen ruhten und vermutlich Nahrungsstoffe waren, dagegen soll nach den meisten Litteraturangaben die Ernährung der *Trichomonas vaginalis* nur durch Flüssigkeitsaufnahme vermittelt werden. Eine kontraktile Vakuole fehlt, obzwar sich einmal eine derartige unter dem Einfluß des zunehmenden Deckglasdruckes ausbildete, aber bald verschwand. Kulturversuche mißlangen bis jetzt; Vermehrungsvorgänge konnten demnach auch nicht studiert werden, doch wurde einmal in einem Präparat an einem Individuum eine Verbreiterung des Vorderendes und eine spindelförmige Ausbildung des Kernes beobachtet werden. Da dieses Flagellat doch immer nur vereinzelt unter den zahlreichen Speichelkörperchen und abgestoßenen Zellen meist auf einer Stelle festgeheftet in lebhafter schaukelnder Bewegung angetroffen wurde, so konnte man ihn nur als einen unschädlichen Commensalen der menschlichen Mundhöhle auffassen. — Anschließend an diese Notiz sei noch die Bemerkung gestattet, daß häufig in anscheinend völlig abgestorbenen Epithelzellen alle Stadien einer indirekten Zellteilung beobachtet wurden, doch ist es fraglich, ob diese Vorgänge nach oder vor der Erlangung ihrer Selbständigkeit sich abgespielt haben oder vielleicht eben die Folge der Abstoßung und des Unterganges der Zellen waren, deren Kerne allerdings dann kaum gerade auf dem Stadium der Kerndurchschnürung stehen würden.

---

*Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

## Das System der Protozoen.

Von

**F. Doflein** (München).

Hierzu 3 Textfiguren.

In meinem kürzlich erschienenen Buch „Die Protozoen als Parasiten und Krankheitserreger“ (1901) habe ich einige Neuerungen in der Systematik der Protozoen vorgeschlagen, deren Berechtigung ich an jener Stelle, in einem Lehrbuch, nicht ausführlich nachweisen konnte. Dies will ich nachholen, indem ich im Nachfolgenden meine Einteilungsprinzipien darlege und mich gleichzeitig im allgemeinen über das System der Protozoen verbreite.

Ein auf phylogenetischer Basis gegründetes System der Protozoen kann sich bei unseren gegenwärtigen Kenntnissen nur auf ganz allgemeine Vermutungen über die Abstammung der einzelnen Gruppen stützen. Der von HAECKEL (94) in seiner systematischen Phylogenie aufgestellte Stammbaum (p. 139) bedeutet einen sehr interessanten Versuch. Mehr als einen solchen könnte man auch heute nicht geben, obwohl in den letzten Jahren unser Wissen von den Protozoen sich sehr erheblich vermehrt hat. HAECKEL selbst erwähnt, dass für verschiedene der von ihm aufgestellten Gruppen ein polyphyletischer Ursprung nicht auszuschließen ist; andere Gruppen lassen sich mit ebenso guten oder selbst besseren Gründen von anderen Ursprüngen ableiten, als sie sein Schema andeutet; ich erwähne nur die Sporozoen, die Acineten, die peritrichen Ciliaten.

Wenn also ein Stammbaum der Protozoen in den meisten seiner Teile noch so sehr hypothetisch bleiben muß, so könnte man auf die Idee kommen, die Protozoen in einem künstlichen System zu gruppieren, bis unsere Kenntnisse so zugenommen haben werden, daß man sich an ein natürliches System heranwagen darf. Deun ein

System, Ordnung in den bekannten Formen, ist selbstverständlich für den Fortschritt der Forschung notwendig.

Bei genauerer Überlegung findet man aber sehr bald, daß dies gar keinen Vorteil bringen würde; denn auch ein künstliches System wäre nicht so elastisch, daß es alle neuen Forschungsergebnisse in sich aufnehmen könnte. Im Gegenteil, jede Änderung unseres Wissens könnte es von Grund auf umstürzen.

Wenn wir also auch zur Zeit kein natürliches System in dem Sinne schaffen können, daß die Abstammung der einzelnen Arten, Gattungen, Familien u. s. w. mit auch nur annähernder Sicherheit in demselben zum Ausdruck gebracht würde, so muß doch das zu einer bestimmten Zeit aufgestellte System der Ausdruck alles dessen sein, was man bis zu dem betreffenden Zeitpunkt über eine Abteilung der Organismenwelt weiß. Es muß also diejenigen Formen in Gruppen zusammenfassen, welche in — nach dem dermaligen Stand unseres Wissens — wesentlichen Merkmalen übereinstimmen und es muß diejenigen Formen trennen, welche in solchen Merkmalen von einander abweichen.

Welche Merkmale „wesentlich“ sind, das wird wohl zu verschiedenen Zeiten verschieden beurteilt werden. Im allgemeinen wird ein Forscher bei einer tieferen Einsicht in den Formenreichtum einer Gruppe nur diejenigen Merkmale für wesentlich halten, um die höheren Einheiten der Systematik zu charakterisieren, welche von bestimmendem Einfluß auf die Gesamtorganisation sind.

Dies Prinzip ist auch von jeher bei der Einteilung des Tierreichs in Stämme, Klassen und Ordnungen befolgt worden; auf diesem Gebiet ist denn auch die Wissenschaft sehr konservativ gewesen und nur neue Entdeckungen haben zu Neuerungen geführt, z. B. zur Trennung der Echinodermen von den Coelenteraten. Bei den niederen Kategorien der Klassifikation herrscht aber eine große Willkürlichkeit, sodaß wir fast in jeder Abteilung des Tierreichs andere Gesichtspunkte zur Abgrenzung der Familien, Gattungen und Arten angewandt finden. Doch dies ist ein Thema für sich, dessen Verfolgung uns an dieser Stelle zu weit von unserem Gegenstande ablenken würde; ich hoffe demnächst an anderer Stelle darauf zurückzukommen.

Wir kommen also zu folgendem Resultat: Ein System der Protozoen, welches den natürlichen Verwandtschaftsbeziehungen derselben gerecht zu werden sucht, ist nicht nur wissenschaftlicher, sondern es ist auch praktischer. Dazu kommt noch, daß es eventuell einen großen heuristischen Wert haben kann, indem die Forschung

in gewisse Bahnen gelenkt werden kann, zum Widerspruch oder zur Bestätigung.

Ein weiterer, sehr bedeutender Vorteil des natürlichen Systems ist, daß sein Verfasser selbst in Gruppen, deren Erforschung noch zurückgeblieben ist, durch Ahnungsvermögen und einen gewissen systematischen Instinkt die natürliche Verwandtschaft zum Ausdruck bringen und dadurch dem System eine endgültige Fassung geben kann.

Die Protozoenforschung ist zwar in den letzten Jahren sehr fruchtbar gewesen, und verspricht, in Zukunft es noch viel mehr zu werden. Eine Menge von Formen werden sicherlich neu entdeckt und die Entwicklungskreise bekannter und neuer Formen werden erforscht werden und vielleicht ganz neue Gesichtspunkte in die Klassifikation bringen. Trotzdem ist es gut und von Wert für die Wissenschaft, wenn jede bedeutendere Etappe der Forschung in der Systematik zum Ausdruck kommt; natürlich unter der Bedingung, daß letztere nicht doktrinär auftritt, sondern nur die Rolle eines Mittels zum Überblick beansprucht.

Ist die Kenntnis einer Gruppe einmal so weit gediehen, wie sie es z. B. in gewissen Abteilungen der Säugetiere ist, dann kann freilich die Systematik beanspruchen, mehr zu sein: dann wird sie zur Stammesgeschichte.

Diesem Ideal nähern wir uns aber bei den Protozoen nur in wenigen Gruppen aus weiter Ferne.

Solche Überlegungen ermutigten mich, von der üblichen Einteilung der Protozoen in 4—6 gleichgeordnete Klassen abzugehen und zwei große Gruppen im Stamme der Protozoen von einander zu sondern, zwei Unterstämme:

I. Unterstamm: **Plasmodroma.**

II. Unterstamm: **Ciliophora.**

Der erste Unterstamm umfaßt die Klassen der Rhizopoden, Mastigophoren und Sporozoen, der zweite diejenigen der Ciliaten und Suctorien.

Als sich mir die Notwendigkeit einer solchen Zweiteilung aufdrängte, stellte sich gleichzeitig bei mir der Zweifel ein, ob nicht diese Einteilung gerade in zwei einander gegenüberstehende Gruppen weniger den natürlichen Verhältnissen, als einer durch den Gebrauch der dichotomen Tabellen erworbene Gewohnheit oder einer allgemeinen Neigung des menschlichen Denkens entspräche. Diese letztere Möglichkeit kann ich natürlich nicht ausschließen, aber ich hoffe im folgenden zeigen zu können, daß es sich auch um einen natürlichen

Gegensatz handelt. Von vornherein ist jedenfalls zuzugeben, daß sowohl dichotome Entwicklung von einem einheitlichen Ausgangspunkte, als auch die stark abweichende Entwicklung eines Seitenastes am schon komplizierten Stammbaum bei den Protozoen ebensogut möglich ist, wie bei irgend einem anderen Tierstamm, und daß bei ihnen ebensogut auf beiden Wegen zwei kontrastierende Gruppen entstehen konnten.

Betrachten wir nun die Merkmale, durch welche die beiden von mir aufgestellten Unterstämme sich von einander unterscheiden!

*Plasmodroma* habe ich den ersten Unterstamm genannt, weil seine Angehörige nur solche Organellen zur Fortbewegung benötigen, welche echte Pseudopodien, deren Derivate oder Weiterbildungen (in den Geißeln) darstellen. Außer Betracht können wir hier die Fortbewegung durch Absonderung von Gallertfäden lassen, welche bei gewissen Sporozoen sicherlich als spezielle Anpassung auftritt. Bei den nämlichen Formen kommt ja daneben amöboide Beweglichkeit (Gregarinen) oder Ausbildung von Geißeln (Coccidien sporen) vor.

Bei vielen Rhizopoden sehen wir Geißeln und Pseudopodien sich gegenseitig ersetzen; wir sehen bei Flagellaten, Rhizopodenschwärmern und Mycetozoen schwärmern an der gleichen Stelle des Körpers, wo kurz vorher noch ein Pseudopodium funktionierte, eine Geißel auftreten. Bei *Dimorpha mutans* sehen wir sogar Geißeln unter zahlreichen Pseudopodien und mit diesen in homologen Beziehungen zum Centrakorn.

Mit dem Namen *Plasmodroma* soll gesagt sein, daß die Angehörigen dieser Gruppe Bewegungsorganellen besitzen, welche sich leicht als vorgestreckte Teile des Körperplasmas erkennen lassen, und welche in sehr vielen Fällen noch je nach Bedarf ausgestreckt und wieder eingezogen werden können. Es soll damit natürlich nicht gesagt sein, daß die Bewegungsorganellen der Ciliophora keine Plasmateile seien, noch daß alle *Plasmodroma* Pseudopodien oder Geißeln aufweisen müssen. Ein systematischer Name vermag ja niemals alle damit bezeichneten Organismen ganz scharf zu umfassen.

Die meisten Autoren waren bisher der Ansicht, daß man genötigt sei, die Ciliaten von Flagellaten abzuleiten, indem sie von der Annahme ausgingen, daß eine allmähliche Vermehrung von Geißeln zur Bedeckung des ganzen Körpers mit Bewegungsorganellen, welche entsprechend ihrer großen Zahl kürzer sein konnten, geführt habe.

Nach meiner Anschauung können Cilien gerade so gut phylo-

genetisch plötzlich aufgetreten sein, wie wir sie jetzt noch bei den Infusorien in gewissen Fällen plötzlich auftreten sehen. Wenn eine Vorticelle z. B. sich von ihrem Stiel ablöst, so sehen wir an ihrem Hinterende mit einem Male einen Kranz von Cilien erscheinen. Ferner kommen Cilien bei den Schwärmern von Algen (z. B. *Vaucheria*) vor und sind außerdem eine weitverbreitete Erscheinung bei Metazoen. Hier ist es gewöhnlich die freie Oberfläche von Epithelzellen, welche mit Cilien bedeckt ist. Ich erinnere nur an die wimpernden Ektodermzellen der Turbellarien, an die Wimperepithelien in den inneren Organen selbst der höchsten Wirbeltiere. Wimpern sehen wir ferner in früheren Embryonalstadien von zahlreichen Wirbellosen (Würmern, Echinodermen, Mollusken) an Furchungszellen, oder Ektodermzellen der Larvenstadien auftreten. Es muß sich also um eine weitverbreitete Eigenschaft der lebenden Substanzen handeln, unter bestimmten Verhältnissen Cilien bilden zu können. Die interessanten Untersuchungen, welche von BÜTSCHLI, QUINCKE und RUMBLER über die amöboide Bewegung ausgeführt worden sind, machen es in hohem Grade wahrscheinlich, daß dieselbe auf den Gesetzen der Oberflächenspannung beruht. Wie man es versucht hat, diese Erklärungsweise auch auf die Muskelbewegung auszudehnen, so wird man es vielleicht mit der Zeit auch für die Geißel- und Wimperbewegung thun können. Jedenfalls bin ich überzeugt, daß es gelingen wird, nachzuweisen, daß die Wimperbildung und Wimperbewegung auf gewissen physikalisch-chemischen Bedingungen der Zellorganisation und ihrer Umgebung beruht. Solche Bedingungen rufen an einer Zelle Wimperbildungen hervor, ob sie nun ein Infusor sei oder sich an der Zusammensetzung des Trachealepithels des Menschen beteilige.

Ich habe schon in meinem Vortrag über die Vererbung von Zelleigenschaften (1900) auseinandergesetzt, wie viele Zelleigenschaften, je nach dem Ort, den eine Zelle einnimmt, an ihr auftreten können; eine ganze Anzahl von Untersuchungen von WOLFF, DRIESCH u. a. weisen uns auf die Thatsache hin, daß die Zellen von vielen Metazoen ganz verschiedene Form und Funktion annehmen können, je nach der Stelle, die ihnen im Organismus natürliche Entwicklung oder Experiment angewiesen haben. Daher müssen wir sehr vorsichtig sein, wenn wir Zelleigenschaften, welche sich in den verschiedensten Tiergruppen wiederholen, zur Charakterisierung von Verwandtschaftsbeziehungen benützen wollen. Jedenfalls können solche Eigenschaften nur dann für diesen Zweck etwas aussagen, wenn sie sich mit anderen von größerer Bedeutung vereinigen.

Wenn ich also den Bewegungsorganellen der Protozoen für die Entscheidung von Verwandtschaftsbeziehungen auch eine gewisse Bedeutung zuerkenne, so halte ich dieselbe doch nur für eine sekundäre.

Ich halte es daher für garnicht ausgemacht, daß die Opaliniden den echten Ciliaten zuzurechnen sind. Sie sind zwar am ganzen Körper mit Cilien bedeckt und man könnte den Mangel einer Mundöffnung wohl auf Rückbildung durch Parasitismus zurückführen. Aber die merkwürdigen Fortpflanzungszustände, welche in keiner Weise an das erinnern, was wir sonst bei Ciliaten kennen, welche auch nicht durch Übergangsstufen an anderen parasitischen Infusorien vermittelt sind, weisen den Opalinen eine ganz andere Stelle im System zu.

In meinem oben erwähnten Buch (1901) habe ich aus praktischen Gründen die Opalinen an der gewohnten Stelle vorläufig bei den Ciliaten belassen. Denn bei dem gegenwärtigen Stand unserer Kenntnisse ist es schwer, ihnen einen anderen Ort im System anzuweisen.

Die von den Bewegungsorganellen genommenen Merkmale würden also nicht genügen, um die drei Klassen der Plasmodromen zusammenzufassen und den Ciliophoren gegenüberzustellen.

Es kommen noch eine ganze Reihe von wichtigen Gesichtspunkten hinzu.

Die Plasmodromen sind vorwiegend durch bläschenförmige Kerne ausgezeichnet, welche meist in der Einzahl, oft auch zu mehreren vorkommen. Weit verbreitet sind bei Plasmodromen große kugelige Nukleolen, welche meist im Kern central gelagert sind, und die Hauptmasse der färbaren Substanz der Kerne in sich vereinigen (Karyosomen etc.).

Die Befruchtung kann bei den Plasmodromen in den verschiedensten Formen auftreten, die sich aber stets von der Erscheinungsweise der Befruchtung bei den Ciliophoren unterscheidet. Es kommen isogame und alle Formen der anisogamen Befruchtung vor; die letztere kann so differenziert sein, daß man das Recht hätte von Ei und Spermatozoen zu reden.

Sehr verbreitet ist ferner nach den bisherigen Erfahrungen bei den Plasmodromen eine dicyclische Entwicklung, d. h. es existiert ein Generationswechsel zwischen zwei Erscheinungsformen einer Art, welche häufig im Habitus und der inneren Organisation, stets in der Fortpflanzungsweise von einander abweichen. Meist steht diese zweite Fortpflanzungsform in engem Zusammenhang mit der Befruchtung, indem sie sich an dieselbe anschließt.

Um nur einige Beispiele anzuführen, haben SCHAUDINN (bei *Paramoeba*), SCHEEL (bei *Amoeba proteus*) für Amöbinen eine zweite Vermehrungsform nachgewiesen; bei Heliozoen war sie ja schon seit CIENKOWSKI bekannt, ist aber neuerdings erst von SCHAUDINN (bei *Acanthocystis* u. a.) im einzelnen verfolgt worden. Bei den Radiolarien ist die Entstehung von Schwärmern, welche mit der gewöhnlichen Teilung abwechselt, schon lange bekannt; leider sind gerade bei diesen interessanten Organismen diese Verhältnisse noch nicht genauer untersucht worden. Bei den Monothalamien hat R. HERTWIG (bei *Microgromia socialis*) die Bildung von Schwärmern beobachtet. Für die Foraminiferen hat SCHAUDINN den Generationswechsel nachgewiesen, allerdings noch keine ausführlichen Belege dafür veröffentlicht.

Bei den Mastigophoren kennt man schon seit langer Zeit zahlreiche Formen mit Generationswechsel. Gerade bei den Mastigophoren wären aber neue Untersuchungen, sowohl für unsere allgemeinen Anschauungen über die Zelle, als auch über die Protoplasmaorganisation sehr erwünscht.

Unter den Sporozoen ist ein Generationswechsel bei den Coccidien und Haemosporidien schon gut bekannt und erwiesen. Bei den Gregarinen scheint meist ein solcher zu fehlen, doch ist er für manche Formen schon behauptet worden; für die in engster Beziehung zu den Gregarinen stehenden Amöbosporidien ist er nachgewiesen.

Für die Cnidosporidien ist das Vorkommen einer zweiten Fortpflanzungsform durch meine Untersuchungen, sowie durch einen Befund von COUX, teilweise festgestellt, teilweise sehr wahrscheinlich gemacht.

Wir sehen also, daß der Generationswechsel bei den Plasmodien eine sehr weit verbreitete Erscheinung ist, ja es ist sogar in Erwägung zu ziehen, ob wir es nicht mit einer Erscheinung von primärer Bedeutung zu thun haben.

Bisher hat man den Generationswechsel, wo er im Tierreich vorkam, als eine durchaus sekundäre Erscheinung aufgefaßt. Bei Metazoen wird er ganz allgemein als eine Anpassung an spezielle Lebensverhältnisse betrachtet. Bei den Trematoden handelt es sich jedenfalls um eine Anpassung an den Parasitismus, bei den Coelenteraten um eine Anpassung der polypoiden Formen an die festsitzende Lebensweise, und auch bei den Salpen kann man den Generationswechsel auf gewisse Lebensverhältnisse zurückführen. Auch jene einfacheren Erscheinungen, wo Parthenogenese mit ge-

schlechtlicher Fortpflanzung bei sonst ganz gleich gearteten Generationen, alterniert, sind offenbar von den Lebensverhältnissen der betreffenden Tiere abhängig. So ist es bei den Entomostraken mit komplizierterem Lebenszyklus die Temperatur, ihr Vorkommen in unserem Klima, mit den großen Kontrasten zwischen Winter und Sommer, bei anderen Formen vielleicht die Anpassung an das Leben in den leicht austrocknenden Süßwassertümpeln, welche als neue Erscheinung die ungeschlechtliche Vermehrung in irgend einer Weise verursacht haben.

Wir müssen gestehen, daß bei dem gegenwärtigen Stand unseres Wissens für die Protozoen meist ähnliche Gründe geltend gemacht werden könnten. Die Sporozoen zeigen in ihrem Entwicklungskreis ein Bild, welches sehr wohl durch den Parasitismus verursacht sein kann, und welches dazu in einzelnen Fällen durch den Wirtswechsel noch weiter kompliziert ist.

Und ans den anderen Gruppen kennen wir genauer nur Formen, welche entweder dem Süßwasser oder doch unserem kalten Klima entstammen; wir können in den meisten Fällen den Einfluß von speziellen Verhältnissen der Lebensweise nicht ausschließen.

Es ist trotzdem wahrscheinlich, daß wir es bei dem Generationswechsel der Plasmodiomen mit einer Erscheinung von weiter gehender Bedeutung zu thun haben. Eine genauere Analyse zu geben und die Grenzen zwischen Ursprünglichem und durch Anpassung Erworbenen zu ziehen, würde ziemlich schwierig sein und mich an dieser Stelle zu weit seitab führen. Man wird vor ganz ähnliche Alternativen geführt, wie bei der Erörterung des Generationswechsels der Muscineen und Pteridophyten.

Für unsere gegenwärtigen Betrachtungen, vor allen Dingen für die Entscheidung der Frage, ob die geschilderten Erscheinungen von systematischer Bedeutung sind oder nicht, ist auch eine Entscheidung dieser prinzipiellen Frage nicht ausschlaggebend. Dafür genügt die Konstatierung der Thatsache, daß Generationswechsel, oder weiter gefaßt: Wechsel zwischen zwei verschiedenartigen Fortpflanzungsformen bei den Ciliaten und Suctorien, welche ich unter dem Namen der Ciliophoren als zweiten Unterstamm den Plasmodiomen gegenübergestellt habe, überhaupt nicht vorkommt. Das hat eine um so größere Bedeutung, als Ciliophoren in vielen Fällen an denselben Orten, unter den gleichen Verhältnissen vorkommen, wie Plasmodiomen. Trotzdem sie auch parasitisch leben, der Austrocknung oder den Einflüssen eines stark wechselnden Klimas ausgesetzt sind, haben sie eine monocyclische Entwicklung.

Einmal ist allerdings für ein Ciliatengenus das Vorkommen einer zweiten Fortpflanzungsform angegeben worden. Die Entwicklungsgeschichte jener Gattung sollte außerdem noch ein Rhizopoden- und ein Flagellatenstadium enthalten. Das würde sie so eng mit den Plasmodromen verbinden, daß man kaum eine scharfe Trennung zwischen ihnen annehmen dürfte; denn die Gattung ist durch ihre sämtlichen sonstigen Merkmale als ganz typische Ciliate gekennzeichnet.

Ich meine die Gattung *Colpoda*, über welche L. RHUMBLER eine im Jahre 1888 erschienene Arbeit veröffentlicht hat.

Nach der Kritik, welche BÜTSCHLI in seinem Protozoenwerk an der Arbeit RHUMBLER's übte, wäre es eigentlich nicht notwendig, näher auf dieselbe einzugehen, wenn auch ihre Ergebnisse in manchen weitverbreiteten Büchern als feststehende Thatsachen citiert wurden, so bei LANG, VERWORN, BREHM etc. Aber der Verfasser der Arbeit hat sich seit jener Zeit durch zahlreiche hervorragende Arbeiten als sehr exakter Beobachter bewährt, dem manche allgemein übersehenen Vorkommnisse nicht entgingen. Daher halte ich es für angebracht, an dieser Stelle die Resultate einer von mir ausgeführten Nachuntersuchung der RHUMBLER'schen Arbeit in Kürze mitzuteilen.

RHUMBLER unterschied außer den Theilungscysten und den gewöhnlichen Dauercysten bei *Colpoda* eine weitere Cystenform, welche er Sporocysten nannte. Dieselben seien ausgezeichnet durch doppelte Cystenmembran, besäßen keine Öffnung, vollständig homogenen, opalisierenden Inhalt ohne Nahrungsballen; ferner wurden kontraktile Vakuole und Kern vermißt. In diesen Sporocysten sollten im Plasma kleine homogene Kugeln von unfärbbarer Substanz auftreten, welche nach dem Platzen der Cystenhülle austreten, wachsen und sich entwickeln sollten, während das sie umgebende Plasma zugrunde ginge. Sie sollten ein Amoeben- und Rhizoflagellatenstadium durchmachen und sich schließlich in junge *Colpoden* verwandeln, welche in verschiedenen Merkmalen von den erwachsenen Exemplaren sich unterschieden.

BÜTSCHLI bezweifelte zunächst, daß die Dauercysten, welche RHUMBLER beschreibt, etwas anderes seien, als unfertige Dauercysten, deren normalen fertigen Zustand RHUMBLER als Sporocysten beschreibe (Protozoenwerk p. 1663). Was die Entwicklung von jungen *Colpoden* auf dem komplizierten, von RHUMBLER beschriebenen Weg anlangt, so hält BÜTSCHLI dem entgegen, daß bisher noch keiner der zahlreichen Infusorienforscher trotz aller Bemühungen bei Ciliaten irgend etwas habe beobachten können, was an derartige Meta-

morphosen erinnere. Er verweist sodann auf die häufigen Irrtümer, welche durch die Entwicklung von parasitischen Organismen in den Zellen schon herbeigeführt worden seien (p. 1666).

Ich untersuchte im Jahre 1895 in Straßburg die Fortpflanzung von Colpoda ziemlich eingehend und ergänzte meine Befunde durch wiederholte weitere Versuche in München und gelegentlich eines mehrmonatlichen Aufenthaltes in Rovigno. Meine Untersuchungen, welche ich zur Feststellung der Fortpflanzungsverhältnisse begonnen hatte, führten mich schließlich zu physiologischen Versuchen, die bisher nicht abgeschlossen wurden; daher kam ich auch noch nicht zu einer Veröffentlichung meiner Ergebnisse über die Fortpflanzung von Colpoda.

Meine Untersuchungen haben im großen und ganzen die Vermutungen BÜTSCHLI's vollkommen bestätigt, obgleich ich damals mit der Hoffnung, ganz eigenartige Phänomene bei Colpoda festzustellen, an die Arbeit ging.

Die gewöhnlichen Dauerzysten RHUMBLER's sind thatsächlich meist solche Individuen, welche mit dem Encystierungsgeschäft nicht fertig wurden, ehe das Wasser verdunstet war. Die meisten von ihnen sind selbst nach ganz kurzer Austrocknung nicht wieder zum Leben zu erwecken. Andere, welche wohl schon etwas weiter fortgeschritten waren, erlangen das von RHUMBLER für die Sporocysten als typisch geschilderte Aussehen erst nach vollendeter Austrocknung. Die Sporocysten RHUMBLER's sind die typischen Dauerzysten, deren Bildung normal verlaufen ist.

Ich habe nach ganz verschieden langer Austrocknung solche Cysten in Wasser (d. h. meist Heuinfusion) gebracht; zu den verschiedensten Zeiten der Austrocknungsperioden oder in verschiedenen langen Zeiträumen nach dem Einlegen in Flüssigkeit habe ich dann die gut konservierten und gefärbten Cysten entweder als Totalpräparate oder auf Schnitten untersucht, um mich über das Verhalten der Kerne zu unterrichten. Dabei konnte ich zunächst feststellen, daß die von RHUMBLER verwendete Färbungsmethode (Essigsäurekarmin) für Cystenfärbung gar nicht brauchbar ist; es wird nämlich das durch die Wasserentziehung sehr verdichtete Protoplasma der Cyste sehr bald ebenso intensiv gefärbt, wie die Kerne. Man konnte also von Kernen mit dieser Methode gar nichts erkennen.

Auf Schnitten, welche mit Boraxkarmin oder mit Hämatoxylin gefärbt und sehr sorgfältig differenziert waren, konnte man jedoch zu allen Zeiten den Hauptkern deutlich erkennen; der Nebenkern war nicht immer so deutlich nachzuweisen, was man sich bei der

Kleinheit der ganzen Gebilde leicht vorstellen kann. Der Hauptkern unterschied sich von demjenigen des freien Tieres durch bedeutend geringeres Volumen — besonders nach längerer Eintrocknung.

Nirgends ließ sich jedoch eine Spur von Teilung des Kernes erkennen, welche doch nach unseren gegenwärtigen Anschauungen eine Vorbedingung der Sporulation wäre.

Außerdem konnte ich von den zahlreichen künstlich (d. h. auf dem Objektträger) eingetrockneten Cysten mit doppelten Hüllen, den Sporocysten RHUMBLER'S, nach längerer Austrocknung etwa ein Dutzend zum Ausschlüpfen bringen. Ich habe den Vorgang allerdings nur bei einem Exemplar im Zusammenhang beobachtet. Emsiges Rotieren des Plasmas in der Cyste und das Wiederauftreten der kontraktilen Vakuolen leiteten den Encystierungsvorgang ein.

Neben den Kernen fanden sich im Cysteninhalte zahlreiche Exemplare aller möglichen Parasiten, welche wohl zum Teil RHUMBLER zu seinen Anschauungen bestimmt haben mögen. Am meisten mag aber an denselben eine besonders bemerkenswerte Erscheinung Schuld sein.

In verschiedenen Kulturen erhielt ich verschiedene Parasitenformen, in den in Straßburg angelegten Kulturen erhielt ich aber mit großer Regelmäßigkeit einen nicht parasitischen Organismus von ganz besonderen Lebensgewohnheiten, den ich in Kulturen an anderen Orten meist vermißte; ich fand ihn aber sofort wieder, als ich mir Heu aus Straßburg schicken ließ und in München mit demselben eine Kultur ansetzte.

Es war dies eine kleine Amöbe, welche in sehr großen Massen auftrat, sehr zur Cystenbildung neigte und häufig eine Geißel bildete, mit deren Hilfe das Tier sich ziemlich lebhaft bewegte. Diese Organismen sind Entwicklungsstadien von Mycetozoen; ich habe in meinen Kulturen auch die Bildung von Plasmodien beobachtet, doch wurden Sporangien nie gebildet.

Die Myxamöben schritten nicht selten in unmittelbarer Nähe der sich encystierenden Colpoden ebenfalls zur Encystierung, besonders dann, wenn durch die fortschreitende Austrocknung die Flüssigkeit sich nur noch in der Umgebung der Colpoden erhalten hatte. Dann sah man sie während der Cystenbildung häufig an den noch weichen, klebrigen Cysten der Colpoden ankleben und eine Cyste z. B., welche im optischen Durchschnitt wie Fig. A aussah, zeigte bei oberflächlicher Einstellung das Bild der Fig. B. Dies war nicht etwa ein einzelner Fall, sondern eine ziemlich regelmäßige Erscheinung.

Fertigte man von einer solchen Cyste, eventuell auch später nach vollständiger Eintrocknung Schnitte an, so erhielt man Bilder, wie Fig. C sie repräsentiert. Aus den kleinen Cystchen krochen bei



Fig. A.



Fig. B.

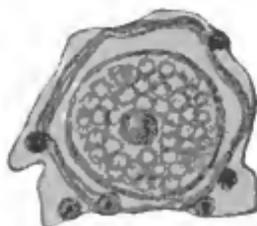


Fig. C.

Wiederbenetzung die Myxamoeben, öfter auch gleich mit Geißel versehen als Myxoflagellaten, aus, auch in den sehr häufigen Fällen, wo die Colpodacyste selbst abgestorben war.

Ich will nicht das ganze Material von Beobachtungen anführen, welches mich bestimmte, die RHUMBLER'sche Deutung seiner Befunde für unrichtig zu halten. Denn daß alle jene Bilder, welche er beschreibt und abbildet, vorkommen, kann ich bestätigen. Er hat aber nicht den von ihm angenommenen Entwicklungszyklus in allen seinen Etappen kontinuierlich beobachtet. Sein Entwicklungszyklus von Colpoda setzt sich aus den Entwicklungsstadien verschiedener Organismen zusammen, die er zum teil ganz richtig verknüpft hat, wie z. B. die Verwandlung der kleinen Amoeben in geißeltragende Formen. Aber die Verknüpfung aller dieser Formen zu einem einzigen Entwicklungskreis war falsch.

Wir sehen also, daß die Gegenüberstellung der Plasmodromen und Ciliophoren, auf Grund der Entwicklungsgeschichte durch die Vorgänge in der Cyste von Colpoda nicht berührt wird.

Die Ciliophoren unterscheiden sich aber des weiteren von den Plasmodromen durch den gänzlich abweichenden Bau der Kerne. Wir finden bei ihnen eine Differenzierung der Kerne, indem Haupt- und Nebenkerne vorhanden sind, von denen letztere im Bau an bläschenförmige Kerne erinnern; doch sind sie oft eigenartig gebaut und ihre Teilung verläuft auch unter besonderen Erscheinungen, welche die Nebenkerne als einen besonderen Kerntypus erscheinen lassen. Die Hauptkerne zeigen einen sehr dichten Bau, welcher sehr von dem typischen Bau der meist bläschenförmigen Kerne der Plasmodromen abweicht. Es wurde schon früher, als R. HERTWIG diesen Bau der Hauptkerne für die Verwandtschaft der Ciliaten und

Suctorien ins Feld führte, eingewandt, daß ähnlich gebaute Kerne hier und da auch bei Rhizopoden und Mastigophoren vorkämen. Demgegenüber sprach BÜTSCHLI sich mit Recht dahin aus, daß die Ausnahmen nicht maßgebend seien.

Auch der Umstand, daß Haupt- und Nebenkerne vorkommen, also die Differenzierung der Kerne an sich, ist nur den Ciliophoren eigen; zwar sind früher für einige Flagellaten Nebenkerne beschrieben worden, aber diese Fälle sind seither weder bestätigt, noch gar vermehrt worden.

Die geschlechtlichen Vorgänge haben ferner bei den Ciliophoren einen ganz anderen Charakter als bei den Plasmodromen. Bei den letzteren verlaufen sie ja in sehr verschiedenartiger Weise; bei keinem Plasmodromen ist aber bisher ein Konjugationsvorgang bekannt geworden, welcher an denjenigen der Ciliophoren erinnert. Zwar ist bei den Ciliophoren sowohl isogame als auch anisogame Befruchtung, sowohl totale Verschmelzung als nur vorübergehende Vereinigung der Gameten verbreitet. Das Charakterische sind aber die Vorgänge an dem oder den Nebenkernen. Durch wiederholte Teilungen reduzieren die Nebenkerne ihre Substanz; ein solches reduziertes Teilprodukt des einen Gameten verbindet sich mit einem solchen des anderen, worauf dann aus den Teilprodukten der vereinigten Gebilde, nach nochmaligen Reduktionsteilungen, der gesamte Kernapparat, also Haupt- und Nebenkerne, rekonstruiert werden. Ganz neu wird also vor allem der Hauptkern gebildet.

Zu bemerken ist ferner, daß durch die Befruchtung nie eine besondere Form der Vermehrung bei den Ciliophoren eingeleitet wird, ja nicht einmal eine gesteigerte Intensität der Teilungen; denn, wie genaue Untersuchungen ergaben, folgt auf die Befruchtung sogar eine Periode mit erheblich verlangsamten Teilungstempo.

Das sind die wesentlichsten Gründe, welche mich zur Einteilung der Protozoen in die zwei Unterstämme veranlaßten.

Die Plasmodroma bestehen aus Organismen, welche herkömmlicherweise in drei Klassen zerlegt werden:

- I. Klasse: **Rhizopoda.**
- II. Klasse: **Mastigophora.**
- III. Klasse: **Sporozoa.**

Wir müssen vorläufig an dieser Einteilung festhalten, wenn es uns auch klar ist, daß sämtliche drei Klassen nicht in dem Sinne natürliche Gruppen darstellten, daß sie monophyletischen Ursprungs wären. Im Gegenteil, es scheinen unsere Erfahrungen dafür zu

sprechen, daß alle drei Klassen einen polyphyletischen Ursprung genommen haben.

Die Rhizopoden (auch von manchen Autoren in derselben Abgrenzung Sarcodina genannt) zerfallen in folgende Ordnungen:

1. Ordnung: Amoebina.
2. Ordnung: Heliozoa.
3. Ordnung: Radiolaria.
4. Ordnung: Foraminifera.
5. Ordnung: Mycetozoa.

Auch in diesen Abteilungen hielt ich die Zunahme unseres Wissens für nicht hinreichend, um systematische Neuerungen zu ermöglichen. Wir übersehen das Gemeinsame und Trennende an den Eigenschaften der zahlreichen neu untersuchten Formen noch nicht.

Die Amoebinen und Heliozoen beherbergen noch viele heterogene Elemente; sie und die niederen Mycetozoen werden jedenfalls einen großen Austausch ihres Besitzstandes erfahren. Dabei wird wohl die letztere Ordnung überhaupt schwinden, indem ihre niederen Formen mit den Amoebinen und Heliozoen einer ganz neuen Gruppierung werden unterworfen werden müssen, ihre höheren Formen aber sich ungezwungen den pflanzlichen Organismen werden anschließen lassen.

Radiolaria und marine Foraminifera sind, wie es scheint, natürliche Gruppen; die unter dem Namen Testacea gewöhnlich den letzteren angeschlossenen, vorwiegend süßwasserbewohnenden Formen, werden aber wohl bei einer Neugruppierung der drei niederen Ordnungen diesen genähert ihren Platz im System angewiesen bekommen. Daß die Einteilung in Lobosa und Reticularia eine ganz unnatürliche ist, bedarf wohl keiner weiteren Erörterung.

Die in meinem Buch angewandte Systematik der Mycetozoen ist nur ein momentaner Notbehelf, den ich aus Mangel an eigenen genaueren Studien anwandte. Weder die Einteilung in Proto-myxidea und Mycetozoidea ist eine natürliche, noch besonders die Einteilung dieser ersteren in Azoosporidae und Zoosporidae. Letztere stützt sich hauptsächlich auf das Vorkommen von amoeboiden oder geißeltragenden Schwärmern; dabei kennen wir doch z. B. bei Acanthocystis und Microgromia das gleichzeitige Vorkommen von beiden Schwärmerformen.

Bei den Mastigophoren schloß ich mich eng an BÜTSCHLI und BLOCHMANN an. In der BLOCHMANN'schen Ordnung der Proto-

monadina errichtete ich die neue Familie der Trypanosomidae für jene Formen, welche meist mit nur einer nach vorn gerichteten Hauptgeißel und einer längs des Körpers laufenden undulierenden Membran versehen sind.

Die Sporozoen sind diejenige Gruppe der Protozoen, deren Kenntnis in den letzten Jahren am meisten zugenommen hat. Auch diese Klasse scheint polyphyletischen Ursprungs zu sein. SCHAUDINN hat sie neuerdings in zwei große Gruppen eingeteilt:

1. Unterklasse: **Telosporidia**.
2. Unterklasse: **Neosporidia**.

Diese Einteilung, welche ich früher auch schon angedeutet hatte, habe ich in meinem Buch ebenfalls angewendet, da ich sie für eine durchaus natürliche halte.

Die Telosporidia zerfallen nur am Ende einer vegetativen Periode ihres Lebenskreises in Sporen und zwar ohne Hinterlassung eines lebenden Restes. Die Neosporidia dagegen sind im Stande, während der ganzen vegetativen Periode zu sporulieren. Sie erzeugen in ihrem Innern Sporen, während sie dabei fortfahren, sich zu ernähren, zu wachsen, sich zu bewegen und selbst in manchen Fällen, sich zu teilen.

Ich habe schon früher betont, daß ich die Neosporidien für sehr nahe verwandt mit manchen Rhizopoden halte; SCHAUDINN hat ebenfalls diese Ansicht ausgesprochen und kommt zu dem Resultat, daß die phylogenetischen Ursprünge beider Unterklassen an verschiedenen Orten zu suchen seien.

Diese Anschauung, welcher ich beipflichte, hätte mich dazu veranlassen können, die Klasse der Sporozoen in zwei gleichgeordnete Klassen anzulösen, wenn mich daran nicht Erwägungen über den etwaigen Ausgangspunkt der beiden Unterklassen abgehalten hätten.

Wenn man die Myxosporidien ableiten will, so wird man auf ihre Ähnlichkeit mit gewissen niederen Foraminiferen hingewiesen, man kommt zu der Ansicht, daß sie und die Foraminiferen etwa von gleichen Vorfahren abzuleiten seien. Genauer läßt sich der Ursprung aber nicht präzisieren; wir können also nur sagen, die Neosporidien stammen höchstwahrscheinlich von Rhizopoden ab.

Man war bisher meist geneigt, für die Telosporidia einen Ursprung aus flagellatenartigen Vorfahren anzunehmen. Dafür haben die neueren Forschungen keine weiteren Belege beigebracht. Denn das Vorkommen von geißeltragenden Mikrogameten kann ja in dieser Beziehung nichts ansagen. Einige noch wenig untersuchte

Gruppen von Sporozoen werden uns vielleicht für die Ableitung der ganzen Gruppe wie ihrer einzelnen Zweige wesentliche Anfschlüsse bieten: die Haplosporidien, Serumsporidien u. s. w. Besonders die ersteren scheinen in vielen Beziehungen eine Mittelstellung zwischen den beiden Unterklassen der Sporozoen einzunehmen. Sie sind zwar vielkernig, zerfallen aber bei der Vermehrung in zahlreiche einkernige Sporen, welche keine Differenzierungen aufzuweisen haben.

Wenn ich die kurzen bisher über diese Gruppe veröffentlichten Mitteilungen richtig verstehe, so schließen sie sich eng an einige Formen an, welche bisher immer zu den Mycetozoen gestellt wurden, nämlich *Plasmodiophora* und *Tetramyxa* (s. DOFLEIN, Protozoen als Parasiten und Krankheitserreger p. 41 ff). Auch hier haben wir vielkernige Organismen, welche in zahlreiche einkernige „Sporen“ zerfallen; bei *Tetramyxa* sind letztere sogar stets in Gruppen von je vier vereinigt. Dazu kommt noch bei *Plasmodiophora* das Abwechseln von zwei verschiedenen Kernteilungsformen, von denen die eine in der auffallendsten Weise an die von SCHAUDINN bei Coccidien beschriebene primitive Mitose erinnert.

Sollten weitere Forschungen die Möglichkeit einer Anknüpfung der Telosporidien bei diesen oder ähnlichen Organismen bestätigen, so wäre das, wie bei den Neosporidien, eine Ableitung von Rhizopoden.

Es ist aber üblich, Gruppen, für welche man einen so nahe verwandten, nicht genau zu fixierenden Ursprung in der Phylogenie vermutet, in übergeordneten Kategorien des Systems vereinigt zu belassen. Die Telosporidia teilt man nach meiner Ansicht am natürlichsten in zwei Ordnungen, nachdem sich die Vermutung METSCHNIKOFF'S, daß die Haemosporidien den Coccidien am nächsten ständen, bewahrheitet hat. Meine Einteilung ist folgende:

I. Ordnung: **Cocciomorpha.**

I. Unterordnung: *Coccidia.*

II. Unterordnung: *Haemosporidia.*

II. Ordnung: **Gregarinida.**

I. Unterordnung: *Eugregarinaria.*

II. Unterordnung: *Amoebosporidia.*

Ein wesentlicher Unterschied zwischen beiden Ordnungen besteht darin, daß bei den Cocciomorphen, als spezifischen Zellparasiten, das vegetative, ungeschlechtlich sich vermehrende Stadium dauernd intracellulär, bei den Gregariniden dieses Stadium in der Regel ohne Vermehrungsfähigkeit und nur in der Jugend oder

nach neueren Untersuchungen gar nicht intracellulär sind. Beim Heranwachsen fallen sie stets aus den Zellen heraus und werden auch meist ganz erheblich größer als die Zellen ihrer Wirte. Bei sämtlichen genauer untersuchten Coccidomorphen ist ferner die Befruchtung anisogam, d. h. durch bewegliche Zellen von spermatozoidem Typus vermittelt, welche sich mit ruhenden Zellen von ovoidem Typus vereinigen. Die wenigen bisher genauer untersuchten Gregariniden besitzen ganz gleich gestaltete Gameten, die Befruchtung ist isogam. Doch glaube ich, daß auf diese Verschiedenheit kein allzu großes Gewicht zu legen ist; haben wir doch bei Protozoen und Protophyten vielfach kennen gelernt, daß selbst nahe verwandte Formen in dieser Beziehung von einander abweichen können. Es ist also sehr wohl möglich, daß bei genauerer Untersuchung sich auch bei Gregariniden Anisogamie wird nachweisen lassen.<sup>1)</sup>

Bei den Coccidomorphen ist die geschlechtliche Form stets zunächst intracellulär, bei den Gregariniden ist es in der Regel ja dieselbe Generation, welche aus den Produkten einer geschlechtlichen Vereinigung entstanden, intracellulär herangewachsen und später aus den Zellen herausgeraten, zur geschlechtlichen Vereinigung schreitet. Man könnte allerdings die von SIEDECKI für *Lankesteria ascidiae* beschriebenen Erscheinungen so auffassen, daß man die der Kopulation vorausgehenden Teilungen als abgekürzte

---

<sup>1)</sup> Diese meine Vermutung hat sich, wie ich den Compt. rend. Acad. Sciences Paris vom Juni und August 1901 entnehme, durch Untersuchungen von Léon bereits bestätigt. Dieser Forscher, welcher sich schon durch so zahlreiche wichtige Entdeckungen um die Sporozoenkunde verdient gemacht hat, findet bei Stylo-rhynchiden einen ausgesprochenen sexuellen Dimorphismus von sehr eigenartigem Charakter. Von den beiden sich in einer Cyste vereinigenden Gregarinen der untersuchten Art ist stets die eine von männlichem, die andere von weiblichem Charakter; denn die eine zerfällt durch zahlreiche Teilungen in Mikrogameten, die andere in Makrogameten; letztere verdienen allerdings ihren Namen insofern nicht ganz, als sie die kleineren sind. Die größeren, langgestreckten, mit Geißeln versehenen Mikrogameten suchen die kugelligen Makrogameten auf und vereinigen sich mit ihnen. Die Copula ist zugleich Sporoblast, sie verwandelt sich in die Spore (gewöhnlich als Sporocyste bezeichnet), deren Inhalt sich in die Sporozoiten teilt. Durch diese Untersuchung gewinnt somit die oben geäußerte Ansicht, daß die Teilungen in der Cyste mit der Schizogonie, die Teilung des Sporenhalts in die Sporozoiten mit der Sporogonie der Coccidomorphen zu vergleichen sei, an Wahrscheinlichkeit; diese ist noch vermehrt, wenn man die Vorgänge bei *Adelea ovata* und *Legeria octopiana* zum Vergleich heranzieht. Doch möchte ich einen solchen nicht zu weit anspinnen, ehe nicht ausführlichere Mitteilungen über den Gegenstand vorliegen.

ungeschlechtliche Generation deutete. Doch sind dazu die vorliegenden Untersuchungen noch nicht eingehend genug.

Jedenfalls sind die Gregariniden deutlich von den untereinander viel gleichförmigeren Coccidiomorphen unterschieden. Zu den schon erwähnten Thatsachen kommt noch die gesamte, oft so komplizierte Organisation der erwachsenen Formen, welche durch die Struktur der Außenschichten des Plasmas und seiner Ausscheidungen, die Epimeritbildungen und die Teilung des Körpers in Proto- und Deuteromerit den differenzierteren Formen eine ganz isolierte Stellung anweisen. Mit den letzteren sind aber die niederen Formen durch vielfache Zwischenstufen wohl verknüpft.

Die Coccidien und Haemosporidien sind trotz der hervorgehobenen gemeinsamen Eigenschaften, welche sie von den Gregariniden scheidet, deutlich von einander abgetrennt. Das ist wohl allgemein anerkannt, ich brauche daher nicht darauf einzugehen.

Nur einen Punkt möchte ich in Kürze erörtern. Nach den Untersuchungen von LÉGER (Compt. rend. Soc. Biologie Ser. 12. v. 2. Paris 1900) läßt sich von den bekannten Arten von *Eimeria*, welche man nach den Untersuchungen von SIMOND, SCHAUDINN u. a. sämtlich für die ungeschlechtliche Generation von anderen Coccidien hielt, eine Art als Repräsentantin der Gattung erhalten. Dieselbe, *Eimeria nova* SCHNEIDER, bildet in der Oocyste ein Bündel von 30 sichelförmigen Keimen, welche typische Sporozoiten sind, obwohl sie nicht in Portionen abgeteilt sind, welche von Sporenschalen umhüllt wären. Sie hat diese Eigenschaft der Sporenlosigkeit mit den Haemosporidien gemeinsam.

Bei den Haemosporidien ist jedoch der Zusammenhang der Sporenlosigkeit mit den speziellen Lebensverhältnissen der Unterordnung, vor allem mit dem Wirtswechsel, sehr deutlich. Außerdem hat *Eimeria* nur einen Sporoblasten, während die Haemosporidien deren eine größere Anzahl besitzen.

Ich halte *Eimeria* daher nicht für einen phylogenetischen Übergang von den Coccidien zu den Haemosporidien, so interessant sie auch als morphologisches Übergangsstadium ist. Ich bin vielmehr der Ansicht, daß wir es bei *Eimeria* in der Sporenlosigkeit mit einer selbständig erworbenen Eigenschaft zu thun haben, deren Bedeutung oder eventuelle Vererbung von Vorfahren erst weitere Forschungen kennen lehren können.

Die Ordnung der Gregarinida habe ich insofern erweitert, als ich den bisher schon ihr zugerechneten Formen, welche ich als

Unterordnung unter dem Namen der *Eugregarinaria* zusammenfasse, als zweite Unterordnung die *Amoebosporidia* hinzufügte.

Dazu veranlaßte mich der Charakter der Befruchtung sowie besonders die Sporenbildung bei den letzteren. Die Einordnung derselben bei den Gregariniden erscheint noch besser gerechtfertigt, wenn wir die neuesten Untersuchungen zu ihrer Begründung heranziehen. Nach den Resultaten von SIEDLECKI und LÉGER scheint es nämlich, als ob bei den Gregarinen sehr häufig (wenn nicht gar allgemein) die befruchtete Oocyste nur einer einzigen Spore den Ursprung gäbe. Wenn sich dies bestätigt, so sind die *Amoebosporidien* als Gregarinen anzufassen, welche an der Wurzel dieser Ordnung stehen, vielleicht aber auch sehr nahe Beziehungen zu den primitivsten Coccidien haben.

Jedenfalls stehen sie den Gregarinen am nächsten, so daß man sie sogar als Tribus den *Monocystideen* und *Polycystideen* gleichordnen könnte, wenn sich die Kluft zwischen diesen Tribus, wie es nach den letzten Forschungen den Anschein hat, noch weiter vertiefen sollte.

Jedenfalls versprechen uns die Telosporidien noch sehr interessante Aufschlüsse und Überraschungen, sowohl in allgemein zoologischer, als auch in zelltheoretischer Beziehung.

Leider sind die *Neosporidia* bei weitem nicht in dem Maße Gegenstand intensiver Forschung, als es die Telosporidien sind. Vieles in unserem Wissen von denselben ist noch durchaus problematisch, von geschlechtlichen Vorgängen wissen wir noch gar nichts und der von mir auf S. 178 meines Protozoenbuches dargestellte Entwicklungskreis ist noch in hohem Maße hypothetisch.

Die Entwicklung aus dem Amoeboideum und die multiple Fortpflanzung der heranwachsenden Stadien, welche ich für *Myxobolus*-arten beschrieben habe, ist gerade bei diesen Formen besonders schwer zu beobachten. Denn die Art des Parasitismus und die Kleinheit der Objekte erschwert das Studium sehr, dazu kommt, daß Experimente mit den Wirten, deren komplizierte Gewebe täuschende Bilder ergeben können, kaum exakt anzustellen und zu kontrollieren sind. Es wäre in höchstem Grad wünschenswert, wenn andere Arten einer gründlichen Erforschung unterzogen würden.

Ich habe zwar keinen Grund, an der Zuverlässigkeit meiner früheren Beobachtungen zu zweifeln, ich möchte nur an dieser Stelle dasselbe betonen, was ich in der ersten Publikation schon that; nämlich, daß ich bei den zahlreichen Fehlerquellen, die das Objekt mit sich brachte, und wegen der extremen Form seines Parasitismus,

bezweifle, definitiv den ganzen und typischen Entwicklungscyklus der Myxosporidien festgestellt zu haben. Über die geschlechtlichen Vorgänge stehen mir überhaupt keine eindeutigen Beobachtungen zu Gebot. Während ich früher vermutete, daß der frisch ausgeschlüpfte Amöboidkeim irgendwie der Befruchtung diene, bin ich jetzt mehr geneigt, in den merkwürdigen Vorgängen im Pansporoblasten die Spuren einer solchen zu erblicken.

Ich betone alles dies ausdrücklich, damit nicht meine Resultate überschätzt werden und dadurch eine Stagnation auf diesem der Erforschung so sehr würdigen Gebiet eintrete.

Ich teile auf Grund unseres jetzigen Wissens die Neosporidien in zwei Ordnungen:

I. Ordnung: Cnidosporidia.

II. Ordnung: Sarcosporidia.

Die Sarcosporidien sind noch sehr wenig bekannt; die Deutung ihrer einzelnen Stadien und Teile ist noch unsicher. Ihnen schließen sich in dieser Beziehung verschiedene kleinere Gruppen an, welche uns vorläufig noch vollkommen unverständlich sind, welche ich daher nur als Anhänge anfüge, z. B. die Serumsporidien und Haplosporidien.

Die Cnidosporidia zerfallen in die beiden Unterordnungen Myxosporidia und Mikrosporidia. Daß dieselben eine natürliche Gruppe bilden und eng zusammengehören, ist ja wohl sicher gestellt.

Unter den Myxosporidien sind die *Disporea* deswegen besonders interessant, weil sie darauf deuten, daß Neosporidien und Telosporidien vielleicht aus nicht allzu entfernt verwandten Wurzeln stammen. Morphologisch fasse ich sie auch insofern als Typus auf, als man die *Polysporea* als Disporeen betrachten kann, welche bei der Teilung sich nicht vollständig von einander getrennt haben, also als Kolonien von Disporeen. Auf diese Auffassung werde ich durch die Eigenschaft mancher Polysporeen hingewiesen, sowohl in großen Individuen vorzukommen, welche sehr zahlreiche Sporen erzeugen, als auch unter gewissen Umständen sehr klein zu bleiben, und dann nach Erzeugung von nur 2—4 Sporen zu Grunde zu gehen.

Infolge derselben Erwägung habe ich auch bei den Mikrosporidien die Einteilung in *Oligosporogenea* und *Poly-sporogenea*, auf Grund der Sporenzahl im Pansporoblasten, beibehalten, und nicht etwa *Plistophora* und *Thelohania* vereinigt, welche die allerdings auch sehr bemerkenswerte Eigenschaft

zeigen, daß bei der Sporulation ihr ganzer Körper in Pansporoblasten zerfällt. Diese Eigenschaft kann aber in beiden genannten Gattungen auf besonderem Weg erworben sein, und ist von geringerer Wichtigkeit, wenn sich meine Auffassung, daß je ein Pansporoblast mit dem ihn umgebenden Plasma einem Cnidosporidienindividuum entspricht, als richtig bewährt.

Über die Ciliophora habe ich nur noch wenige Worte hinzuzufügen. Sie zerfallen in zwei Klassen:

1. Klasse: Ciliata.
2. Klasse: Suctoria.

Die Einteilung der Ciliaten in die bekannten fünf Ordnungen entspricht durchaus unserem gegenwärtigen Wissen. Für die von BÜTSCHLI und BLOCHMANN begonnene Verbesserung des Systems liegt immer noch nicht genug Material vor.

Die Suctorien würden nicht an die Stelle im System gehören, welche ich mit vielen Autoren ihnen anweise, wenn die von R. SAND in seiner Monographie der Suctorien gemachten Angaben sich alle bestätigen sollten. Er glaubt bei ihnen Centrosomen, aber keine Nebenkerne, eine komplizierte Mitose des Hauptkerns mit Spindel-fasern und Chromosomen nach Art der Metazoen u. s. w. u. s. w. gefunden zu haben. Er ist fest überzeugt, daß die Suctorien von Heliozoen abzuleiten seien. Alle seine Angaben scheinen mir aber so wenig überzeugend, seine Abbildungen sind so mangelhaft, seine Technik so primitiv, daß man wohl ruhig seine Ansichten unberücksichtigt lassen kann. Eine ausführlichere Kritik von SAND'S Arbeit habe ich jüngst im Zoologischen Centralblatt gegeben (v. X, 1901).

Nach meiner Ansicht würde sich also das System der Protozoen auf Grund unserer gegenwärtigen Kenntnisse folgendermaßen darstellen:

Stamm: *Protozoa*.I. Unterstamm: *Plasmodroma* DOFLEIN.I. Klasse: *Rhizopoda* v. SIEBOLD.I. Ordnung: *Amoebina* EHRENBURG.II. Ordnung: *Heliozoa* HAECKEL.III. Ordnung: *Radiolaria* JOHANNES MÜLLER.IV. Ordnung: *Foraminifera* D'ORBIGNY.V. Ordnung: *Mycetozoa* DE BARY.II. Klasse: *Mastigophora* DIESING.I. Unterklasse: *Flagellata* COHN em. BÜTSCHLI.I. Ordnung: *Protomonadina* BLOCHMANN.II. Ordnung: *Polymastigina* BÜTSCHLI u. BLOCHM.III. Ordnung: *Euglenoidina* KLEBS.IV. Ordnung: *Chromomonadina* BLOCHMANN.V. Ordnung: *Phytomonadina* BLOCHMANN.II. Unterklasse: *Dinoflagellata* BÜTSCHLI.I. Ordnung: *Adinida* BERGH.II. Ordnung: *Dinifera* BERGH.III. Unterklasse: *Cystoflagellata*.Anhang: *Trichonymphidae*.III. Klasse: *Sporozoa* LEUCKART.I. Unterklasse: *Tetrasporidita* SCHAUDINN.I. Ordnung: *Coccidiomorpha* DOFLEIN.I. Unterordnung: *Coccidia* LEUCKART.II. Unterordnung: *Haemosporidia* DANILEWSKI em. SCHAUDINN.

II. Ordnung: *Gregarinida* AIMÉ SCHNEIDER em.  
DOPLEIN.

- I. Unterordn.: *Eugregarinaria* DOPLEIN.  
II. Unterordn.: *Amoebosporidia* AIMÉ  
SCHNEIDER.

II. Unterklasse: *Neosporidia* SCHAUDINN.

I. Ordnung: *Cnidosporidia* DOPLEIN.

- I. Unterordn.: *Myxosporidia* BÜTSCHLI.  
II. Unterordn.: *Microsporidia* BALBIANI.

II. Ordnung: *Sarcosporidia* BALBIANI.

Anhang: *Serumsporidia*, *Haplosporidia*, *Lymphosporidia* etc.

II. Unterstamm: *Ciliophora* DOPLEIN.

I. Klasse: *Ciliata*.

- I. Ordnung: *Holotricha* STEIN.  
II. Ordnung: *Heterotricha* STEIN.  
III. Ordnung: *Oligotricha* BÜTSCHLI.  
IV. Ordnung: *Hypotricha* STEIN.  
V. Ordnung: *Peritricha* STEIN.

II. Klasse: *Suctoria* BÜTSCHLI.

---

**Litteratur.**

- BLOCHMANN, F.: Die mikroskopische Tierwelt des Süßwassers. Abt. I. Protozoa.  
2. Aufl. Hamburg 1895.  
BÜTSCHLI, O.: Protozoa. Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Bd. I.  
1880—1889.  
CIENKOWSKI, L.: Über einige Rbizopoden und verwandte Organismen. Archiv  
Mikr. Anatomie. V. 12. 1876.  
DOPLEIN, F.: Studien zur Naturgeschichte der Protozoen. III. Über Myxosporidien.  
Zool. Jahrb. Anat. V. 11. 1898.  
Derselbe: Vererbung von Zelleigenschaften. Vhdl. Deutsch. Zool. Gesellsch. 1900.  
Derselbe: Die Protozoen als Parasiten und Krankheitserreger. Jena 1901.  
HAECKEL, E.: Systematische Phylogenie der Protisten und Pflanzen. Berlin 1894.  
HERTWIG, R.: Über *Microgromia socialis*. Arch. Mikr. Anatomie. V. 10. Suppl. 1874.  
KLEBS, G.: Über die Organisation einiger Flagellatengruppen etc. Unters. bot.  
Inst. Tübingen. V. 1. 1883.  
LANG, A., Lehrbuch der vergleichenden Anatomie. II. Aufl. 2. Lief. Protozoa.  
Jena 1901.

(Dasselbst sehr viel neuere Litteratur.)

- SCHAUDINN, F.: Über den Dimorphismus der Foraminiferen. Sitzungsber. Ges. nat. Freunde Berlin 1895.
- Derselbe: Der Generationswechsel bei Coccidien und Hämosporidien. Zool. Centralbl. V. 6. 1899.
- Derselbe: Untersuchungen über den Generationswechsel der Coccidien. Zool. Jahrb. Anat. V. 13. 1900.

München, Anfang Dezember 1901.

**Die Doppelschalen von Orbitolites**  
und anderer Foraminiferen,  
vom entwicklungsmechanischen Standpunkt aus betrachtet.

Von

**Prof. Dr. Ludwig Rhumbler,**  
Privatdozent und Assistent in Göttingen.

(Hierzu Tafel VII und VIII und 17 Textfiguren.)

**Inhaltsverzeichnis.**

I. Teil.

**Empirisches über die Gestaltungsform der Doppelschalen.**

Bezeichnungsweise.

1. Kap. **Univalente Doppelschalen.**
  1. Aus ganz jugendlichen Verschmelzungen entstandene äquale univalente Doppelschalen.
  2. Univalente Doppelschalen, die aus der Verschmelzung von einer alten Schale mit einer Erstlingsschale entstanden sind.
2. Kap. **Bivalente komplanale Doppelschalen.**
  1. Bivalente Doppelschalen, die aus verschmolzenen Erstlingsschalen bestehen.
  2. Bivalente Doppelschalen älterer Verschmelzlinge.
    - a) Äquale Doppelschalen.
    - b) Inäquale Doppelschalen.
3. Kap. **Biplanale Doppelschalen.**
  1. Geknickte bivalente Doppelschalen.
    - a) Marginale Vereinigungen.
      - a) Äquale geknickte Doppelschalen.
      - β) Inäquale geknickte Doppelschalen.
    - b) Rand-Scheiben-Vereinigungen.
  2. Gekreuzte bivalente Doppelschalen.
4. Kap. **Eventueller Einfluss einer durchbrochenen oder nachgiebigen Unterlage auf die Gestalt bivalenter komplanaler Doppelschalen.**

5. Kap. **Mehrfachverschmelzungen.**
6. Kap. **Ist die Verschmelzungsfähigkeit auf Individuen von irgend welcher bestimmten Kategorie beschränkt?**
1. Besteht eine Altersgrenze für die Verschmelzungen?
  2. Verschmelzen nur megalosphaerische und nur mikrosphaerische Individuen mit einander oder finden auch zwischen den Schalen verschiedener Generationen Verschmelzungen statt?
7. Kap. **Die Größenverhältnisse der Mehrfachschaalen im Vergleich zu gewöhnlichen Einzelschaalen.**
8. Kap. **Die Doppel- und Mehrfachschaalen in der Litteratur und bei anderen Foraminiferen.**
1. Die Orbitoliteschaalen in der Litteratur.
  2. Doppelschaalen anderer Foraminiferen.
    - a) In der Litteratur.
    - b) Eigene Beobachtungen an anderen Foraminiferen.

## II. Teil.

### Mechanisch-Theoretisches.

9. Kap. **Warum drücken die größeren (älteren) Verschmelzlinge stärker auf die in Bildung begriffene Stauwand als die kleineren (jüngeren)? Woher stammt also mit anderen Worten die Prävalenz des größeren Verschmelzlings über den kleineren?**
10. Kap. **Verhältnis der Kerne zur Schalenabscheidung und die bei der Kämmerchenbildung maßgebenden mechanischen Faktoren.**
1. Die Rolle der Kerne bei der Abscheidung der Schalensubstanz.
  2. Die bei der Kämmerchenbildung maßgebenden mechanischen Faktoren.
11. Kap. **Regenerierte Schalen und Spaltungsmonstra.**
12. Kap. **Die Wirkung der Spannung der abgeschiedenen Schalensubstanz auf die Ausgestaltung der Doppelschaalen.**
13. Kap. **Wann und warum entwickeln sich univalente Doppelschaalen?**
1. Ganz jugendliche Verschmelzlinge mit weniger als vier präjugalen Kammerlagen.
  2. Univalente Doppelschaalen, die aus einer alten und aus einer Erstlingschale gebildet sind.
14. Kap. **Warum bringen Erstlingschaalen bivalente Doppelschaalen zur Ausbildung, sobald ihre Erstlingsachsen sich schneiden?**
15. Kap. **Gekreuzte Doppelschaalen.**
16. Kap. **Entwicklungsmechanische Schlußbetrachtungen.**

Anhang I: **Matsangaben für Orbitolites duplex Carp.**

Anhang II: **Versuch einer mechanischen Erklärung der Wanderungen der Kerne nach den Stellen hin, wo die von ihnen produzierten Stoffe gebraucht werden.**

Anhang III: **Die Art des Eingreitens des Kerns in die mechanische Arbeit der Zelle.**

Litteraturverzeichnis.

Tafelerklärungen.

## I. Teil.

**Empirisches über die Gestaltungsformen  
der Doppelschalen.**

Schon anderwärts (RHUMBLER 01, p. 27) habe ich auf eigentümliche Doppelschalen aufmerksam gemacht, die man zuweilen bei gewissen Foraminiferen, vor allem bei *Orbitolites* gar nicht so selten findet, und die durch eine gewisse Analogie zu den Verschmelzungserscheinungen bei Metazoen ein allgemeineres Interesse verdienen. Tiere, die in frühesten Ausbildungsstadien mit einander verschmolzen sind, teilen den, nach der Verschmelzung von beiden Tieren gemeinsam aufgebauten, Schalenteilen in der Regel einen Aufbau mit, der ganz demjenigen eines gewöhnlichen Einzelindividuum entspricht. Es erinnert das an die von ZUR STRASSEN (98) festgestellte Entwicklung von verschmolzenen Ascariseiern („Rieseneier“ ZUR STRASSEN) und an das von DRIESCH aufgedeckte Verhalten mit einander verschmolzener Seeigelblastulae (DRIESCH 00, p. 430), die beide nach der Verschmelzung ein einheitliches normales Individuum aufbauen.

Auf der anderen Seite trägt derselbe „nach der Verschmelzung gemeinsam aufgebaute“ Schalenteil der Foraminiferen-Doppelschalen eine deutliche Duplicität zur Schau, wenn die beiden Individuen bei ihrem gegenseitigen Aufeinandertreffen bereits älter waren, d. h. schon größere Schalen vor ihrer Verschmelzung als Einzeltiere abgeschlossen hatten. Es steht also eine derartige Coalescenz älterer Schalen mit den künstlich zur Verwachsung gebrachten älteren Amphibienlarven BORN'S (97), die nach ihrer Vereinigung sich durchaus als Doppeltiere weiterentwickelten, in kaum zu verkennender Analogie.

In diesem Aufsatz soll nun eine genauere durch Photographien unterstützte Beschreibung der mir bekannt gewordenen Doppelschalen, eine Analyse des mechanischen Zustandekommens derselben und eine nähere Prüfung erfolgen, in wie weit die erwähnte Analogie zwischen diesen protozootischen Schalen und den Verschmelzungen bei Metazoen zu recht besteht und in wie weit sie etwa eine bloß zufällige ist.

Die nachstehenden Untersuchungen werden sich fast ausschließlich mit Doppelschalen von *Orbitolites duplex* Carp. beschäftigen. Sie wurden aus einer sehr großen Menge von gewöhnlichen einfachen Schalen derselben Art ausgelesen, die Prof. SCHAUINSLAND auf

der Insel Laysan gesammelt hat, wo sie als leere Schalen an den Küstensäumen in großen Massen angeschwemmt, eine Art Küstensand darstellen, wie schon von DANA (cit. bei WALTHER 93, p. 210) festgestellt worden ist. Daneben hat SCHAUINSLAND auch konserviertes Material mit Weichkörpern mitgebracht und mir zur Verfügung gestellt, so daß auch die Weichkörper untersucht werden konnten. Allerdings fanden sich unter diesem Weichkörpermaterial keine Doppelschalen, was aber aus den später (Kap. 10) genannten Gründen nicht schwer ins Gewicht fällt.

Außer *Orbitolites duplex* war auch *Orbitolites complanata* Lam. in großer Zahl im genannten Material vorhanden;<sup>1)</sup> auch sie war, wenn auch seltener, in Doppelschalen vertreten, von denen in allen Hauptstücken dasselbe gilt, wie von den Doppelschalen der *O. duplex*. Die einfacheren Kammerungsverhältnisse hießen mich die *Orbitolites duplex* bei der nachfolgenden Darstellung bevorzugen.

Das jeweilige Alter der Verschmelzlinge läßt sich bei *Orbitolites* leicht, wenn auch nur in relativen Größen angeben, nämlich in Kammerringen, welche sich um die Embryonalkammer dieser zyklisch wachsenden, biplan kreisscheibenförmigen Foraminifere, in um so größerer Zahl vorfinden, je älter sie ist. Eine Schale ist zehn Kammerringe alt, wenn sie zehn Kammerringe um die Embryonalkammer herum gelegt hat. Welchem Zeitwert ein Kammering entspricht läßt sich aus dem Aufbau der Schale nicht entnehmen. Dieser Zeitwert ist aber auch für unsere Fragen gleichgültig und zudem voraussichtlich nicht immer gleich, sondern, wie ohne weiteres vorausgesetzt werden darf, von der zur Verfügung stehenden Nahrungsmenge, der Temperatur und sonstigen nicht leicht zu übersehenden äußeren Umständen abhängig. Da die Schalentteile, die einmal angelegt sind, auch späterhin erhalten bleiben, wenn während des Wachstums weitere Schalentteile hinzugekommen sind, so führt jede Schale so zu sagen Protokoll über ihre eigene Ausbildungsgeschichte und es läßt sich im späteren Alter der Schale noch vielerlei späterhin erkennen, was die altgewordene Schale in ihrer Jugend durchgemacht hat.

<sup>1)</sup> Die Untersuchung der anderen im Material SCHAUINSLAND'S vorgefundenen Foraminiferen wird später in den Zoolog. Jahrbüchern (SPENGLER) erfolgen; hier wird nur auf das gegenwärtige Thema Bezügliches mitgeteilt. Herrn Prof. Dr. H. SCHAUINSLAND erlaube ich mir aber schon hier meinen vorläufigen besten Dank für die Zuweisung des Materials abzustatten.

Verschmelzungen von Schalen treten bei *Orbitolites* ganz besonders leicht ein. Sie setzt sich in großer Zahl und oft in mehreren Exemplaren dicht neben einander auf Tangen fest, so daß die anwachsenden Schalen während des Wachstums mit ihren Rändern zusammenstoßen und dann mit einander verwachsen. Die Tangstücke, von denen Herr Prof. SCHAUMSLAND einige auf Laysan sammelte, gehören verschiedenen Gattungen und Arten an, und werden von den *Orbitoliten* in verschiedenster Weise besetzt. Für gewöhnlich treffen die Schalen in einer Ebene auf einander, weil sie meistens beide der ebenen Blattfläche eines Tanges mit einer ihrer Scheibenflächen flach aufliegen. Manchmal stoßen sie aber auch unter einem beliebigen Winkel zusammen; z. B. wenn die beiderseitige Begegnung an der Abzweigungsstelle eines Seitenastes oder auf einer stark gewellten Fläche eines Tanges stattgefunden hat, und die eine Schale auf einem Wellenberg, die andere in einem Wellenthale sitzt.

### Bezeichnungsweise.

Zur Erleichterung der nachfolgenden Darstellung und zum Verständnis der beigegebenen Tabellen sollen einige Ausdrücke eingeführt werden.

Bei den megalosphaerischen Schalen von *Orbitolites duplex*, mit denen wir es im Nachstehenden vorwiegend zu thun haben, folgen auf die große, bekanntlich als Megalosphaere bezeichnete Embryonalkammer zunächst 2—6 Kammerreihen (Photo 1 u. 6), die noch nicht die Megalosphaere ringartig umfassen, sondern bloß nach einer Seite hin sich als mit der Reihenzahl immer größer werdende „Teile“ von Kreisbogen der Megalosphaere anschließen.

Die megalosphaerischen Embryonalkammern von *Orbitolites duplex* bestehen aus einem etwas abgeplatteten, an einer Seite eine geringe Zuspitzung tragenden, sonst kugligen Centralraum, an dessen Zuspitzung sich ein schlauchförmiger Kammerteil wie eine Öse hernulegt (Photo 1). Der schlauchförmige Teil mündet nach einem vollen Umgang wieder an der Zuspitzung und öffnet sich hier dann, um die Erstlingskammern anzuschließen. Da sich die nicht cyklischen Erstlingskammern manchmal nicht leicht von den späteren Kammerringen unterscheiden lassen, so läßt sich der ungefähre Verlauf der Erstlingsachse oft bequemer dadurch finden, daß man durch die Mitte des Centralraumes und seine Zuspitzung sich eine Linie gezogen denkt, die mit ausreichender Annäherung mit der Erstlingsachse zusammenfällt. Jedoch ist die Embryonalkammer manchmal anormal verzogen (Photo 6), so daß dann die angegebene Erleichterung nicht gilt, sondern der durch die Definition der Erstlingsachse angegebene Weg eingeschlagen werden muß.

Diese „nicht zu vollkommenen Kreisen zusammenlaufenden 2—6 Kammerreihen“ bezeichne ich als „Erstlingskammern“.

Die durch die Mitte der Reihen der Erstlingskammern und die Mitte der Embryonalkammer hindurchgehend gedachte Linie soll „Erstlingsachse“ heißen.

Die späteren Kammern legen sich in Form mit dem Alter der Schale an Breite zunehmender „geschlossener“ Ringe um den Erstlingsteil der Schale (= Megalosphaere + Erstlingskammern) herum und werden deshalb als „Ringkammern“ oder kurzweg als „Ringe“ bezeichnet. Jede Ringkammer ist in kleine Sekundärkämmerchen untergeteilt, die, mit ihrer Längsachse in der Höhenrichtung der Scheibe verlaufend, an den beiderseits an die äußeren Scheibenflächen der Schale angrenzenden Enden unter wiederum „kammeriger“ Anschwellung nach dem Schalencentrum zurückgeneigt sind, und in den auf einander folgenden Ringen alternierend stehen. Die Kämmerchen desselben Ringes sind durch einen cirkulären Verbindungskanal in Connex gesetzt und münden am Schalenrand mit besonderen Mündungsporen nach außen, von denen sich normalerweise zwei (pro Kämmerchen) vorfinden, die jedoch bei meinen Exemplaren gar nicht selten zu einer verschmolzen sind. Sie sollen einfach als „Randporen“ bezeichnet werden. Wenn diese Randporen von neuen Kämmerchen überdeckt werden, stellen sie radiäre Kammerverbindungen von Ring zu Ring dar.

Die alternierende Anordnung der Kämmerchen ist derart eingerichtet, daß namentlich bei durchfallendem Licht (Photo 7, 24 u. a.) eine oft mit kunstvoller Regelmäßigkeit ausgeführte Figur entsteht, die an diejenige erinnert, welche man häufig auf der Rückseite von Taschenuhren angebracht findet.<sup>1)</sup> Diese Figur kann das Abzählen der Ringe sehr erschweren, da man durch sie leicht in falsche Kammerreihen eingeführt wird. Beobachtungen bei auffallendem Licht bringen dagegen die Ringe deutlich zum Ausdruck (Photo 18—20 u. 33—35).

In betreff der verschmolzenen Schalen (die nach meiner früheren Benennung [98a p. 71] als „Doppelschalen“ zu bezeichnen sind, weil bei ihnen nicht bloß die Schalen, sondern im Inneren derselben auch die Weichkörper in direkter Berührung stehen) sind nachfolgende Ausdrücke gebraucht worden.

Jeder Teillaber an einer Doppelschale wird als „Verschmelzling“ bezeichnet. Sind die Verschmelzlinge in erkennbarer Weise

<sup>1)</sup> Herr Prof. W. Roux hat mich auf dem Zoologenkongreß in Berlin darauf aufmerksam gemacht, daß diese Zeichnung sehr an Trajektorienysteme erinnere, wie man sie in manchen Knochen findet.

ungleich alt, dann heißen sie „inäqual“; sind sie bezüglich ihres Alters nicht merkbar verschieden, so werden sie „äqual“ genannt, im gleichen Sinne ist eine „äquale“ oder „inäquale“ Doppelschale eine solche, die aus äqualen, beziehungsweise inäqualen Verschmelzlingen besteht.

Doppelschalen, deren Verschmelzlinge in einer gemeinsamen Ebene liegen, nenne ich „komplanale“;<sup>1)</sup> solche dagegen, deren zugehörige Verschmelzlinge verschiedenen Ebenen angehören, „biplanale“.

Alle Kammern, die schon zur Zeit der Verschmelzung (als die Tiere mit ihren Schalenrändern eben zusammentrafen) angelegt waren, die also zu dem Verschmelzungsakte bereits fertig mitgebracht wurden, bezeichne ich (einerlei, ob es sich dabei um Erstlingskammern oder auch um Kammerränge handelt) als „präjugale Kammern“.<sup>2)</sup>

Im Gegensatz hierzu sind als „postjugale Kammern“ alle diejenigen bezeichnet, welche erst nach der stattgefundenen Verschmelzung aufgebaut worden sind.

Die von Embryonalkammermitte des einen zur Embryonalkammermitte des anderen Verschmelzlings gezogene gedachte Linie bezeichne ich als „Verbindungsachse“.

Die Winkel, welche die Verbindungsachse mit den Erstlingsachsen (cf. oben) bildet, sollen „Winkel der Erstlingsachsen“ heißen (cf. Textfig. A die durch Punktierung kenntlich gemachten Winkel).

Als „Verschmelzungsnah“ gilt diejenige Linie, in welcher die Kammern der beiderseitigen Verschmelzlinge an einander stoßen. Die Verschmelzungsnah schneidet die Verbindungsachse fast immer rechtwinklig.

Unter „orthogonalem Durchmesser“ oder kurz unter „Orthogonalachse“ bezeichne ich in jedem Verschmelzling denjenigen Schalendurchmesser, welcher zur Verbindungsachse (im Endpunkt derselben) senkrecht steht.

Biplanale Doppelschalen können auf zweierlei Weise kom-

<sup>1)</sup> Die Endung „planal“ soll ausdrücken „Ebenen angehörig“, nicht etwa schlechthin „eben“ wie die Endung „plan“. Eine „biplane“ Schale ist nach altem Sprachgebrauch eine mit zwei ebenen Oberflächen ausgestattete. Eine „biplanale“ Doppelschale aber eine, deren verschmolzene Einzelschalen in verschiedenen Ebenen liegen.

<sup>2)</sup> Diese sehr zweckmäßigen Ausdrücke (präjugal und postjugal) verdanke ich einem gütigen Vorschlage des Herrn Geh. Reg.-Rat Prof. Dr. E. EHLERS.

poniert sein. Im ersten einfachsten Falle bleiben die Orthogonalachsen der beiden Verschmelzlinge unter sich und mit der Verschmelzungsnaht parallel, die beiden Schalenscheiben schneiden sich dann winklig in der Verschmelzungsnaht. Die Verbindungsachse wird winklig geknickt,<sup>1)</sup> den Winkel, den die Verbindungsachse alsdann bildet, und dessen Scheitel auf der Verschmelzungsnaht gelegen ist, bezeichne ich als „Knickungswinkel“, die betreffenden Doppelschalen als „geknickte Doppelschalen“.

Im zweiten komplizierteren Falle kreuzt die Projektion der einen Orthogonalachse (auf die durch die andere Orthogonalachse gelegte Vertikalebene)<sup>2)</sup> die Orthogonalachse des anderen Verschmelzlings unter Bildung zweier Winkelpaare, dessen kleinere gleiche Scheitelwinkel „Kreuzungswinkel“ genannt werden sollen. Unter derartigen Verhältnissen bezeichne ich die betreffenden Doppelschalen als „gekrenzte Doppelschalen“ (bezw. kürzer als Kreuzlinge). (Fig. F.)

Je größer die Kreuzungswinkel sind, desto mehr verliert die Verschmelzungsnaht an Ausdehnung, weil naturgemäß nur an der Verlötnungsstelle des Kreuzes eine solche vorhanden sein kann, und diese Verlötnungsstelle um so kleiner wird, je schroffer die Kreuzung ist.

Der Aufbau der postjugalen Schalenteile läßt zwei verschiedene Ausbildungsmodi erkennen.

Der „univalente“ Modus ist dadurch gekennzeichnet, daß die postjugalen Kammern durchweg ihr gewöhnliches Verhalten zeigen, also sich als ungestörte konzentrische Ringe zu einer vollständig normal ansehenden Schalenscheibe zusammenfügen, die sich von der Ausbildung einer gewöhnlichen Einzelschale nur dadurch auszeichnet, daß im Centrum der Kammerringe nicht wie sonst „eine“ Embryonalkammer, sondern deren „zwei“ liegen, die entweder direkt zusammenstoßen (Photo 7) oder auch durch einige präjugale Kammerringe getrennt sein können (Photo 4).

Bei den univalenten Doppelschalen haben demnach die mit einander verschmolzenen Schalen während ihres gemeinsamen Wachstums keine vollen Ganzkreise von Kammern zur Ausbildung gebracht, wie ihnen als Einzelschale zukäme, sondern jeder Verschmelzling produziert fortgesetzt jeweils nur einen postjugalen Halbkreis von Kammern. Erst durch den engen Zusammenschluß der beiderseitigen postjugalen Halbringe entstehen die Ganzringe der postjugalen Zeit-

<sup>1)</sup> Ich scheue hier vor dem Ausdruck „geknickte Achse“ nicht zurück, um nicht noch mehr Termini einführen zu müssen.

<sup>2)</sup> Ebene, die senkrecht zur Schalenscheibe in der Orthogonalachse errichtet ist.

periode, die sich als gemeinsames Produkt um die beiden Verschmelzlinge als gemeinsames Centrum herumlegen.

Jeder Verschmelzling hat also einen Teil seiner prospektiven Potenz (d. i. seines individuellen Könnens) aufgegeben und als Hälfte mit dem anderen ein gemeinsames einheitliches Ganzes erzeugt. Es handelt sich demnach um „verschmolzene Einheitsobjekte“ im Sinne DRIESCH'S (100, p. 431), allerdings mit der Maßgabe, daß die zur Zeit der Verschmelzung bereits fertiggestellten beiderseits mitgebrachten „präjugalen Kammern“ nicht verändert und deshalb auch nicht gleichfalls in ein Einheitliches umgeschmolzen werden. Die Einheitsstruktur bezieht sich nur auf das nach der Verschmelzung Gebildete, nicht auf das, was schon vor dem Zusammentreffen gebildet war.

Der „bivalente Modus“ des postjugalen Schalenaufbanes besteht darin, daß die beiderseitigen Verschmelzlinge auch nach der Verschmelzung ihre Kammerkreise voll (also nicht wie vorhin als Halbkreise) zur Ausbildung zu bringen suchen.<sup>1)</sup> Es handelt sich bei solchen Schalen offenbar ohne jede Einschränkung um „Zwillingsentwicklung“ im Sinne DRIESCH'S (100, p. 431). Ein Umstand macht die bivalenten Schalen besonders auffallend. Da die Schalen während ihres Zusammentreffens auf Fremdkörpern festsitzen, können sie nicht aus einander rücken, während sie beiderseits ihre „vollen“ Kammerringe zur Ausbildung bringen, da nun infolge hiervon die beiderseitigen Ringe sich an der Verschmelzungsstelle zwischen den Schalenrändern der zusammentretenden Tiere gegeneinanderpressen müssen und in den früheren Schalenebenen nicht Platz finden können, so hebt sich an der Verschmelzungsnaht der Wachstumsrand der gegen einander andrängenden Schalen nach oben, d. h. in einer der Unterlage (Alge) entgegengesetzten Richtung — in die Unterlage selbst kann er sich wegen deren Widerstandskraft natürlich nicht hineinsenken — mauerartig empor und es entsteht „auf der Verschmelzungsnaht“ eine aus Kammerderivaten der beiden Verschmelzlinge zusammengesetzte Scheidewand, die ich ihrer Entstehungsursache wegen als „Stauwand“ bezeichnen will (SS, in Photo 14—16 u. 19—22).

Diese Stauwände sind es, welche die bivalenten Doppelschalen besonders auffällig machen; doch muß gleich hier darauf aufmerksam gemacht werden, daß ganz täuschend ähnlich sehende Wände und

<sup>1)</sup> Daß hierbei die beiderseitigen Sekundärkammerreihen mit einander verschmolzen sind, wird später gezeigt werden.

ähnliche Schalenanswüchse auch bei gewöhnlichen einfachen (nach altem Brauche als „laciniat“ bezeichnete) Schalen vorkommen, die sich dann aber durch den Besitz von bloß „einer“ Embryonalkammer der Verwechslung mit Doppelschalen entziehen. Die bloß laciniaten Auswüchse lassen keine bestimmte Lagerung zum Schalenganzen erkennen, während sich die „Stauwände der Doppelschalen stets auf der Verschmelzungsnah (also innerhalb des Abstandes zwischen den beiden Embryonalkammern) in die Höhe richten und außerdem senkrecht zur Verbindungsachse stehen. Laciniate Auswüchse kommen auch bei Doppelschalen vor, lassen sich aber, wie aus dem eben Gesagten folgt, von den echten Stauwänden stets durch ihre Lagerung unterscheiden.

Bei gekreuzten Doppelschalen kann die Stauwandbildung fehlen (cf. Kap. 5), die gekreuzten Schalen setzen sich dann aber so scharf von einander ab, daß ihre Natur als bivalente Doppelschalen gar nicht verkannt werden kann.

Zu den beigegebenen Photographien ist zu bemerken, daß sich die von der Bildfläche aus in die Höhe hebenden Stauwände und etwa sonst vorhandene Schalenexkrescenzen bei dem durchfallenden Lichte, bei welchen die Schalen zur Sichtbarmachung ihrer Kammer aufgenommen werden mußten, als dunkle ungekammerte Streifen projizieren, deren Kammerung nicht erkannt werden kann, weil bei der Aufnahme unter Vergrößerung natürlich immer nur eine optische Ebene der Schale scharf eingestellt werden konnte. Die richtige Interpretation der Bilder soll durch die bei auffallendem Lichte aufbereiteten Photogramme 18–20 u. 30–35 erleichtert werden.

Ehe wir uns zur Besprechung der einzelnen Arten von Doppelschalen wenden, mag noch einmal folgender Schlüssel an die Eigentümlichkeiten der von uns unterschiedenen Kategorien von Doppelschalen erinnern:

Die Verschmelzlinge liegen in einer Ebene: komplauale Doppelschalen.	{ Ohne Stauwand auf der Verschmelzungsnah . . . . . Mit Stauwand auf der Verschmelzungsnah . . . . .	1. univalente Doppelschalen.
		2. bivalente komplauale Doppelschalen.

Die Verschmelzlinge liegen in verschiedenen Ebenen: biplanale Doppelschalen.	Die Orthogonalachsen der Verschmelzlinge sind parallel. Stauwand vorhanden . . .	3. geknickte bivalente Doppelschalen.
	Die Orthogonalachsen der Verschmelzlinge sind nicht parallel. Bei schroffer Kreuzung ist die Stauwand reduziert . . .	4. gekreuzte bivalente Doppelschalen.

### 1. Kapitel. Univalente Doppelschalen.

(Ohne Stauwand „zwischen“ den Verschmelzlingen.)

Univalente Doppelschalen können sowohl, wie früher gesagt (01), von ganz jugendlichen Verschmelzlingen als auch, wie hier hinzugefügt werden muß, dann gebildet werden, wenn bloß der eine Verschmelzling zur Zeit der Verschmelzung ganz jugendlich, der andere aber bereits sehr alt war.

#### 1. Aus ganz jugendlichen Verschmelzlingen entstandene äquale univalente Doppelschalen.

Die regelmäßigste Anbildung der hierher zu rechnenden Doppelschalen zeigt das in Photo 7 abgebildete Exemplar, hier ist der Verlauf der Kammeranordnung so regelmäßig und einheitlich, wie er sonst selbst bei gewöhnlichen Einzelschalen gar nicht oft vorkommt. Die beiden Embryonalkammern stoßen unmittelbar an einander; präjugale Kammerringe sind überhaupt nicht vorhanden; Kammerringe waren also während der Verschmelzung überhaupt noch nicht erzeugt; wohl aber wäre es denkbar, dass die zusammengetretenen Megalosphaeren schon einige Erstlingskammern, die ja keine Ringe bilden, besessen haben, darüber ist eine Entscheidung nicht möglich. Es steht nur fest, daß die Megalosphaeren nur eine ganz geringe Anzahl oder auch gar keine Kammern erzeugt hatten, als sie auf einander trafen.

Das Letztgesagte gilt auch von den zwei weiteren Exemplaren, die in Photo 3 und 5 abgebildet sind; auch sie besitzen nämlich

keine präjugalen Kammerringe. Der periphere Rand dieser Schalen ist z. T. durch Bruch, größtenteils aber durch Ungleichmäßigkeiten in der Kammerausbildung — die bei allen Schalen, also auch bei den Einzelindividuen, in ganz der gleichen Weise vorkommen — nicht so regelmäßig als bei dem Exemplar Photo 7. Im Übrigen läßt sich aber auch bei diesen Schalen die durchaus einheitliche „univalente“ Ausbildung der Doppelschalen nicht verkennen.

Daß das direkte Aneinanderstoßen der beiderseitigen Embryonalkammern, wie es die seither betrachteten Doppelschalen zeigten, kein unerläßliches Erfordernis für eine recht regelmäßige Ausbildung der univalenten Doppelschalen ist, zeigt das Exemplar Photo 4 dessen Embryonalkammern deutlich um zwei präjugale Ringe von einander getrennt sind.

Die fünf übrigen äqualen univalenten Doppelschalen, die ich in dem von mir untersuchten Material aufgefunden habe, zeichnen sich durch einige weitere Besonderheiten aus: ihre Scheibenflächen sind nicht glatt, sondern mit verschiedenartigen Exkrescenzen besetzt.

Die Schale, Photo 12, zeigt zwei auf der Schalenscheibe senkrecht stehende — die eine nach oben, die andere nach unten von der Bildfläche gerichtete-mauerartige kurze Radiärfalten.

Das Exemplar, Photo 8, zeigt am Rande eine stark zugespitzte, trichterförmige Spaltung, deren weitere Öffnung an der Schalenperipherie liegt, während die Trichtermündung auf die eine der beiden Embryonalkammern zugerichtet ist.

In der Photographie hat dieser Trichter durch den V-förmigen dunkleren Streifen Ausdruck gefunden, dessen Scheitel, wie man sieht, der einen Embryonalkammer zugekehrt ist.

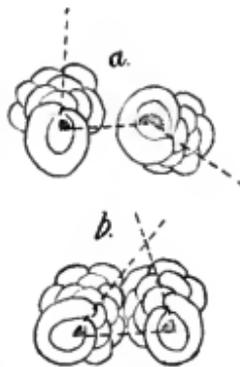
Die beiden in den Photogrammen 9 und 10 wiedergegebenen Schalen führen eine Spaltung der Schalenscheibe parallel zur Verbindungssache vor, die bei Photo 9 noch wie ein zusammengedrückter Trichter aussieht, bei Photo 10 aber ohne seitlichen Abschluß zum Trichterkegel ist; die emporstehenden Spalthälften lassen sich durch ihre Dunkelung in der Photographie erkennen.

Die präjugalen Kammerringe übersteigen auch hier die Zahl vier nicht, in vier Fällen sind überhaupt keine präjugalen Ringe vorhanden, wie die Tabelle b im Anhang I zeigt (cf. No. 5 u. 7—9).

Keine dieser Exkrescenzen zeigt die charakteristische Lagerung einer echten „Stauwand“, senkrecht zur Verbindungssache im Zwischenraum zwischen den beiderseitigen Embryonalkammern.

Man könnte daran denken, daß die genannten Schalenauswüchse Stauwände vorstellten, die nicht wie die echten Stauwände von den späteren geschlossenen Kammerringen erzeugt sind, sondern von einer Kollision der nicht zu Ringen an einander gereihten Erstlingskammeru herrührten.<sup>1)</sup>

Es läßt sich ja leicht einsehen, daß die Kollision der beiderseits zur Kammerbildung aus den Randporen vorgeflossenen Sarkodemassen, oder kurz gesagt der beiderseitigen Kammeransätze, nur dann „zwischen“ den beiderseitigen Embryonalkammern „senkrecht“ zur Verbindungsachse stattfinden „muß“, wenn die neuzugesetzten Kammern als volle Kreise rings um die Schalenscheiben herum zur Ausbildung kommen, denn die gemeinsame Schnittsehne (cf. Verschmelzungsnaht) zweier sich schneidender Kreise (cf. Ringkammern per Verschmelzlinge) steht stets senkrecht zur Verbindungslinie (cf. Verbindungsachse) der Mittelpunkte der beiden Kreise. Die Collision kann dagegen auf sehr verschiedenen Strecken eintreten, wenn die Kammern, wie dies bei den Erstlingskammern der Fall ist, nur nach bestimmten Richtungen hin angesetzt werden; Voraussetzung ist hierfür nur, daß die „Erstlingsachsen“ (cf. p. 197) sich schneiden, denn nur dann werden die Erstlingskammern mit einander kollidieren, ehe sie von Ringkammern unrahmt werden. Damit sich nun die Erstlingsachsen, die ihren 0-Punkt im Centrum der Embryonalkammern haben, schneiden können, ist es notwendig, daß beide auf derselben Seite der Verbindungsachse liegen und mit der Verbindungsachse gemeinsam ein Dreieck bilden (dessen Eckpunkte in den Mittelpunkten der Embryonalkammern und dem Schnittpunkte der Erstlingsachsen gegeben sind). Dieses Dreieck kann aber natürlich nur dann zu stande kommen, wenn die Summe der Winkel der Erstlings-



Textfig. A.

Schema, soll zeigen, daß sich die Erstlingsachsen nur dann schneiden können, wenn die Summe der „Winkel der Erstlingsachsen“, deren Scheitel in der Figur punktiert sind, nicht größer als  $180^\circ$  ist. In Fig. a ist die Summe größer als  $180^\circ$  (nämlich =  $85 + 215^\circ = 300^\circ$ ), in Fig. b kleiner als  $180^\circ$  (nämlich =  $75 + 50^\circ = 125^\circ$ ); in Fig. b schneiden sich die Erstlingsachsen daher; in Fig. a dagegen nicht.

<sup>1)</sup> Die nachfolgende kurze mechanische Auseinandersetzung, die eigentlich in den theoretischen Teil der Arbeit gehört, ist bereits hier eingefügt, um auf die eventuelle Bedeutung der Winkel der Erstlingsachsen aufmerksam zu machen.

achsen nicht über  $180^\circ$  beträgt, wie ohne weiteres aus Textfig. A hervorgehen wird.<sup>1)</sup> (Winkelsumme im Dreieck =  $180^\circ$ .)

Nun ist aber, wie aus unserer Tabelle 1 im Anhang I hervorgeht, bei allen seither betrachteten univalenten Doppelschalen — ob sie glatte Oberflächen oder die erwähnten Exkreszenzen tragen, ist hierbei einerlei — die Summe der Winkel der Erstlingsachsen (siehe die entsprechende Rubrik in der Tabelle) größer als  $180^\circ$ . Die erwähnten Exkreszenzen können also nicht ohne Weiteres auf eine Kollision der Erstlingskammern zurückgeführt werden.

Daran ändert sich nichts, wenn wir später sehen werden, daß die Kollision der Erstlingsachsen unter besonderen Umständen sogar echte Stauwandbildung hervorrufen kann. Die erwähnten Exkreszenzen verschuldet sie offenbar nicht, sondern es handelt sich hier um sogenannte „laciniate“ Bildungen, die ebenso häufig auch bei gewöhnlichen Einzelschalen angetroffen werden (Photo 17 und 18 L; man vergleiche 18 L mit 10 L; die Schalen Photo 17 u. 18 sind einfache Schalen, denn sie haben nur eine Embryonalkammer) und die deshalb nicht im stande sind, die univalenten Doppelschalen ihres einheitlichen Ausbildungscharakters zu entkleiden, den wir ihnen zugeschrieben haben.

## 2. Univalente Doppelschalen, die aus der Verschmelzung von einer alten Schale mit einer Erstlingsschale entstanden sind.

Univalente Doppelschalen kommen auch dann zu stande, wenn eine alte Schale, die schon eine größere Zahl von Kammerringen (bei meinen hierher gehörigen Exemplaren sind es stets mehr als zwölf) erzeugt hat, mit einer Erstlingsschale zusammentrifft, die überhaupt noch keinen Kammerring besitzt, sei es, daß sie schon als einfache Embryonalkammern oder sei es, daß sie erst, nachdem sie

deren Angabe wir zu späterer Verwendung bei unseren mechanischen Ableitungen nicht entbehren können.

<sup>1)</sup> Die Winkel müssen stets so gemessen werden, als gehörten sie bereits einem, wenn schon unmöglichen, Dreieck an, d. h. man darf nie einen Schenkel überschreiten, um zu dem anderen Winkel zu gelangen, sondern muß die Messungen entweder rechts oder links von der Verbindungsachse (nie einmal rechts, einmal links von ihr) vornehmen, wenn man sich auf dem Liniensystem: „Erstlingsachse des einen Verschmelzlings-Verbindungsachse-Erstlingsachse des anderen Verschmelzlings“ entlang gehen denkt. Die Nulllinie des Transporteurs ist auf der Verbindungsachse anzulegen und die Winkelmaße müssen durch die vier Quadranten, also bis  $360^\circ$  durchgehen.

bereits einige ihrer nicht ringförmigen Erstlingskammern angelegt hatte, von der älteren erreicht wurde. Es findet dann eine einfache Umfließung der fremden Embryonalkammer und ihrer eventuellen Erstlingskammern statt, welche höchstens mit einer Verdickung der Schalenscheibe (Fig. 13 der dunkle Fleck bei A) verbunden ist (da, wo die Erstlingskammern der umflossenen fremden Embryonalkammer liegen).

Das Exemplar Phot. 13 trägt über der Embryonalkammer des älteren Verschmelzlings einen laciniaten Kamm (L), der seiner Lage nach bereits lange vor der Kollision errichtet worden sein muß — denn er zieht sich schon über die frühesten präjugalen Kammeringe hin — er darf deshalb in keiner Weise mit der späteren beiderseitigen Verschmelzung in ursächlichen Zusammenhang gebracht werden. Eine echte Stauwand, die auf der Verbindungssache EE<sub>1</sub> liegen müßte, fehlt. Der Scheibenkontur ist nach der eingeschmolzenen Erstlingsschale hin etwas zugespitzt; im übrigen hat die Einschmelzung des Fremdlings keine weiteren Störungen im Kammergefüge des größeren Verschmelzlings hervorgebracht.

Ich habe im ganzen drei komplanale Doppelschalen dieser Art aufgefunden. Keine hatte eine Stauwand zwischen der Embryonalkammer der älteren Schale und derjenigen des in die Schalenscheibe einverleibten Erstlingsschale hochgetrieben, die Schalen sind also alle drei „univalent“; die Summe ihrer jeweiligen beiderseitigen Erstlingsachsenwinkel beträgt durchweg über 180°, so daß sich also die Erstlingsachsen in keinem der drei Exemplare schneiden.<sup>1)</sup>

Außer den drei genannten komplanalen Doppelindividuen besitze ich ein Exemplar, dessen einverleibte Erstlingsschale einen ungefähr rechten Winkel mit der größeren Schale bildet, welches also biplanal ist, und das gleich hier abgehandelt werden soll, obgleich es eigentlich in ein späteres Kapitel gehört, um die Verschmelzung von Erstlingsschalen mit älteren Schalen in Einem erledigen zu können.

Die Erstlingskammern der einverleibten Jugendschale haben sich nur drei Kammerlagen hoch aus der Scheibe der größeren Schale äußerst unscheinbar emporgewulstet; im übrigen haben sie die ältere in keiner sonstigen Weise alteriert; eine Stauwand zwischen den Embryonalkammern fehlt gänzlich: also ist auch diese Schale uni-

<sup>1)</sup> Ob das „Nichtschneiden“ der Erstlingsachsen Bedingung für die „Univalenz“ solcher hochgradig inäqualen Doppelschalen ist, kann aus der geringen Zahl der Fälle nicht geschlossen werden; bivalente Doppelschalen (mit echter Stauwand) dieser Art sind mir nicht vor Augen gekommen.

valent. Die beiderseitigen Erstlingsachsen schneiden sich nicht. Die Doppelschale besitzt acht postjugale Kammerringe, die allein dem größeren Verschmelzling zugehören. Die eingeschmolzene Jugendschale ist also recht erheblich im Wachstum hinter dem älteren Verschmelzling zurückgeblieben; sie scheint nach der Verschmelzung überhaupt nicht mehr gewachsen zu sein.

Die geschilderten univalenten Doppelschalen stark inäqualer Verschmelzlinge dürfen nicht mit Einzeltieren verwechselt werden, die in Brutbildung begriffen sind (cf. LISTER 95, p. 431). Sie lassen sich daran erkennen, daß die Schalenwände der Jugendschale mit derjenigen des älteren Verschmelzlings in substanzialer Kohärenz stehen, während die Schalen der Brut stets frei (d. h. ohne durch Schalensubstanz mit der Mutterschale fest verbunden zu sein), in besonderen größeren Bruthohlräumen am Schalenrande der Mutter liegen.

Fassen wir nun die im vorstehenden Kapitel gesammelten Erfahrungen zusammen, so ergibt sich folgendes:

Eine univalente Ausbildung der Doppelschalen (dauernde Verzichtleistung auf die Ausbildung voller Kammerringe für jeden Verschmelzling; die postjugalen Kammerringe werden von beiden Verschmelzlingen gemeinsam erzeugt; konnte nachgewiesen werden:

Erstens bei beiderseitig sehr geringer Zahl der präjugalen Kammerringe (nicht über vier); also wenn beide Verschmelzlinge bei der gegenseitigen Kollision noch sehr jung waren.

Zweitens bei einseitigem gänzlichen Fehlen und anderseitig sehr großer Anzahl der präjugalen Kammerringe, d. h. also wenn der eine Verschmelzling noch so jung, so daß er noch keine Kammerringe erzeugt hatte, der andere dagegen bereits verhältnismäßig alt war, als die Kollision stattfand.

Für alle Fälle galt, daß sich die Erstlingsachsen der beiden Verschmelzlinge nicht schnitten, die Summe ihrer Winkel betrug mehr als 180°. Lacinierte Bildungen kommen bei univalenten Doppelschalen in derselben Lagerung und ebenso häufig vor, wie bei den Einzelschalen; sie können aber nicht mit echten Stauwänden verwechselt werden, weil ihnen die hierzu notwendige Lagerung zur Verbindungsachse fehlt.

## 2. Kapitel: Bivalente komplanale Doppelschalen.

Bei den bivalenten komplanalen Doppelschalen liegen die beiden Verschmelzlinge in einer Ebene und in der Verschmelzungsnaht hat sich eine „Stauwand“ hochgerichtet, deren Basallinie die Verbindungs-

achse senkrecht schneidet und mit der Verschmelzungsnah zusammenfällt.

Bivalente Doppelschalen werden zur Ausbildung gebracht:

Erstens: Unter besonderen Bedingungen von Erstlingschalen nämlich dann, wenn sich ihre Erstlingsachsen winkelig schneiden;

zweitens: ausnahmslos von älteren Verschmelzlingen.

### 3. Bivalente Doppelschalen, die aus verschmolzenen Erstlingschalen bestehen.

Ich besitze im ganzen vier Schalen, die entgegen der vorhin für jugendliche Verschmelzlinge aufgestellten Regel einen bivalenten Ausbildungsmodus aufweisen, die also eine echte Stauwand in dem Zwischenraum zwischen den beiderseitigen Embryonalkammern errichtet haben, obgleich ihre präjugale Kammerzahl die Zahl 4 nicht überschreitet und obgleich also nach unseren früheren Erfahrungen von ihnen der stauwandlose univalente Ausbildungstypus hätte erwartet werden sollen.

Photo 14 zeigt eine dieser vier Doppelschalen von der Stauwandseite aus gesehen. Photo 15 eine andere von der Unterseite. In Photo 14 schimmern die beiderseitigen Embryonalkammern zu beiden Seiten der schwarz gebliebenen Stauwand mit ihrer letzten Randpartie hervor. Die einretonchierten Kreise sollen den wirklichen Umfang der Embryonalkammern wiedergeben, sie berühren einander gegenseitig, haben also keine präjugalen Erstlingskammern — von anderen als Erstlingskammern kann ja bei den Erstlingschalen, die nach unserer Definition (p. 197) noch der späteren geschlossenen Kammerringe entbehren, nicht die Rede sein — zwischen sich. Das in Photo 15 dargestellte Exemplar besitzt drei präjugale Lagen von Erstlingskammern zwischen seinen beiden Embryonalkammern. Zwei dieser Lagen gehören dem einen, zwei dem andern Verschmelzling zu. Die Photographien zeigen deutlich, daß die Stauwände ( $SS_1$ ) in beiden Fällen die für den bivalenten Ausbildungstypus maßgebende Lagerung (zwischen E u.  $E_1$ ) inne haben, dagegen läßt sich die Lagerung der Erstlingsachsen in den Photographien nicht erkennen.

Eine genaue Prüfung der vier Schalen hat ergeben, daß sich bei allen die Erstlingsachsen schneiden, woraus folgt, daß die beiderseitigen „Winkel der Erstlingsachsen“ (cf. p. 199 u. Textfig. A) in Summa nicht größer als  $180^\circ$  sein können, ihre Summe schwankt, wie die Tab. Nr. 13—16 des Anhangs I zeigt, zwischen  $10$  u.  $170^\circ$ .

Wir sehen in den besprochenen vier Erstlingsverschmelzungen offenbar Verhältnisse verifiziert, die, wie wir oben (p. 205) vermutet haben, zum Anfrichten von Schalenteilen führen müssen. Die Erstlingskammern sind nicht nach verschiedenen Seiten gerichtet, sondern gegen einander gewendet. Wir glaubten aber früher, daß diese Hochtreibungen der Schalenscheibe in jeder Richtung stattfinden könnten, während wir jetzt sehen, daß sie als echte Stauwände nur in bestimmter Lagerung auftreten. Wir dürfen uns demnach mit der früheren Erklärung nicht genügen lassen, sondern werden im mechanisch-theoretischen Teil dieser Arbeit das in der früher gegebenen mechanischen Erklärung noch Fehlende zu ergänzen haben (cf. weiter unten Kap. 14).

#### 4. Bivalente Doppelschalen älterer Verschmelzlinge.

Alle älteren Verschmelzlinge (nach meinen Erfahrungen alle, die mehr als 4 präjugale Kammerringe besitzen) bringen bivalente Doppelschalen zur Ausbildung, einerlei welche Lagerung ihre Erstlingsachsen inne haben.

Die spezielle Ausgestaltung der bivalenten Doppelschalen ist abhängig von dem Altersverhältnis der beiden Verschmelzlinge.

##### a) Äquale Doppelschalen.

Sind die beiden Verschmelzlinge bei ihrer Kollision gleichaltrig gewesen, d. h. ist die präjugale Kammerzahl bei beiden gleich oder wenigstens nahezu gleich, so richtet sich die Stauwand in der Mitte der Verbindungsachse senkrecht, d. h. mit jeder der verschmolzenen Schalenscheiben einen rechten Winkel bildend, in die Höhe, die peripheren Ringe der Stauwand laufen (zum mindesten bei Anlage der ersten postjugalen Kammerringe) kontinuierlich in die peripheren postjugalen Kammerringe über und ziehen sie etwas an sich heran, so daß sich der Rand der Doppelschale wie eine Schlüsselwand aus der ursprünglichen Schalenebene mehr oder weniger emporhebt und dadurch eine Gesamtgestalt der Doppelschale entsteht (Photo 19), die einem zweifächerigen Salzfaß ähnlich sieht. Die beiden durch die Stauwand abgeteilten Fächer dieser Salzfaßbildung, die also bei den einzelnen Schalen sehr verschieden tief sein können, lassen sich in den Photos 16, 21 und 22 daran erkennen, daß ihr tiefer liegender Schlüsselgrund mit den beiderseitigen Embryonalkammern stärker beleuchtet und bei der Aufnahme schärfer gefaßt worden ist, als der höher liegende Rand.

Der periphere Rand ist bei den äqualen bivalenten Doppelschalen mehr oder weniger deutlich elliptisch (Photo 14 u. 16; auch Photo 21, jedoch hier der periphere Rand lädiert). Auf der Höhe der Stauwand zeigt sich dabei eine leichte sanduhrförmige Einschnürung, die jedoch verloren geht, sobald „freie Randringe“, d. h. solche, welche, wie gleich mitgeteilt werden wird, nicht mehr mit der Stauwand in direktem Connex stehen, gebildet werden (Photos 15 u. 19 bei  $SS_1$ ; Photo 16 ohne Einschnürung mit freien Randringen).

Die Stauwand ist meistens gerade gestreckt (Photo 14 u. 19), seltener „unregelmäßig“ gebogen (Photo 16, 20 u. 21); manchmal hat die Stauwand mit ihrer Kammerbildung früher halt gemacht als die peripheren postjüngalen Kammerringe, die Stauwand erreicht, dann den peripheren Rand der Doppelschale nicht mehr (Photo 16, 20 u. 21). Da dieses Anfhören mit der Kammerbildung meistens an den beiden sich an die Schlüsselwände anlegenden Rändern zu gleicher Zeit geschieht so sind auch meistens die zu beiden Seiten der Verbindungachse gelegenen Stauwandteile gleich groß (Photo 16 u. 21); zuweilen jedoch hört die Stauwandbildung an dem einen Ansatzrande früher auf als an dem anderen. (Photo 20, wo bei  $S_1$  die Stauwand den peripheren Schalenrand nicht erreicht, während sie bei  $S$  noch in ihm überläuft.)

Über die Kammerung der Stauwand kann man sich nur durch Anschleifen derselben zureichenden Einblick verschaffen.

Um bei der Bewältigung des größeren Materials mit dem Schleifen in Canada-balsam nicht allzuviel Zeit zu verlieren, habe ich bloß einige Dünnschliffe in Canada-balsam hergestellt und mich im übrigen nachfolgender kürzeren Methode bedient. Ich durchtränkte die zum Schleifen bestimmten Schalen zunächst mit Nelkenöl,<sup>1)</sup> dem ganz wenig absoluter Alkohol (auf ein Uhrsälchen etwa fünf Tropfen) beigeengt war, dann schliß ich die Schale, dieselbe mit einer feinen Pinzette haltend, auf feinstem Schmirgelpapier derart ab, daß die Schleiffläche parallel zur Verbindungachse, senkrecht zu Stauwand- und Schaleischieben-Ebenen stand. Durch diese Lagerung der Schliiffäche erhält man einen paratangentialen Durchschnitt durch Stauwand und die übrigen Schalesteile und kann dann bequem die Kammerung auf Stauwand und den Grundscheiben mit einander vergleichen, nachdem man die rückständigen Schmirgelteilchen aus den angeschliffenen Kammern entfernt hat. Die Entfernung dieser Schmirgelbestandteile geschieht durch Abspülen in reinem Nelkenöl; es entstehen dann zwischen dem Nelkenöl-Alkoholgemisch und dem Nelkenöl Diffusionsströme, welche die Schmirgelteilchen nach aussen spülen, zumal wenn man durch Hin- und Herziehen der angeschliffenen Schale im Nelkenöl die Kraft entstehenden Strömungen steigert. Auf diese Weise kann man sich in wenigen Minuten die Schliffe herstellen, zu deren Fertigstellung man Stunden

<sup>1)</sup> Nicht mit Nelkenöl durchtränkte Schalen würden auf dem Schmirgelpapier zersplittern.

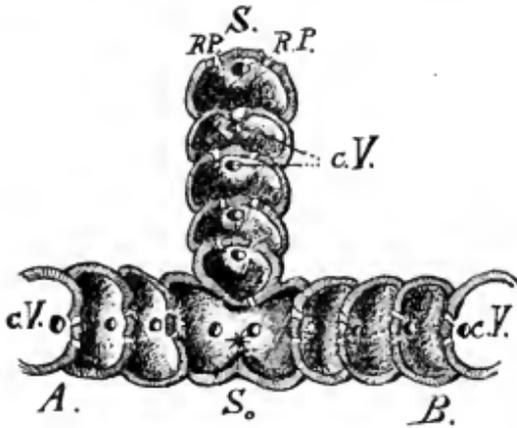
gebraucht, wenn man die Schalen in üblicher Weise erst in Canadabalsam einschmilzt und dann auf dem Schleifstein abschleift. Die Nelkenölmethode liefert zwar naturgemäß weniger elegante Präparate, sie spart aber Zeit — sie ist außerdem besser als man erwarten sollte, und reicht — worauf es allein ankommt — voll hin, um die Kammerungsverhältnisse sicher erkennen zu können, zumal wenn man sich vorher an einigen Canadabalsam-Schliffen mit den zu interpretierenden, meistens nicht ganz einfachen Bildern vertraut gemacht hat. Es genügt, die Schale auf die angegebene Weise von einer Seite her anzuschleifen, zweiseitige Dünnschliffe lassen sich auf diese kurze Methode überhaupt nicht herstellen, weil ein Dünnschliff den Pinzettendruck nicht aushalten kann. Um trotzdem die Kammerung deutlich erkennen zu können, ist es daher zweckmäßig, das Nelkenöl mit absolutem Alkohol auszuspülen und dann die getrocknete Schale in Luft mit auffallendem Licht zu studieren. Man muß die Schale dabei mit der Anschlifffläche genau horizontal richten und das Licht möglichst grell ueben. Als Lichtquelle diene bei allen Untersuchungen eine Nernstlampe (von 40 Kerzen Stärke), die sich uamentlich auch bei durchfallendem Licht bewährte, wenn es galt, durch besonders dicke Schalen hindurch die Kammerung durchleuchten zu lassen. Um die Schalen in jeder beliebigen Stellung betrachten zu können, also auch bei dem wagerechten Aufstellen der Schlifffläche, bediente ich mich folgender einfachen Einrichtung: eine kleine Menge Plastolin, wie es zu Modellierzwecken gebraucht wird, wurde durch Fingerdruck platt auf einem Objektträger ausgebreitet, und alsdann die getrocknete Schale in der gewünschten Stellung dem Plastolin mit einer feinen Pinzette aufgesetzt; das Plastolin hält augenblicklich, ohne die Schale dauernd zu beschmutzen, die Schale in jeder gewünschten Lage fest, und die Schale läßt sich auch nachträglich in jede neue Lage bringen, ohne jemals umzufallen. Für trockene Beobachtung in der Luft ist das Plastolin geradezu ideal.<sup>1)</sup> Für Beobachtungen in einem flüssigen Medium taugt es dagegen nicht; es verliert in solchen seine nutzbaren Eigenschaften (augenblickliches Auhalten ohne Beschmutzung und feinste Nachgiebigkeit) fast gänzlich.

Auf den Anschliffen zeigt sich nun, daß die Kammerung in den höheren Partien der Stauwand genau die gleiche ist, wie diejenige in den entsprechenden Teilen (auf den Kammerringen gleicher Ordnung) der Grundscheiben; sie unterscheidet sich somit auch von der Kammeranordnung gewöhnlicher Einzelexemplare nicht; vor allem ist sie nicht etwa doppelt, wie man der doppelten Herkunft der Stauwand (von zwei Verschmelzlingen her) entsprechend hätte annehmen sollen. In diesem Punkte versagt also die „Bivalenz“. Die Kammern stehen wie bei gewöhnlichen Schalen mit ihrem längsten Durchmesser senkrecht zu den Seitenflächen der

<sup>1)</sup> Inwieweit sich das Plastolin auch zum Festhalten anderer kleiner Objekte in bestimmter Lagerung bei Beobachtungen in Luft eignet, habe ich nicht ausprobiert. Seine Brauchbarkeit hängt natürlich in erster Linie von seiner Adhäsionsfähigkeit an dem Objekt ab, und diese muß natürlich mit der Natur der Objekte wechseln, so daß von den Foraminiferenschalen aus noch nicht auf eine allgemeine Brauchbarkeit zu gleichen Zwecken bei anderen Objekten geschlossen werden darf.

Scheibe (also hier der Stauwand-Seitenflächen), die Zahl der Randporenreihen ist nicht gesetzmäßig erhöht, sondern beträgt auf der Stauwand wie sonstwärts in der Regel zwei (cf. p. 198).

Nur an der Basis der Stauwand, also innerhalb der Verschmelzungsnah, weicht die Kammerausgestaltung von der gewöhnlichen Norm ab. Die beiderseitig mit einander kollidierenden Kammern stehen hier nicht durch einfache Radiärkanäle wie die übrigen Kammern mit einander in Verbindung, sondern sind in größerem Umfange an der Berührungsstelle (Textfig. B bei \*) mit



Textfig. B.

Querem Anschluß durch die Stauwand  $SS_0$  und die anstoßenden Scheibenteile  $A$  u.  $B$  einer äqualen bivalenten Doppelschale von *Orbitolites duplex* CARP.; bei  $S_0$  die Kollisionskammer mit ihrer Verschmelzungsverbindung \*;  $RP$  = Randporen auf der Stauwand; die ihnen entsprechenden weiß gehaltenen Poren der übrigen Kammern stellen die radiären, die großen Öffnungen  $cV$  die cirkulären Verbindungen der einzelnen Kämmerchen dar. Etwas schematisiert.

einander verschmolzen, es entstehen auf diese Weise in guten Radiärschliffen deutliche, ziemlich regelmäßige oder auch (namentlich bei den später zu besprechenden schief geneigten Stauwänden inäqualer Verschmelzlinge) mehr oder weniger verzogene zweiflüglige doppelwertige Kollisionskammern, deren obere und untere Flügelspitzen von der Verschmelzungsstelle weggewendet sind, entsprechend der Zurückbiegung der Kammerenden (nach den Schalenzentren der beiden Verschmelzlinge hin), die die kollidierenden Kammern zu der Kollision (der Norm der Einzelschalen nach) mitgebracht haben.

Je nach dem Grade der gegenseitigen Verschmelzung der kollidierenden Kammern läßt sich von der Unterflache der Verschmelzlinge aus (auf der Verschmelzungsnaht) die Doppelwertigkeit der Kollisionskammern erkennen oder nicht. Sie erscheinen bei hochgradiger Verschmelzung nämlich breiter als sie ihrem Altersrange nach sein müßten. Man wird diese Breiterung der Kammern in Photo 29 zwischen  $S$  und  $S_1$  erkennen können. Bei geringerer Verschmelzung erscheinen sie von der Unterflache aus wie zwei Kammern von gewöhnlicher Breite, denn die zusammengestoßenen peripheren Randwände sind dann zu einem gemeinsamen Wandwulst zusammengeschmolzen (Textfig. B zwischen \* und  $S_0$ ), der ihnen von der Unterflache aus das Ansehen zweier Kammern von gewöhnlicher Breite verleiht. Ganz das Gleiche gilt auch für die schiefgeneigten Stauwände inäqualer Verschmelzlinge, was, um spätere Wiederholungen zu vermeiden, gleich hier bemerkt werden soll. Unter solchen Umständen schließen, von der Unterflache aus betrachtet, die von den beiden Verschmelzlingen gelieferten Kammerringe ohne merkbare Besonderheiten an einander, wie Photo 22 erkennen läßt, d. h. die von beiden Verschmelzlingen her zusammentreffenden Kammern schließen wie sonst alternierend an einander, und die postjugalen Kammerringe des einen Verschmelzlings setzen sich in derselben Breite in diejenigen des anderen fort. Auch hier zieht sich also ein univalenter Charakterzug in die Bivalenz der Doppelschalen hinein.

Die Bivalenz der Doppelschalen ist hiernach keine ganz vollkommene, das ist sie ja aber auch bei den künstlich zur Verschmelzung gebrachten oder aus gestörten Eiern entwickelten Verwachsungszwillingen der Metazoen nicht; denn auch diesen fehlen an der Verschmelzungsstelle zum mindesten einige Organteile, sei es, daß sie während des Experimentes weggeschnitten und nach der Vereinigung nicht wieder ersetzt, oder sei es, daß sie von den gestörten sich selbst überlassenen Embryonen gar nicht (wie auch hier) zur Ausbildung gebracht worden sind (z. B. das Fehlen der Körperwand an der Verwachsungsnaht). Ganze Organe fallen weder hier noch dort aus.

#### b) Inäquale Doppelschalen.

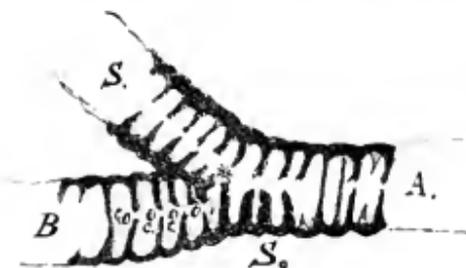
Bei ungleichem Alter der Verschmelzlinge, d. h. also, wenn die Anzahl der präjugalen Kammern bei beiden Verschmelzlingen ungleich ist, hat der ältere größere Verschmelzling mit seiner größeren Zahl von präjugalen Kammern das Übergewicht über den jüngeren. Er drückt den von dem jüngeren

Genossen aufgeführten Anteil der Stauwand nach dem jüngeren hinüber, so daß die Stauwand sich unter einem spitzen Winkel auf die jüngere Schale hinüberneigt. Der nach der Seite des jüngeren Verschmelzlings zu messende Neigungswinkel der Stauwand ist um so kleiner, oder was dasselbe heißt, um so spitzer, je kleiner der eine Verschmelzling im Vergleich zum anderen ist. Zugleich stellt sich mit der Neigung der Stauwand auf den kleineren Verschmelzling eine gesetzmäßige Krümmung der Stauwand ein, sie krümmt sich konkav nach der Seite des kleineren Verschmelzlings hin und zwar wieder um so stärker (physikalisch gesprochen mit um so kleinerem Krümmungsradius), je kleiner der eine Verschmelzling im Vergleich zum anderen ist, bei scharfer Einstellung auf die Verschmelzungsnaut zeigt sich diese Krümmung an der Stauwandbasis meist sehr deutlich, in Photo 22 (SS<sub>1</sub>) ist sie dem nicht sehr ungleichen Alter der Verschmelzlinge entsprechend nicht sehr bedeutend, in Photo 30 (bei auffallendem Licht) wird man sie als weit erheblicher erkennen. Diese Konkavkrümmung ist im übrigen nicht auf die Stauwandbasis beschränkt, sondern setzt sich auch auf den aufsteigenden Teil der Stauwand fort, so kommt es, daß bei erheblicher Altersdifferenz das dem kleineren Verschmelzling angehörige kleinere Fach der Doppelschale die Form eines Randtrichters (ähnlich Photo 33) mit konkav gekrümmter Innenwand annimmt, der allerdings bei genügender Widerstandskraft der Unterlage, auf der Unterlagenseite, wo er sich nicht ausbiegen kann, abgeplattet und eigentümlich verdrückt erscheint. Diese abgeplattete Unterlagenseite kommt in den Photos 23 und 24 dadurch zum Ausdruck, daß die Kammerringe um E<sub>1</sub> ebenso scharf erscheinen als die von E<sub>2</sub> sie liegen eben in derselben Fläche, die nach oben gewendeten Trichterwände erscheinen wieder als die halbmondförmigen Dunkelungen (SS<sub>1</sub>).

Ist die Unterlage dagegen nachgiebig — ein Vorkommen, auf das wir später noch einmal Rücksicht zu nehmen haben werden —, dann erscheint diese Trichterbildung stark inäqualer Doppelschalen oft in sehr regelmäßiger Ausbildung, d. h. ohne namhafte Abplattung auf der Unterseite, wie Photo 33 zeigt, und zwar um so regelmäßiger ausgestaltet, je stärker die Inäqualität der Verschmelzlinge war und je länger das postjugale Wachstum gedauert hat.

Der periphere Randkontur, der bei den äqualen Doppelschalen elliptisch war, spitzt sich bei den inäqualen Schalen auf beiden Seiten des kleineren Verschmelzlings je nach der relativen Altersdifferenz der beiden Verschmelzlinge mehr oder weniger stark zu.

Die durch den kleineren Verschmelzling verursachte Zuspitzung setzt sich auch hier durch eine Einbuchtung von der übrigen Ellipse ab, so lang die Stauwand den peripheren Schalenrand erreicht. Diese Einbuchtung ist meist nur gering (Photo 23 und 24 S), und sie verschwindet, wie bei den äqualen Schalen, vollständig dann, wenn freie Randringe gebildet werden (Photo 24 auf der Seite von S).



Textfig. C.

Dünnschliff durch die Basis der Stauwand  $SS_0$  und die angrenzenden Scheibenteile zweier inäqualer Verschmelzlinge  $A$  u.  $B$ , von denen  $A$  größer als  $B$ . Bei \* mündet die Kammerreihe von  $B$  seitlich in diejenige von  $A$  ein. Die Stauwand  $SS_0$  ist nach dem kleineren Verschmelzling  $B$  geneigt.  $c$  = circuläre Verbindungen der Kämmerchen.

sind oder aber die Kammerreihe der Stauwand erscheint als direkte Fortsetzung derjenigen des größeren Verschmelzlings. An der Verschmelzungsnaht mündet dann die Kammerfolge des kleineren Verschmelzlings, ohne eine besondere Form der Kollisionskammern hervorzurnfen, seitlich ein (Textfig. C bei \*). Nur die seitliche, manchmal den übrigen Kammervverbindungen gegenüber etwas vergrößerte Einmündungsstelle zeichnet dann die Kollisionskammer vor den übrigen aus.

### 3. Kapitel. Biplanale Doppelschalen.

(Die Verschmelzlinge liegen in zwei verschiedenen Ebenen.)

#### 1. Geknickte bivalente Doppelschalen.

Die geknickten bivalenten Doppelschalen sind, woran wir uns hier noch einmal erinnern wollen, dadurch zu stande gekommen, daß die beiden Verschmelzlinge auf Unterlagen aufsaßen, die gegen einander geneigt waren (cf. p. 197), sie liegen deshalb nicht innerhalb ein und derselben Ebene, sondern sie sind „biplanal“, ihre Verbin-

Zu dem früher über die Gestaltung der (in der Verschmelzungsnaht gelegenen) Kollisionskammern äqualer Schalen Gesagten ist hinzuzufügen, daß ihre Ausbildung bei den inäqualen Schalen in zweierlei Weise modifiziert sein kann. Entweder läßt sich die früher angegebene zweiflügelige Form der Kollisionskammern (cf. p. 212) noch erkennen, nur daß die oberen Flügelspitzen in der Richtung der Stauwandneigung verzogen

dungsachse ist an der Verschmelzungsnah winklig geknickt. Der Winkel, welcher den Grad dieser Knickung angiebt, wird als Knickungswinkel bezeichnet. Die in den Endpunkten der Verbindungsachse (d. h. in den Centren der beiderseitigen Embryonalkammern) senkrecht zu ihr errichteten Schalendurchmesser, die Orthogonalachsen, verlaufen parallel.

Die biplanalen geknickten Doppelschalen ähneln im Ganzen ihrem Aussehen nach den komplanalen Doppelschalen, doch verschafft sich neben der Inäqualität der Verschmelzlinge hier auch die Größe ihres Knickungswinkels und die Art ihres Aufeinandertreffens noch besonderen Einfluß auf die Gestalt der betreffenden Doppelformen. Was die Art des Aufeinandertreffens der Schalen anlangt, so haben die biplanalen vor den komplanalen Vereinigungen voraus, daß sie sich nicht bloß mit ihren beiderseitigen Wachstumsrändern begegnen können (marginales Zusammentreffen), sondern daß auch bereits fertig gebildete Schalenteile gelegentlich von dem Wachstumsrand einer kollidierenden Schale getroffen werden.

#### a) Marginale Vereinigungen.

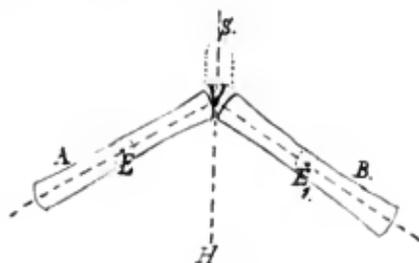
Die verschiedenen Ebenen zugehörige Verschmelzlinge treffen mit den Wachstumsrändern ihrer Schalen zusammen.

#### a) Äquale geknickte Doppelschalen.

Eine senkrechte Stellung der Stauwand zu den Schalenscheiben der Verschmelzlinge, wie wir sie bei den äqualen komplanalen Doppelschalen angetroffen haben, ist hier nicht möglich, weil die beiderseitigen Schalenscheiben nicht in einer Ebene liegen.

An Stelle der senkrechten Aufrichtung der Stauwand tritt bei den „geknickten“ biplanalen Doppelschalen, wenn sie aus gleich großen Verschmelzlingen zusammengesetzt

sind, eine Lagerung der Stauwand innerhalb der Verlängerung der Halbierungslinie des Knickungs-



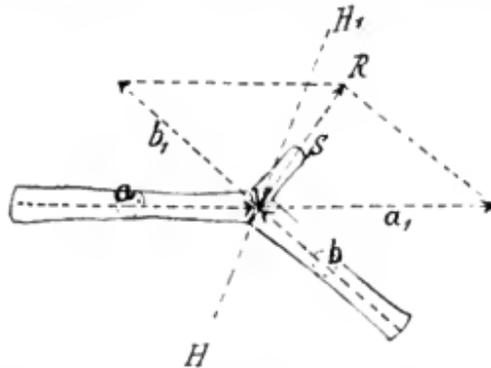
Textfig. D.

Die Lage der Stauwand *VS* bei einer äqualen geknickten Doppelschale in der Verlängerung der Halbierungslinie (*VH*) des Knickungswinkels *EVE<sub>1</sub>*. *A* und *B* die Scheibenteile der beiden Verschmelzlinge; *EE<sub>1</sub>* ihre zugehörigen Embryonalkammern. Umrisszeichnung nach einem Querschliff von *Orb. compl.*

winkels.<sup>1)</sup> Sind in Textfig. D, A und B die auf einander treffenden „gleich alten“ Verschmelzlinge, so ist  $EVE_1$  ihr Knickungswinkel, VH die Halbierungslinie des Knickungswinkels, in deren Verlängerung VS sich dann die Stauwand (S) mit ihrer Basis senkrecht zu der geknickten Verbindungsachse  $EVE_1$ , also im dargestellten Aufriss senkrecht auf und unter die Papierebene aufbaut. Auch hier zieht die Stauwand, aber meist nur in sehr geringem Grade — manchmal kaum merklich — die peripheren Schalentränder schüsselwandartig in die Höhe.

### $\beta$ ) Inäquale geknickte Doppelschalen.

Bei ungleichem Alter der Verschmelzlinge neigt sich wiederum (analog den komplanalen) die Stauwand aus der angegebenen Lage-



Textfig. E.

Die Konstruierbarkeit der Richtung VR der Stauwand VS mit Hilfe der Scheibengrößen der inäqualen Verschmelzlinge A und B, von denen A größer ist als B. Alles übrige im Text.

rung dem kleineren Verschmelzling zu und zwar umso mehr, je kleiner der betreffende Verschmelzling im Vergleich zu seinem größeren Schalen-genossen ist. Hieraus ergibt sich die „Konstruierbarkeit“ der Neigung der Stauwand. Diese empirisch gefundene

<sup>1)</sup> Man wird leicht einsehen, daß diese Lagerung der Stauwand auch für die komplanalen Doppelschalen gilt, wenn man sie als geknickte Doppelschalen betrachtet, deren Knickungswinkel ein gestreckter, d. h. gleich  $180^\circ$  ist. Die Halbierungslinie des Winkels  $180^\circ$  steht immer senkrecht zu dem Winkelschenkel, daher kommt es, daß bei gleichaltrigen komplanalen Doppelschalen auch die Stauwand stets senkrecht zu den Schalenscheiben der Verschmelzlinge steht.

Konstruierbarkeit soll gleich in eine mechanisch-theoretisch verwendbare Form gebracht werden.

Bedenken  $a$  u.  $b$  die auf den Punkt  $V$  der Zusammenstoßung wirkenden, dem jeweiligen Schalendurchmesser proportionalen Druckkräfte,<sup>1)</sup> so entsprechen diesen, die in der gleichen Richtung verlagerten Zugkräfte  $a_1$  u.  $b_1$ ; und deren Resultierende ist  $R$ . Der von beiden Verschmelzungen gemeinsam gebaute Schalenteil, kurzweg die Stauwand  $S$  wächst also in der Richtung  $R$  weiter, welche aus der Verlängerung der Halbierungslinie  $VH_1$  herausgetreten ist und sich unter einem spitzen Winkel der kleineren Schale  $B$  zugeneigt hat. Die aus der angegebenen Konstruktion gefundene Länge von  $R$  entspricht nur der Größe der Kraft mit welcher die Stauwand hochgeht, nicht etwa der Länge des entstehenden Stauwandstückes,<sup>2)</sup> was hier, um Irrtümer abzuwehren, erwähnt werden muß.

Da bei den geknickten Doppelschalen die Verschmelzlinge in verschiedenen Ebenen liegen, haben sie sich fast alle einer mikrographischen Wiedergabe entzogen, nur in Fig. 25 u. 31 habe ich solche wiederzugeben versucht. Fig. 25 zeigt eine inäquale geknickte Doppelschale senkrecht von oben auf den Stauwandrand ( $SS_1$ ) gesehen. Die heiderseitigen Embryonalkammern  $EF_1$  liegen in schüsselförmigen Vertiefungen, und es ist ein ungleichfächeriges Salzfaß mit abwärts gebogenen Fächern entstanden, dessen kleinerem Fach die Stauwand  $SS_1$  mehr zugeneigt ist als dem größeren, wie man daran erkennen kann, daß in der abgebildeten Horizontalprojektion die Stauwand  $SS_1$  unverhältnismäßig nahe an  $E_1$  herangerückt erscheint. Die in der Figur oben und unten liegenden peripheren Schalenränder sind stark hinter die Bildfläche zurückgedrückt zu denken. Der periphere Schalenkontur zeigt bei  $SS_1$  dieselbe Einschnürung, die wir bei komplanalen Doppelschalen angetroffen haben, so lange die Stauwand, wie auch hier, bis an die peripheren Schalenränder heranreicht.

In Fig. 31 erkennt man in  $KK_1$  die Knickungslinie, auf ihr ist also senkrecht hinter die Bildfläche die Stauwand aufsitzend zu denken; der Knickungswinkel, in dessen Hohlkehle man hineinsieht, ist bei dem abgebildeten Exemplar sehr groß.

<sup>1)</sup> Die mechanische Begründung dafür, daß diese Druckkräfte dem Schalendurchmesser proportional sind, wird später gegeben.

<sup>2)</sup> Der jeweilige Stauwandzuwachs gleicht im großen und ganzen — soweit die Stauwand ihr Wachstum nicht verringert oder ganz sistiert (cf. p. 210) — demjenigen Zuwachs den die Schalen  $a$  u.  $b$  in ihrem ganzen Umfange während der Druckwirkung erfahren haben; hat der periphere Schalenrand beispielsweise vier Kammerringe angesetzt, so trifft man diese vier Ringe auch auf der Stauwand.

Die geknickten Doppelschalen sind seltener als die komplanalen, sie waren aber immerhin in SCHAUMSLAND'S Material zahlreich genug, um den angeführten Modus ihrer Ausbildung erkennen zu lassen. Ich habe etwa zehn Exemplare untersucht, Ausnahmen von der angegebenen Ausbildung waren nicht darunter.

#### b) Randscheibenvereinigungen.

Wie bereits bemerkt, tritt mit der biplanalen Lagerung der Verschmelzlinge die Möglichkeit ein, daß die eine Schale mit ihrem Wachstumsrand auf den bereits „fertiggestellten“ Scheibenteil einer anderen Schale auftrifft.<sup>1)</sup> Der mit seinem Wachstumsrand auf die fertige fremde Schale auftreffende Verschmelzling lötet dann seine Schale auf der fremden fest, ohne daß er natürlich die fremde Schale irgendwie aus ihrem normalen Ausbildungsgang herausbringen kann, da die getroffenen Schalenteile des Fremdlings ja bereits fest sind.

Die Auflötung kann unter solchen Umständen unter jedem beliebigen Winkel stattfinden. In Photo 26 ist eine derartige Doppelschale dargestellt. Eine kleinere Schale, deren Embryonalkammer ( $E_1$ ) in dem Photogramm schwach durch die fast senkrecht stehende (ihr Neigungswinkel zur größeren Scheibe beträgt etwa  $80^\circ$ ) und darum schwarz erscheinende Scheibe hindurchschimmert, ist nahe dem Rande der in der Bildfläche liegenden größeren Scheibe (deren Embryonalkammer  $E$  ist) aufgelötet; das Wachstum der  $E$ -Schale ist in keiner Weise von demjenigen der aufgelöteten  $E_1$ -Schale alteriert worden.

Außer dem fotografierten Exemplar traf ich ein zweites, das fast genau so aussah, nur daß die kleinere Schale unter einem kleineren Winkel (ca.  $60^\circ$ ) der größeren angelötet war. Sonst habe ich keine Doppelschalen gefunden, die in die gleiche Kategorie hätten eingestellt werden können. Die Bivalenz der beiden Schalen geht hier so weit, daß gemeinsam angebaute Schalenteile überhaupt nicht vorhanden sind. Die Schalen hängen nur an der Verlötlungsstelle zusammen.

#### 2. Gekreuzte bivalente Doppelschalen.

Kriterium für die gekreuzten Schalen: Denkt man sich die Doppelschale so gestellt, daß ihre beiden Schalenscheiben zu einer dritten Ebene senkrecht stehen, dann schneiden sich die Projektionen der den beiden Verschmelzlingen zugehörigen Orthogo-

<sup>1)</sup> Komplanale Schalen können dagegen naturgemäß immer nur mit ihren beiderseitigen Wachstumsrändern zusammenstossen, denn zwei in einer Ebene liegende Kreisscheiben können sich nur mit ihren Rändern berühren.

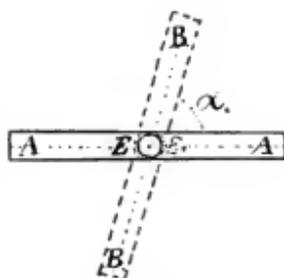
nalachsen (auf diese dritte Ebene) oder ihre Verlängerungen einander. Von den beiden durch die Kreuzung entstandenen Scheitelwinkel-paaren wird das Bogenmaß der kleineren Scheitelwinkel ( $\alpha$  Textfig. F) als „Kreuzungswinkel“ bezeichnet.

Außer dem gegenseitigen Altersverhältnis der beiden Schalen ist die Größe des Kreuzungswinkels von maßgebendem Einfluß auf das Aussehen der gekreuzten Doppelschalen.

a) Sind die Kreuzungswinkel klein (etwa  $< 30^\circ$ ), so ähneln die gekreuzten Doppelschalen entweder komplanalen Doppelschalen oder auch geknickten Doppelschalen, den ersten nämlich dann, wenn die Verbindungsachse eine gerade ist, den geknickten Doppelschalen dagegen dann, wenn die Verbindungsachse geknickt erscheint. Man kann dann nämlich in beiden Fällen die für die in Vergleich gestellten Schalenarten charakteristische Stauwand noch erkennen, sie neigt bei inäqualen Kreuzungen immer wieder dem kleineren Verschmelzlinge zu, ist aber kürzer als sonst, weil sie naturgemäß nur an der Kreuzungsnaht zur Ausbildung kommt, und sie biegt außerdem mit ihren beiderseitigen Ansatzrändern nicht wie bei den seitherigen Doppelschalen unter Spaltung in den peripheren Randkontur beider Verschmelzlinge gleichzeitig über, sondern stets mit dem einen Ansatzrand in den Randkontur des einen mit dem anderen Ansatzrand in den Randkontur des anderen Verschmelzlings.

Denkt man sich auf dem peripheren Randkontur der gekreuzten Doppelschale entlang gehen, so muß man „notwendig“ nach Überschreiten der Kreuzungsstelle auf den anderen Kreuzling übertreten, man beschreibt eine S, deren beiderseitigen Schleifen um die Längsachse der S im Betrage des Kreuzungswinkels zu einander gedreht sind.<sup>1)</sup>

<sup>1)</sup> Bei komplanalen und geknickten Doppelschalen kann man von der Stauwand aus stets gleich gut auf den Randkontur des einen als auch auf den des anderen Verschmelzlings übertreten, hier dagegen kommt man konsequent, wenn man den Sinn seines Marsches nicht ändert, von dem Randkontur des einen zu demjenigen



Textfig. F.

Schema einer gekreuzten Doppelschale. Die beiden Schalenscheiben sind auf der Bildfläche senkrecht stehend gedacht; die Scheibe *BB* liegt hinterwärts von der Scheibe *AA*. Die Projektionen der Orthogonalachsen *AEA* und *BEB* schneiden sich einander unter dem Kreuzungswinkel ( $= \alpha$ ). — *E* = Embryonalkammer von *AA*; *E*, desgl. von *BB*.

Fig. 28 läßt die Achtertour der Schalenperipherie deutlich durch die Dunkelung der Schalenränder hervortreten, welche wiederum darauf zurückzuführen ist, daß diese Ränder aus der Bildfläche abwechselungsweise nach oben und unten heraustreten, wie unsere Darstellung verlangt.

Bei inäqualen Kreuzlingen ist die eine Rundschleife der Acht nach Maßgabe der Inäqualität kleiner als die andere (Photo 34) und die größere Schleife biegt sich bei weiterem Wachstum der Kreuzlinge über die Kreuzungsstelle hinaus, beiderseits bauchig vor, so daß die kleine Achterschleife ganz in die große hineingedrückt erscheinen kann, wie dies in Photo 32 zu sehen ist. Ein Verhalten, das auch hier wieder das Prävalieren der größeren Schale über die kleinere bekundet, die größere strebt mit größerer Kraft nach Aufrechterhaltung ihres ursprünglichen Bauplanes als die kleinere.

b) Je größer der Kreuzungswinkel ist, desto kürzer wird die Kreuzungsstrecke der Achterschleife. Nähert sich der Kreuzungswinkel dem Werte von  $90^\circ$  — größer als  $90^\circ$  kann er überhaupt nicht werden, weil eine steilere Kreuzung als eine rechtwinklige nicht denkbar ist — so laufen die peripheren Randkonturen der beiden Kreuzlinge überhaupt nicht mehr in Achterbiegung in einander über, sondern derjenige des einen Kreuzlings stellt sich senkrecht auf die Schalenfläche des anderen Kreuzlings auf und umgekehrt (cf. Photo 35 und Modell 42d). Die Schalen durchschneiden sich dann gegenseitig und zwar um so schärfer, je weniger der Kreuzungswinkel von  $90^\circ$  abweicht. Die kreuzweise Schneidung ist um so augenfälliger, je mehr postjugale Kammerringe von beiden Kreuzlingen bereits angelegt worden sind (Photo 35).

Mit dem Aufhören des Ineinanderlaufens der peripheren Randkonturen in einer Achterkreuzung fehlt bei diesen großwinkligen Kreuzungen auch jede stanwandartige Bildung, die uns

des anderen Verschmelzlings, wo man auch diesen gedachten Marsch beginnt und wie lang man ihn sich fortgesetzt denkt. Dabei steigt man, wenn man sich den einen Verschmelzling in die Horizontalebene hinein denkt, immer auf dem einen Schleifenschenkel der Achterkreuzung aus der Horizontalebene empor und auf dem anderen Schleifenschenkel der Kreuzung unter die Horizontalebene hinab. Man wechselt also bei einem Umgang zweimal die Schalen und zweimal den Sinn der Höhenbewegungen, während der Sinn der Fortbewegung der gleiche bleibt, also niemals „kehrt“ gemacht wird. Man denke sich auf den Randkonturen der Figuren 32 und 34 entlang laufen, dann erhält man die geschilderten Verhältnisse für die obliegende Schalenfläche, auf der untenliegenden nicht sichtbaren Schalenfläche würden dieselben Verhältnisse in spiegelbildlichem Sinne wiederkehren.

seither als Erkennungszeichen für die bivalente Anbildung der Doppelschalen gedient hat; aber gerade hier kann man dieses Merkzeichen bivalenter Anbildung ohne Unsicherheitsgefühl entbehren, denn die Schalen geben sich ohne weiteres als „bivalente“ zu erkennen, ihre Konstitution aus ursprünglich zwei Schalen liegt deutlich vor Augen, niemand wird zweifeln, was von der Doppelschale dem einen und was dem anderen Kreuzling zugehört.

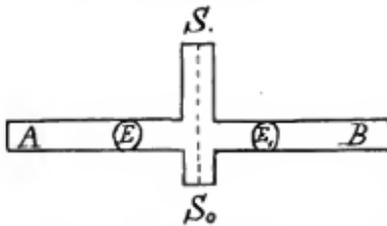
Die Kreuzlinge waren im Material von LAYSAN nicht selten, was wohl mit der (häufigen) Benutzung einer schmal-fiederspaltigen Alge als Unterlage in Zusammenhang stehen mag. Ich fand die schmalen Fiedern einer Alge in allen Richtungen mit Orbitolithen besetzt. Die größeren Schalen waren über den Rand der Fiedern gelegentlich frei hinaus gewachsen und müssen unter solchen Umständen leicht in die Lage kommen, sich mit anderen Schalen gegenseitig zu kreuzen.

#### 4. Kapitel. Eventueller Einfluss einer durchbrochenen oder nachgiebigen Unterlage auf die Gestalt bivalenter komplanaler Doppelschalen.

Die eben erwähnte gelegentliche Ansiedlung der Orbitolithen auf fiederspaltigen Algen, die so besetzt sein können, daß mehrere Fiedern von einer Schale gedeckt werden — die Schalenscheibe sitzt dann wie einem untergelegten Rost auf — bringt es mit sich, daß zuweilen die Kollision der Verschmelzlinge über einer Lücke der Fiedern stattfinden kann. Es fehlt in solchen Fällen der Widerstand der Unterlage, der bei Besetzung größerer zusammenhängender Fremdkörperflächen, die gegeneinander gepreßten Kollisionskammern einseitig nach oben aus den ursprünglichen Schalenebenen heraustreibt; die Oberfläche hat dann vor der Unterfläche nichts voraus, und die Folge hiervon ist, daß sich nicht nur nach oben, sondern auch nach unten an der Verschmelzungsnah eine Stauwand aufrichtet. Dasselbe wird auch dann eintreten, wenn aus irgend anderen beliebigen Gründen die Unterlage nachgiebt. Die Stauwand kreuzt dann die übrigen Schalenflächen und man muß sich vorsehen, diese Stauwandkreuzungen nicht mit echten Schalenkreuzungen zu verwechseln.

Eine Stauwandkreuzung besitzt in dem Kreuzarm der Stauwände (Fig. G, SS<sub>0</sub> u. Fig. H, A<sub>1</sub>, B<sub>1</sub>) keine Embryonalkammer, sie liegen vielmehr beide in demjenigen Arm des Kreuzes, welcher die Verbindungsachse enthält (cf. die Lage der Embryonalkammern E und E<sub>1</sub> in dem Kreuzarm AB in Fig. G und H). Die gekreuzten Doppel-

schalen haben dagegen in jedem Arm des Kreuzes eine Embryonalkammer aufzuweisen (Fig. F, p. 220: E auf dem Arm AA;  $E_1$  auf dem in einer anderen Ebene dahinter liegenden Arm BB).



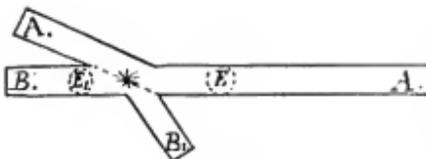
Textfig. G.

Schema einer nach zwei Seiten gerichteten Stauwand einer äqualen komplanalen Doppelschale auf nachgiebiger Unterlage. Die krenzende Stauwand  $SS_0$  enthält keine Embryonalkammer und steht senkrecht zu den beiden Schalenscheiben A u. B. — E = Embryonalkammer von A;  $E_1$  desgl. von B (nach einem Querschliff).

Bei diesen Stauwandkreuzungen ist in der Regel die eine Stauwandpartie stärker entwickelt als die andere; ich vermute, daß die stärkere Stauwand beim Festsitzen auf der Fiederlage nach oben gerichtet war, die andere weniger hohe durch den Fiederspalt sich nach unten senkte.

Bei komplanalen äqualen Verschmelzungen kreuzt die Stauwandebene rechtwinklig die Schalenscheiben, siehe das Schema Textfig. G; wo  $SS_0 \perp AB$ .

Bei komplanalen inäqualen Verschmelzungen (Textfig. H) biegt sich der Scheibenrand des größeren Verschmelzlings nach der einen



Textfig. H.

Schema einer nach zwei Seiten gerichteten Stauwand ( $A_1 B_1$ ) zweier inäqualer komplanaler Verschmelzlinge  $AA_1$  u.  $BB_1$ . —  $A_1 > B_1$ ;  $AA_1 > BB_1$ . —  $A_1$  stärker nach B hingeneigt als  $B_1$  nach A hin. — E = Embryonalkammer von  $AA_1$ . —  $E_1$  desgl. von  $BB_1$ . — \* Verschmelzungsnäht (nach einem optischen Querschnitt).

Seite und bringt dort eine größere (obere?) dem anderen Verschmelzling stärker zugeneigte Stauwand (A) zur Ausbildung, der Scheibenrand des kleineren Verschmelzlings biegt sich dagegen nach der anderen Seite, um dort eine kleinere (untere?) auf den anderen Verschmelzling weniger herabgeneigte Stauwand zu erzeugen. Auf der Ausweichungsstrecke (Fig. H

bei \*) sind die Kammern der beiden Schalen miteinander verschmolzen. Diese Strecke repräsentiert die Verschmelzungsnäht und steht, wie sonst, senkrecht auf der Verbindungsachse.

Nur komplanale Verschmelzlinge erzeugen auf nachgiebiger Unterlage derartige nach zwei Seiten gerichtete Stauwände, weil, wie man leicht einsehen wird, jedes andere Zusammentreffen als das-

jenige in einer Ebene, eine Erleichterung der Stauwandbildung nach derjenigen Seite, welche jenseits des Scheitels des Knickungswinkels liegt, mit sich bringt, und die Stanwand selbstverständlich immer sich nach der Richtung hin wenden muß, wo ihr die größte Erleichterung für ihre Ausbildung geboten wird.

Die Doppelschalen mit zweiseitigen Stauwänden waren in dem Material von LAYSAN etwa ebenso häufig wie die gekrenzten Doppelschalen; begreiflicherweise waren sie (bei der Lagerung der Stauwände nach verschiedenen Seiten hin) nicht photographierbar, so daß die Schemata G und H die Illustration des Gesagten übernehmen müssen.

### 5. Kapitel. Mehrfachverschmelzungen.

Die Herkunft der Verschmelzung — Verwachsung von dicht nebeneinander auf derselben Unterlage festsetzende Schalen — erklärt es, daß die Verschmelzungen nicht auf bloß zwei Individuen beschränkt sind, sondern daß auch mehrere zufällig dicht nebeneinander festsetzende Individuen ihre Schalen zu „Mehrfachschalen“ vereinigen können.

Dreifachschalen trifft man kaum erheblich seltener als Doppelschalen, vierfache kommen nicht häufig vor und fünffache Verschmelzungen habe ich nur zweimal gefunden.

Auch für die Mehrfachbildungen gilt dasselbe wie für die Doppelschalen. Diejenigen Verschmelzlinge, die nur wenige (höchstens 4) oder gar keine präjugalen Kammerringe zwischen ihren Embryonalkammern erkennen lassen und deren Erstlingsachsen sich nicht krenzen, haben keine Stanwand zwischen sich hochgerichtet, während sich mit einer größeren Anzahl (mehr als 4) von präjugalen Kammern auch sofort wieder eine Stauwand einstellt.

In Photo 38 sehen wir z. B. eine „trivalente“ komplanale Schale, die zwischen ihren durch mehr als 4 präjugale Kammerringe getrennten Embryonalkammern  $E$  und  $E_1$ , sowie zwischen  $E_1$  und  $E_2$ , die Stanwände  $SS$  und  $S_1S_1'$  hochgerichtet hat. Bei einer serialen Anordnung der Verschmelzlinge, wie sie in Photo 38 gegeben ist, beträgt die Zahl der Stauwände  $n-1$ , wenn  $n$  die Anzahl der Verschmelzlinge bedeutet, bei nicht serialer Anordnung ist sie gleich der Anzahl der gegenseitigen Aneinanderstoßungen der Verschmelzlinge, die natürlich sehr verschieden sein kann, und deshalb nicht zahlenmäßig normierbar ist.

In Photo 39 ist eine komplanale, leider defekte Fünffachschale zur Darstellung gekommen, welche zeigt, daß zwischen den dicht zu-

sammenliegenden Embryonalkammern  $E_0$  und  $E$  (2 präjug. Kammer-  
ringe),  $E_1$  und  $E_2$  (2 präjug. Ringe) und  $E_3$  und  $E_4$  (3 präjug. Ringe)  
keine Stauwand gebildet worden ist, während sich eine solche zwischen  
den weiter aneinander liegenden  $E_0$ ,  $E_1$  und  $E_2$  (6 präjug. Ringe)  
und  $E$  und  $E_3$  (ca. 9 präjug. Ringe) hindurchzieht. (Die Embryonal-  
kammer  $E_4$  liegt direkt auf dem unteren Bruchrand der Schale  
und ist nur mit ihrem zentralen Randteil erhalten.)

Natürlich können die Verschmelzlinge der Mehrfachscha-  
len auch in ganz verschiedenen Ebenen liegen; also „pluriplanal“ sein. Eine  
derartige pluriplanale Vierfachscha-  
le ist in Photo 40 wiedergegeben.  
Eine univalente komplanale Doppelscha-  
le mit Embryonalkammern,  
die durch 2 präjugale Kammer-  
ringe getrennt sind, kreuzt sich  
hier mit 2 anderen Schalen, deren  
eine ihre Embryonalkammer  
durchschimmern läßt, während die  
Embryonalkammer der hinterwärts  
gelegenen nur von der Rückenseite  
aus gesehen werden kann, so daß  
sie in unserer Aufnahme nicht  
sichtbar ist.

Die pluriplanalen Mehrfachscha-  
len können durch gegenseitige  
Kreuzung und Knickungen, an  
denen sich auch die Stauwände  
beteiligen können, äußerst  
komplizierte Gestalten anneh-  
men, die aber kein besonderes  
Interesse bieten, da sich immer  
wieder dieselben Regeln bei  
ihnen bestätigen, die wir bereits  
einfacher und darum auch klarer  
bei den Doppelschalen angetroffen  
haben:

Wo ältere Verschmelzlinge in  
den Mehrfachscha-  
len aneinanderstoßen, werfen sie  
Stauwände auf; jugendliche,  
deren Erstlingsachsen sich nicht  
schneiden, erzeugen keine  
Stauwände. Wo Stauwände mit  
Schalenscheiben zusammenstoßen,  
lagern sie sich derartig, daß die  
stärkeren von ihnen die schwächeren  
im Sinne der stärkeren verschieben,  
einerlei ob die stärkeren  
Schalenteile Stauwände oder ob  
sie die ursprünglichen  
Schalenscheiben der Verschmelz-  
linge sind; auch lacinierte  
Exkreszenzen, können sich,  
dieselbe Rolle spielend, noch  
in die Komplikation hineindrängen.  
Das Ältere erweist sich immer  
als das Stärkere, das das  
Jüngere wegdrückt.

## 6. Kapitel. Ist die Verschmelzungsfähigkeit auf Individuen von irgend welcher bestimmten Kategorie beschränkt?

### 1. Besteht eine Altersgrenze für die Verschmelzung?

JENSEN (96, p. 195) hat bei seinen Verschmelzungsversuchen an  
lebenden Orbitoliten die Erfahrung gemacht, daß „ganz jugendliche“  
Orbitoliten sehr leicht mit ihren Pseudopodien und auch

mit ihren Weichkörpern verschmelzen. Während er bei der Berührung der Pseudopodien „älterer“ Tiere eine gegenseitige kontraktorische Erregung der Pseudopodien eintreten sah, die sich unter Umständen bis zu körnigem Zerfall steigerte, ohne daß eine Verschmelzung der Pseudopodien oder gar der Weichkörper eintrat. JENSEN, dem die von uns betrachteten Doppelschalen nicht unbekannt geblieben sind, weist darauf hin, daß man an diesen Doppelschalen die Altersgrenze feststellen könne, bis zu welcher eine gegenseitige Verschmelzung der Individuen eintreten könne. Es ist daher bei der Reichlichkeit des von uns untersuchten Materials nicht ohne Interesse, nach einer solchen Altersgrenze für die Verschmelzbarkeit zu suchen. Es ergibt sich, daß man zwar häufiger auf jugendliche Verschmelzungen trifft als auf solche, die erst im späteren Alter eingetreten sind; aber eine prinzipielle Altersgrenze, wie sie JENSEN vermuten zu dürfen glaubt, existiert für die Verschmelzungen zu Doppelschalen nicht. Gänzlich ausgewachsene Exemplare habe ich noch mit ihren Rändern zur Sanduhrform verwachsen gefunden, die an der Schnürstelle durch die kleine offizielle Stauwand modifiziert war.

Die jungen Versuchstiere JENSEN's, die anstandslos mit einander verschmolzen, entstammten ein und demselben Muttertier und gehörten der gleichen Brut dieses Muttertieres an. Tiere verschiedener Descendenz standen ihm nicht mehr zu weiteren Versuchen zur Verfügung. Es mag daher erwähnt werden, daß die von uns untersuchten Verschmelzungen zu Doppelschalen natürlich nicht an das Herkommen aus ein und derselben Brut gebunden sind — denn die ungleich großen Verschmelzlinge inäqualer Doppelschalen können unmöglich zu gleicher Zeit im Mutterkörper entstanden sein, sie sind vielmehr auch in zeitlicher Beziehung ungleich alt, wie sie es in Bezug auf die Anzahl (cf. p. 196) ihrer präjugalen Kammerringe sind — und ohne Boden wäre die Annahme, daß die inäqualen Verschmelzlinge zwar verschiedenen Bruten angehören könnten, aber dann doch verschiedenen Bruten von „ein und demselben“ Mutter zugehören müßten, zumal es sehr unwahrscheinlich ist, daß die Orbitoliten mehr als einmal Brut ausbilden.

Die Schlußfolgerungen, die JENSEN aus seinen Versuchen zieht, werden durch diese Ergebnisse keineswegs umgestoßen; ich halte vielmehr den Schluß JENSEN's auf individuelle Verschiedenheiten zwischen den Individuen verschiedenen Alters für durchaus berechtigt. Bei JENSEN's Versuchen, die er mit freibeweglichen (auf keiner Unterlage festgehefteten) Tieren ausführte, handelt es sich um „spontane“

Verschmelzungen, denen die Tiere ausweichen können, bei der Entstehung der Doppelschalen dagegen ohne Frage nm „Zwangsverschmelzungen“, welcher die Tiere nicht entgehen können, weil sie fest an die Scholle geschmiedet sind. Die kontraktorische Erregung wird auch bei dem ersten Zusammentreffen inäqualer Individuen kaum ausbleiben, auch der degenerative Zerfall der Pseudopodien in Kngeln vielleicht nicht, wie ihn JENSEN beobachtet hat, aber es wird im Verlaufe des Aneinanderliegens „jene Milderung der Gegensätze“ eintreten, die JENSEN nicht selten im Verlaufe der Degeneration eintreten sah. Durch kontraktorische Erregung entstandene Plasmakugeln gaben bei reichlichem und lebhaftem Zufluß von normalen Pseudopodien und wiederholter Berührung mit denselben ihre ablehnende Haltung auf, um schließlich von den sich einziehenden Fäden centripetal in das Schaleninnere geschafft zu werden (loc. cit. p. 190). Eine allmähliche Reizgewöhnung wird die Tiere mit der Zeit der Verschmelzung fähig machen, wenn sie sich auch anfänglich einer solchen zu widersetzen vermögen. Die von JENSEN vermuteten individuellen chemischen Verschiedenheiten werden während längerer Zwangsberührung mehr und mehr schwinden — in diesem Sinne wird Diffusion und Diomose in den beiden zur Berührung gebrachten „flüssigen“ Zelleibern schon ansgleichend wirken müssen — so daß schließlich Verschmelzung eintreten kann.

## **2. Verschmelzen nur megalosphärische und nur mikrosphärische Individuen miteinander oder finden auch zwischen den Schalen verschiedener Generationen Verschmelzungen statt?**

Die Orbitoliten gehören zu den dimorphen Foraminiferen, d. h. Generationen von verschieden gestalteten Schalen, mikrosphärischen Schalen mit vergleichsweise sehr kleiner Embryonalkammer, wechseln in längerer oder kürzerer Periode mit Generationen, die als megalosphärische eine auffallend große Embryonalkammer besitzen. Die letzteren sind sehr viel zahlreicher als die mikrosphärischen Schalen. Alle unsere seitherigen Erörterungen haben sich auf megalosphärischen Schalen bezogen, und es muß daher zur Vervollständigung noch folgendes hiuzugefügt werden.

Ein einziges Mal habe ich ein Schalenbruchstück gefunden, das offenbar einem univalenten komplanalen rein mikrosphärischen Doppeltier zugehörte. Die beiden mikrosphärischen Embryonalkammern waren nur durch „eine“ präjugale Kammerlage getrennt. Die mikrosphärischen Schalen verschmelzen also auch nntereinander und wahrscheinlich nach denselben Regeln wie die

megalosphärischen, denn die Univalenz war auch hier mit einer nur ganz geringen Zahl (1) präjugaler Kammerringe vereint. Da die mikrosphärischen Individuen sehr viel seltener sind als die megalosphärischen erklärt sich ihr vereinzelt Vorkommen.

Auch Verschmelzungen zwischen megalosphärischen und mikrosphärischen Schalen kommen — wenn schon wegen der relativ geringen Anzahl der mikrosphärischen Schalen gleichfalls als Seltenheit — vor.

Ich habe wiederum nur eine Schale dieser Art gefunden, sie ist in Photo 36 abgebildet. Die mikrosphärische Schale (Mi) ist größer als die megalosphärische (Meg), die ihr unter geringer Krenzung etwas trichterartig zusammengedrückt anhängt. Der centrale Erstlingsteil der größeren mikrosphärischen Schale ist in der Kopie wegen seiner relativen Dünne überlichtet, so daß die Mikrosphäre, die bei der angewendeten Vergrößerung kleiner als Stecknadelkopfgroße zu denken ist, nicht hervorgetreten ist.

Die Verschmelzungsfähigkeit von mikro- und megalosphärischen Schalen verdient einige Beachtung.

SCHAUDINN hat nämlich bei der sogenannten Plastogamie (= Zell-leibverschmelzung ohne Kernkopulation) von *Discorbina* festgestellt, daß bei dieser allerdings einer ganz anderen Gruppe zugehörigen Foraminifere nur Individuen mit gleichen Kernverhältnissen zur Verschmelzung gebracht werden können (SCHAUDINN 95, p. 187 u. 188). Es könnte über kurz oder lang die Frage interessieren, ob diese Zustandsgleichheit der Kerne ein allgemeingiltiges Postulat für die Verschmelzungsfähigkeit der Foraminiferen darstellt? Wir können im voraus antworten, daß dies für die Zwangverschmelzungen von *Orbitolites* nicht der Fall ist, — aber mit den spontanen Verschmelzungen, die SCHAUDINN beobachtete, mag es sich auch in dieser Hinsicht wieder anders verhalten — denn mikro- und megalosphärische Individuen sind im stande, miteinander zu verschmelzen, wie das Exemplar Photo. 36 zeigt, und wir wissen durch die Untersuchungen SCHAUDINN's und LISTER's, daß die Kernverhältnisse in den mikro- und megalosphärischen Generationen grundsätzlich verschiedene sind.

Wir fassen zusammen: Irgend welche Beschränkung in der Verschmelzbarkeit der *Orbitolites*schalen zu Doppelschalen läßt sich weder bezüglich des Alters der Tiere, noch bezüglich der Zugehörigkeit zur megalosphärischen und mikrosphärischen Generation noch in irgend einer anderen Beziehung feststellen.

Es können vielmehr alle derselben Spezies<sup>1)</sup> zugehörige Individuen miteinander verschmelzen, wenn sie nur immer auf einer Unterlage festgeheftet mit ihren Schalen aufeinander treffen.

Daß die Festheftung auf der Unterlage eine Bedingung für die Unbeschränktheit des Verschmelzenkönnens darstellt, geht aus den mitgeteilten Versuchen JENSEN's hervor. Freie, nicht festsitzende Tiere würden nach diesen Versuchen nicht bedingungslos mit einander verschmelzen. Man wird deshalb die spontane Verschmelzungsfähigkeit freibeweglicher Individuen, wie sie JENSEN behandelt hat von den Zwangsverschmelzungen, die uns beschäftigt haben, begrifflich zu scheiden haben. Da aber die Zwangsverschmelzungen nicht künstlich durch Experiment, sondern ohne Hinzuthun eines Experimentators in der freien Natur vor sich gegangen sind, wird man sie zweckmäßig als „natürliche Zwangsverschmelzungen“ bezeichnen.<sup>2)</sup>

### 7. Kapitel. Die Größenverhältnisse der Mehrfachschalen im Vergleich zu gewöhnlichen Einzeltieren.

Die Durchmesser der Mehrfachschalen sind nicht mehrfach so groß als eine Einzelschale; eine Doppelschale hat also nicht die doppelte Größe einer einfachen, sondern das Verschmelzungsprodukt hält sich im allgemeinen ganz innerhalb der Größenschwankungen einzelner Schalen; nur wenn ganz alte, kurz vor Beendigung ihres Wachstums stehende Schalen mit einander an ihren Rändern verschmelzen, entstehen Doppelschalen, die auch annähernd die doppelte Größe einfacher Schalen besitzen, denn die Größe, die vor der Verschmelzung erreicht ist, kann natürlich nach der Verschmelzung nicht wieder reduziert werden.

Für die bivalenten Doppelschalen begreift sich das genannte Verhalten z. T. dadurch, daß ein großer Anteil der beiden Schalenscheiben durch die Bildung der Stauwand aus den ursprünglichen Schalenscheiben heraus gehoben wird und die, in anderer Richtung hochwachsende, Stauwand den Durchmesser der Doppelschale nicht vergrößern kann.

<sup>1)</sup> Obgleich zwei verschiedene Species, nämlich *O. duplex* und *O. complanata*, in dem Material von LAYMAN sehr reichlich vorhanden waren, und obgleich jede von ihnen nach den mitgeteilten Regeln Doppelschalen zu erzeugen vermag, habe ich doch keine Doppelschale vorgefunden, deren Verschmelzlinge den beiden verschiedenen Species zugehört hätten.

<sup>2)</sup> Die Verwachsungsversuche mit Amphibienlarven BOAS's würden dagegen experimentelle Zwangsverschmelzungen darstellen. Zwangsverschmelzungen, weil die mit ihren Wundflächen an einandergebrachten Tiere nicht ohne weiteres, sondern nur dann mit einander verschmelzen, wenn sie durch Nadeln (also durch Zwang) an einander gehalten werden.

Die univalenten Doppelschalen, denen die Stauwandbildung fehlt, und die trotzdem die Größe einfacher Schalen nicht übertreten, zeigen jedoch, daß die Stauwandbildung nicht die einzige Ursache für die gleiche Größenstufe einfacher und mehrfacher Schalen sein kann (cf. Anhang I unter e).

Es muß vielmehr eine Vereinigung der Verschmelzlinge zu „einer physiologischen Einheit“ angenommen werden, deren Wachstumsgrenzen dieselben sind, wie diejenigen einfacher Tiere. Es ist diese Annahme zwar nicht viel mehr als eine Umschreibung, aber doch wenigstens eine solche, die von der Schale aus auf den physiologischen Lebensbetrieb des Weichkörpers, seine Assimilationsintensität und Assimilationskapazität, seine Ausnutzungsfähigkeit der in seiner Umgebung vorhandenen Nahrung etc. etc. hinweist; auf Gebiete allerdings, die sich vorläufig wegen allzu geringer Bebauung jeder weiteren soliden Spekulation entziehen.

## 8. Kapitel. Die Doppel- und Mehrfachschaalen in der Litteratur und bei anderen Foraminiferen.

### 1. Die Orbitolites-Doppelschalen in der Litteratur.

Die Doppelschalen der Orbitoliten wurden meines Wissens zuerst erwähnt von W. B. CARPENTER, PARKER und JONES (62 p. 123 und 124), doch scheinen mir bei der Beschreibung die Mehrfachbildungen nicht von den bloß laciniaten Schalenexkrescenzen geschieden zu sein, denn von der Mehrzahl der Embryonalkammern die für die Mehrfachbildungen charakteristisch sind, ist nicht die Rede. BÜTSCHLI bezog sich dann in seinem Protozoenwerk an zwei Stellen auf die vorgenannten Mitteilungen, ohne daß er über deren Natur ins reine kommen konnte „da genauere Untersuchungen über den Bau dieser monströsen Schalen nicht vorlagen“ (BÜTSCHLI 80 p. 95 und 143); sie werden noch mit Spaltungsschalen zusammengestellt.

Im 7. Band des Challenger-Report auf Taf. 8, Fig. 11 bildet CARPENTER dann eine unverkennbare bivalente Doppelschale von *Orbitolites complanata* in Salzfassform ab, und spricht (83 p. 36) die richtige Vermutung aus, daß sie durch Verschmelzung zweier Schalen entstanden sei.

Im 9. Bande des Challenger-Report folgt dann H. B. BRADY mit der Abbildung einer gleichfalls zweifellos bivalenten Doppelschale, deren Stauwand dem kleineren Verschmelzling zugeneigt ist; (BRADY 84, t. 17 f. 1). Sie wird (loc. cit. p. 219) als eine der häufigsten Monstrositäten bezeichnet, ohne daß über ihr Zustandekommen etwas

ausgesagt wird. Das ebenda t. 17 f. 5 abgebildete Exemplar scheint mir eine Mehrfachschale zu sein, ohne daß sich bei der Unsichtbarkeit der Embryonalkammern hierüber Sicherheit gewinnen ließe. Die Figuren 3 und 4 sind sicher bloß lacinierte Bildungen. Die Abbildungen beziehen sich gleichfalls auf *Orbitolites complanata*.

Auf diese Mitteilungen folgt dann m. W. als letzte vor den meinigen, die schon oben erwähnte JENSEN's (96 p. 195), welche in den Doppelschalen, zweifellose Verschmelzungsprodukte erkennt.

Hier heißt es: „Eine solche Doppelmißbildung von *Orbitolites* besitzt zwei Centren, welche je aus einer Empryonalkammer bestehen, um die sich in ganz normaler Anordnung eine größere oder kleinere Anzahl weiterer Kammern gruppiert. Diese beiden centralen Kammer-systeme berühren sich tangential und sind in atypischer Weise gemeinschaftlich von einem und demselben Kranze cyklich-ovaler Kammerreihen umschlungen, während die zu beiden Seiten des Berührungspunktes übrig bleibenden Ränne durch ein häufig recht unregelmäßiges Konglomerat von Kammern angefüllt sind. Die beiden genannten Centren zeigen uns aber genau die Größe an, welche die beiden Einzelindividuen von *Orbitolites* erreicht hatten, ehe sie zu dieser Doppelbildung verschmolzen, um sich von da an mit einem gemeinsamen Kammerkranze zu umgeben.“

Die Beschreibung scheint nur auf univalente Schalen gemünzt zu sein, deren Erstlingskammern das unregelmäßige Konglomerat darstellen würde, vielleicht aber sollen mit dem letzteren auch die Stauwände gemeint sein. JENSEN's Fig. 10 Taf. 2 ist eine univalente komplanale Doppelschale von *Orbitolites duplex*.

## 2. Doppelschalen anderer Foraminiferen.

### a) In der Litteratur.

Bei den von den Orbitolitiden im System nicht sehr weit abstehenden imperforaten Milioliniden hat SCHLUMBERGER (93) hierher zu rechnende Doppelschalen beobachtet. Er beschreibt eine Schale von *Quinqueloculina dilatata* d'Orb und bildet sie im Querschliff ab, die zwei Embryonalkammern besaß, obgleich die Schale äußerlich vollkommen das Gepräge einer einheitlichen Schale trug. SCHLUMBERGER teilt an gleicher Stelle mit, daß er dieselbe Erscheinung schon früher bei der fossilen Milioline *Fabularia discolithes* Defr. angetroffen habe. Es handelt sich in beiden Fällen um frühzeitige Verschmelzungen von Embryonalkammern, die in vollem Einklang mit unseren Erfahrungen nach der Verschmelzung in offener „Univalenz“ weitergebaut hatten.

Aus den sandschaligen Gruppen der *Nodosinelliden* und *Rhabdamminiden* sind univalente Doppelschalen abgebildet und

beschrieben worden. 1. Von *Reophax findens* Park. durch H. B. BRADY (84 p. 299 t. 32 f. 10 n. 11). Drei- bis vierkammerige Schalen haben sich mit ihren Mündungen vereinigt und nach der Vereinigung gemeinsam einheitlich weitergebaut. Die Verschmelzung zweier oder auch dreier Individuen scheint hier Regel zu sein, da von dieser Form bis jetzt nur derartige Doppelschalen — Einzelschalen gar keine — beschrieben worden sind. Die Verschmelzung erfolgt offenbar spontan, da ein Festsitzen der Schalen weder bekannt noch dem ganzen Bau nach wahrscheinlich ist. 2. Von der Rhabdamminide *Jacullela obtusa* BRADY giebt GOËS (94 t. 4 f. 89) die Abbildung einer univalenten Doppelschale. Unter spitzem Winkel stoßen zwei dieser röhrenförmigen Sandschalen mit ihren Mündungen zusammen und die Röhre wächst dann in gewöhnlicher *Jacullela*-Weise weiter; demnach liegt auch hier „Univalenz“ vor.

Auch aus der feinporösen kalkschaligen Familie der *Nodosariden* sind zwei Doppelschalen bekannt geworden. CHAPMAN bildet aus dem Gault von Folkestone zwei fossile Schalen ab, deren eine, *Vaginulina truncata* REUSS zugehörige, seitwärts von ihrem Mündungsende eine zweite Embryonalkammer angelötet hält, ohne daß es jedoch bei ihr zu weiterer Kammerbildung gekommen wäre (CHAPMAN 98 t. 2 f. 10, p. 14). Man weiß also nicht, ob sich der postjugale Schalenteil nach dem univalenten oder bivalenten Typus weiter entwickelt hätte. Dagegen führt das andere Exemplar, eine *Vaginulina recta* REUSS (CHAPMAN loc. cit. t. 2 f. 11, p. 14) vor, bei welchem eine ursprünglich mikrosphärische Schale am Mündungsende, nachdem sie sieben Kammern allein aufgeführt hat, mit einer megalosphärischen Embryonalkammer verschmolzen ist. Die Kammernfolge nach der Verschmelzung hat einen durchaus univalenten Charakter beibehalten. Diese Schale zeigt also einmal, daß auch bei *Vaginulina* mikrosphärische und megalosphärische Schalen miteinander verschmelzen können, und dann zweitens, daß durch die Einschmelzung einer neuen Embryonalkammer die postjugale Kammerfolge nicht in „Bivalenz“, sondern in „Univalenz“ weitergeführt wird. Es entspricht diese Schale also in letztgenannter Beziehung ganz dem Verhalten, das ältere *Orbitolites*-Schalen zeigten, wenn sie mit einer sehr jugendlichen Schale oder einer noch kammerlosen Embryonalkammer zusammengetroffen waren (cf. p. 206). Ich vermute wegen der abgeplatteten Gestalt dieser *Vaginnlinien*, daß sie zu den fest-sitzenden Formen gehört haben, daß also Zwangsverschmelzung vorliegt.

Weitere als Doppelschalen sicher zu erkennenden Schalenverschmelzungen sind mir in der Litteratur nicht bekannt. Nicht alles,

was auf den ersten Anblick als Doppelschale erscheinen könnte, ist als solche aufzufassen.

Es giebt zwei Kategorien von Schalen, vor deren Verwechslung mit Doppelschalen gewarnt werden muß, nämlich einmal die von mir früher als „Koppelschalen“ bezeichneten Zwillinge, die nach vollendetem Wachstum sich spontan aneinanderlöten, um unter nachfolgender Plastogamie (d. i. Zelleibverschmelzung) Brut zu erzeugen (SCHAUDINN 95 b. cf. auch MOEBIUS S2 p. 92 und RHUMBLER 98 p. 82—86), aber nach der Verlötung, der Schale nichts neues „Gemeinsames“ zufügen, sondern höchstens frühere Schalenteile resorbieren, um den Zusammenfluß der Zelleiber zu erleichtern (SCHAUDINN 95 b.). Ihnen fehlt das allen Doppelschalen zukommende Kriterium des postjngalen Weiterbaues der gemeinsam gewordenen Schale, und mit diesem Fehlen der gemeinsamen Arbeit ist auch die Frage sinnlos, ob diese Koppelschalen univalent oder bivalent sind; es sind eben bloß zwei miteinander verkoppelte sonst selbständige Schalen.

Bekannt sind solche Koppelschalen von *Textularia folium* Pa. J. (MOEBIUS loc. cit., BRADY 84 p. 357 t. 42 f. 5; RHUMBLER loc. cit.) von *Patellina* und *Discorbina* (SCHAUDINN loc. cit.) von *Spirillina* und *Verneuilina* (RHUMBLER loc. cit.).

Die andere Schalenkategorie, welche in Gefahr läuft, mit Doppelschalen verwechselt werden zu können, ist in denjenigen Schalen gegeben, die man seither vielfach auch als „Doppelmonstra“ aufgeführt hat, die ich aber von jetzt ab, um Verwechslungen zu vermeiden, als „Spaltungsmonstra“ zu bezeichnen vorschlage. Es wird von ihnen noch einmal im theoretischen Teil dieser Arbeit die Rede sein, so daß hier nur auf ihre Unterschiede von wirklichen Doppelschalen aufmerksam gemacht zu werden braucht. Sie besitzen im Gegensatz zu letzteren nur eine Embryonalkammer, sind also ursprünglich Einzelschalen, die dann im späteren Verlauf ihres Wachstums eine Spaltung ihrer Kammerreihen zeigen, so daß die an sich einheitliche Schale während ihres späteren Wachstums das Aussehen eines Verschmelzungsproduktes aus zwei Schalen erhält, obgleich von einem solchen gar nicht die Rede sein kann. Bei allen Abbildungen der Litteratur, in denen sich die Zahl der Embryonalkammern nicht erkennen läßt, oder wo sie nicht im Text angegeben wird, läßt sich schwer entscheiden, ob es sich in einem speciellen Falle um eine solche Spaltschale oder um eine echte Doppelschale handelt. Als Beispiele für derartige Spaltschalen können jedoch ohne Bedenken folgende gelten: *Polystomella strigilata* (F. u. M.) bei M. SCHULTZE 54 t. 5 f. 14 u. 15; *Den-*

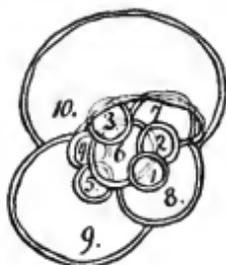
*talina* legnmen L. bei WILLIAMSON 58 t. 2 f. 49; *Bigennerina robusta* BRADY bei BRADY 84 t. 45 f. 15 u. 16; *Peneroplis perustus* FORSK. bei DREYER 98 t. 4 f. 194, 203, 205—207, 212, 213, 215 und 217.

An die Spaltschalen schließen sich dann ohne scharfe begriffliche Scheidungsgrenzen die gleichfalls mit Verwechslung drohenden schon mehrfach genannten laciuiaten Schalenauswüchse der Orbitoliten an (cf. p. 206 und Photo 17 u. 18), die als partielle Spaltungen anzusehen sind, und im Gegensatz zu den Doppelschalen, wie wir wissen, in Übereinstimmung aber mit anderen Spaltschalen bloß eine Embryonalkammer besitzen.

#### b) Eigene Beobachtungen an anderen Foraminiferen.

Aus eigener Erfahrung kenne ich außer bei *Orbitolites* echte Mehrfachschalen, erstens von einer *Globigerina* species, die ich für neu halte, deren Specialbeschreibung hier aber nicht interessiert. Bei ihr traf ich im Anfangsteil der Schale mehrmals zwei bis fünf unverkennbare Embryonalkammern, die zunächst gemeinsam eine größere kuglige Kammer erzeugt hatten, an welche sich dann die übrigen Kammern in normaler einheitlicher Weise anschlossen (Textfig. I). Der frühzeitigen Verschmelzung von Embryonalkammern entsprechend besitzen also auch diese *Globigerina* einen univalenten Ausbildungsmodus. Da es sich um pelagische Formen handelt, so ist die Verschmelzung hier fraglos eine spontane gewesen.

Zweitens besitze ich die in Photo 41 abgebildete Doppelschalen von *Discorbina valvulata* d'Orb. Es sind hier unverkennbar bereits ältere Schalen mit einander verschmolzen. Daß es sich nicht um eine der vorhin erwähnten Koppelschalen handelt, geht aus der Thatsache hervor, daß die beiden Schalentheilhaber die gemeinsame Kammer (g k) aufgebaut haben; es liegt nicht bloß eine Schalenverlötung vor. Nach Erzeugung der gemeinsamen Kammer hat die in der Figur nach unten gewendete Schale A noch fünf Kammern ganz nach ihrem ursprünglichen Bauplan aufgebaut. Das gleiche hat



Textfig. I.

Eine *Globigerina* sp. mit fünf Embryonalkammern (1—5), die gemeinsam eine kugelige Kammer (6) aufgebaut haben, auf welche die Kammern 7—10 in der für die Species charakteristischen Form folgen. Univalente Fünffachschale. (Aus der Nähe von Ascension.) Vergr.: 550<sub>1</sub>.

die obere Schale B gethan, jedoch ist ihre 5. Kammer, die auch hier die Endkammer war, abgebrochen und nur ihre Wandränder sind stehen geblieben. Diese Schale ist also entsprechend dem höheren Alter, in welchem die Verschmelzlinge zusammengetroffen sind bivalent.<sup>1)</sup>

Überblicken wir die von anderen Foraminiferen namhaft gemachten Fälle echter Doppelbildungen noch einmal, so fällt auf, daß es sich mit Ausnahme der letztgenannten *Discorbina* durchweg um sehr frühzeitige Verschmelzungen — meist sogar um solche von Embryonalkammern handelt, die, wie das unseren Erfahrungen bei *Orbitolites* im allgemeinen (exkl. Erstlingschalen mit sich schneidenden Erstlingsachsen) entspricht, durchans univalente Schalen zur Ausbildung gebracht haben.

Nur die Doppelschale der *Discorbina valvulata* (d'Orb) (Photo 41) tritt — dem höheren Alter der Verschmelzlinge entsprechend — als Pendant neben die bivalenten *Orbitolites*schalen.

Ohne Zweifel scheinen die frühzeitigen Verschmelzungen und mit ihnen die univalente Ausbildung der Doppelschalen sehr viel weiter verbreitet als die späteren Verschmelzungen und ihre bivalenten Doppelschalen. Es ist das in keiner Weise auffallend, wenn man sich an die früher citierte Erfahrung JENSEN's (95) erinnert, daß nur jugendliche Individuen zur spontanen Verschmelzung gebracht werden können; und es ist gewiß kein bloßer Zufall, daß die in Bivalenz auftretende *Discorbina* gleichzeitig wieder eine festsitzende Form ist, die also, ganz wie *Orbitolites*, offenbar nur darum auch in höherem Alter noch zu Verschmelzungen kommt, weil sie auf irgend einem Untergrunde festsitzend (cf. die Abbildungen bei BRADY 84 t. 87 fig. 6 n. 7) bei ihrem weiteren Wachstum nicht von einander loskommen können, wenn sie sich in früher Jugend zu dicht neben einander angesiedelt haben.

Wir können also allgemein sagen: „Ältere Schalen verschmelzen nach unseren heutigen Erfahrungen nur dann, und zwar immer zu „bivalenten“ Doppelschalen,<sup>2)</sup> wenn sie festsitzen, wenn sie also einer Zwangsverschmelzung unterliegen (cf. p. 229).

<sup>1)</sup> Natürlich gilt das früher angeführte Kennzeichen der Bivalenz, nämlich die Stauwandbildung, nur für den cyklischen Schalenbau der *Orbitolites*, der spiralische Bau, mit dem wir es oben bei der *Discorbina* zu thun haben, bringt seine Bivalenz durch die Fortführung der „beiden“ Spiralen zum Ausdruck.

<sup>2)</sup> Betreffs der plastogamischen Verbindung zu Koppelschalen, die nicht mit Doppelschalen verwechselt werden dürfen, cf. p. 232 zu 233.

Auch die Zusammenfügung von ganz jugendlichen Schalen oder von noch einfachen Embryonalkammern mit „alten“ Schalen scheint nur unter Zwangsverschmelzung vor sich zu gehen, führt aber zur Ausbildung univalenter Doppelschalen (cf. p. 206 u. 232).

Embryonalkammern oder noch ganz jugendliche Schalen verschmelzen dagegen unter sich nicht nur unter Zwang, sondern auch „spontan“ mit einander (im Einklang mit JENSEN 95) und zwar in den weitaus meisten Fällen zu „univalenten“ Doppelschalen. Soweit wir bis jetzt wissen, machen nur diejenigen frühzeitigen Verschmelzungen von Orbitolites duplex eine Ausnahme, deren Erstlingsachsen sich schneiden, indem unter solchen Bedingungen bivalente Doppelschalen entstehen.

Worauf nun dieses verschiedenartige Verhalten beruht, wie die Erstlingsachsen der Orb. dupl. dazu kommen, eine Ausnahme zu veranlassen, und wie die speciellen Gestaltungsformen der verschiedenen Arten von Doppelschalen zu stande kommen, das soll im zweiten mechanisch-theoretischen Teil dieser Arbeit erörtert werden.

## II. Teil.

### **Mechanisch-Theoretisches.**

Aus methodischen Gründen sollen unsere Auseinandersetzungen mit der mechanischen Entstehung der Stauwand bivalenter Doppelschalen beginnen. Es wird sich dann leicht feststellen lassen, unter welchen Umständen die zur Stauwandbildung notwendigen mechanischen Bedingungen nicht erfüllt sind, und warum alsdann eine univalente Doppelschale entsteht.

Im empirischen Teil dieser Arbeit haben wir die Schilderung der Gestaltungsverhältnisse der Doppelschalen schon dadurch unter einen gewissen einheitlichen Gesichtspunkt zu bringen gesucht, daß wir mehrfach darauf hinwiesen, wie der größere Verschmelzling über den kleineren das Übergewicht besitzt, wie der größere stärker als der kleinere seinen ursprünglichen normalen Bauplan (der ihn zur Einzelschale ausgebildet hätte) aufrecht zu erhalten sucht. Bezeichnen wir dieses Übergewicht des älteren Verschmelzlings als „Prävalenz“, so stellen wir zunächst fest, daß

sich diese Prävalenz des größeren Verschmelzlings über den kleineren in Bezug auf die „postjugalen“ Schalentteile<sup>1)</sup> überall nachweisen ließ, wo inäquale Schalen zu Doppelschalen zusammengeschmolzen waren, ganz einerlei, um welche Art von inäqualen Doppelschalen es sich im Spezielleren auch handelte.

Die Prävalenz des älteren Verschmelzlings über den jüngeren trat nämlich, um noch einmal daran zu erinnern, deutlich hervor:

Erstens: Wenn Embryonalkammern oder Erstlingsschalen von den Kammeringen einer älteren Schale überfüllt wurden (cf. p. 206 und Photo 13). Die Prävalenz der älteren Schale geht hierbei so weit, daß der eingeschmolzene Erstling (resp. die eingeschmolzene Embryonalkammer) bei komplanaler Vereinigung nur eine Verdickung der Doppelschale im Bereich der Einsmelzung verursacht, bei bipplanaler Vereinigung aber, wo die Erstlingsschale bei etwa senkrechter Stellung bereits zur Verschmelzungszeit die Schalenhöhe der größeren überragt haben kann, die Erstlingsschale postjugal gar nicht mehr oder in weit geringerem Grade als der größere Verschmelzling weiter wächst (cf. p. 207).

Zweitens schafft sich die Prävalenz des älteren Verschmelzlings deutlich erkennbaren Ausdruck in der Hinneigung der Stauwand auf den kleineren Verschmelzling bei komplanalen inäqualen Doppelschalen. Der größere Verschmelzling drückt die Stauwand ans der Senkrechten hinaus<sup>2)</sup> über den kleineren Verschmelzling hin.

Drittens zeigt sich dieselbe Prävalenz bei den geknickten Doppelschalen darin, daß sich die Stauwand, die bei äqualen geknickten Doppelschalen in der Verlängerung der Halbierungslinie des Knickungswinkels liegt (p. 217 Textfig. D), mit der Inäqualität der Verschmelzlinge wieder auf den kleineren Verschmelzling hin niedergeneigt, d. h. von dem größeren Verschmelzling niedergedrückt wird.

Viertens tritt schließlich die Prävalenz auch bei gekrenzten Doppelschalen deutlich zu Tage, indem die kleinere Achterschleife der gekrenzten Doppelschalen (Photo 34) bei weiterem postjugalen Wachstum ganz von der größeren Achterschleife, die dem größeren Verschmelzling zugehört, überwuchert wird, so daß die kleinere Schleife in die größere hineingedrückt erscheint (Photo 32 p. 221).

Hiermit sind alle Fälle inäqualer Schalenverschmelzungen erschöpft, und es zeigt sich nirgends eine Ausnahme von dem Gesetz: die Prävalenz der größeren Verschmelzlinge über die kleineren.

<sup>1)</sup> Natürlich nicht in Bezug auf die Größe der zur Verschmelzung mitgebrachten Schalenscheiben, an denen nach der Verschmelzung nichts geändert wird und für die mit dem Ausdruck Prävalenz gar nichts Neues ausgesagt würde; die vor der Verschmelzungszeit gelegene Ungleichheit haben wir als „Inäqualität“ bezeichnet.

<sup>2)</sup> d. h. aus der Vertikalebene hinaus, in welcher die Stauwand sich in die Höhe richten würde, wenn die beiden Verschmelzlinge gleich alt (groß) wären.

Wir stellen uns zunächst folgende Frage:

**9. Kapitel. Warum drücken die größeren (älteren) Verschmelzlinge stärker auf die in Bildung begriffene Stauwand als die kleineren (jüngeren)? Woher stammt also mit anderen Worten die Prävalenz des größeren Verschmelzlings über den kleineren?**

Die Schalen selbst können natürlich bei der Entstehung der Aufstauung keine aktive Rolle spielen. Sie drücken selber nicht und verrücken ihren Ansatzpunkt auf der Unterlage nicht, sie geben bloß den Widerstand ab, an dem die Aufstauung stattfindet.

Die zur Entstehung der „Aufstauungen“ erforderlichen Drücke müssen unbedingt und verständlicherweise von demjenigen Sarkodeteil ausgehen, der zur Kammerbildung aus den Mündungsporen des Scheibenrandes hervortritt,<sup>1)</sup> um jeweils einen neuen Kammerring zu bilden.

Es fragt sich daher, warum der aus der größeren Schale während der Kammerringbildung anstretende Sarkodeteil stärker drückt als derjenige, der aus der kleineren Schale hervorquillt?

Zunächst wird man an die Oberflächenspannung denken, welche bei verschiedenen großen Tieren mit der verschiedenen Größe ihrer flüssigen Weichkörper eine verschieden große sein muß. Es läßt sich aber leicht einsehen, daß sich das Übergewicht der Sarkode der größeren Schale beim Aufbau des gemeinsamen Schalteiles aus der Oberflächenspannung der vortretenden Sarkodemasse nicht ableiten läßt, denn die Oberflächenspannung verhält sich umgekehrt wie der Krümmungsradius der Oberfläche, sie müßte also bei einem großen Tier geringer als bei einem kleinen sein, und wenn die beiderseits gegen einander vorquellenden Sarkodeteile bloß mit ihren gespannten Oberflächen gegen einander drückten, so müßte die größere schwächer gespannte Oberfläche des größeren Tieres leichter ausweichen, als die kleinere stärker gespannte Oberfläche des kleineren Tieres, die Stauwand müßte sich demnach zur Zeit ihrer ersten Entstehung auf die größere Schalenscheibe hinabneigen; gerade das Gegenteil ist aber der Fall, sie neigt sich, wie wir gesehen haben, dem kleineren

<sup>1)</sup> Über den Vorgang der Kammerbildung bei den polythalamen Foraminiferen haben M. SCHULTZE (54, p. 30) und eingehender F. SCHLAUDIN (95, p. 196) berichtet. Einer persönlichen Mitteilung SCHLAUDIN'S verdanke ich die Kenntnis, daß die kammerbildende, aus der Endmündung vorquellende Sarkode während der ersten Hüllabscheidung keine Pseudopodien ausschickt. Vgl. auch O. BÜTSCHLI 80, p. 131 und 132.

der beiden Verschmelzlinge zu. Mit der Oberflächenspannung läßt sich demnach die Prävalenz des größeren Verschmelzlings nicht erklären. Von ihrer event. Wirksamkeit wird erst später die Rede sein (Kap. 12).

Ich habe auf Grund umfangreicher Untersuchungen und Versuche mit an sich sehr verschiedenen Zellen die Erfahrung gemacht, daß sich der zähflüssige Zelleib äußeren Drucken gegenüber physikalisch überhaupt nicht, wie man a priori erwarten könnte, wie eine Flüssigkeit verhält, sondern durchaus das Verhalten einer „plastischen, knetbaren“ Substanz aufweist.<sup>1)</sup> Wir werden uns bald davon überzeugen, daß das auch hier der Fall ist. Doch wollen wir gleich hier die sich sofort aufdrängende Frage erledigen, wie sich die behauptete Plastizität mit dem „flüssigen“ Zustand verträgt, der von mir im Anschluß an eine ganze Reihe von Forschern bei meinen früheren mechanischen Erklärungsversuchen von Lebenserscheinungen der Zelle für das Protoplasma in Anspruch genommen und der neuerdings wieder mit bestem Erfolge von P. JENSEN verwertet worden ist (JENSEN 01) als Erklärungsprinzip für andere Lebensverrichtungen speziell der Foraminiferen und zwar auch der Orbitoliten, mit denen wir es hier zu thun haben. Eine Flüssigkeit als solche besitzt keine plastischen Eigenschaften. Es scheint ein Widerspruch vorzuliegen, wenn dieselbe Sarkode das eine Mal bei Erklärung eines Teiles ihrer Handlungen als Flüssigkeit, das andere Mal zur Erklärung eines anderen Teiles ihres Schaffensvermögens aber als eine plastisch knetbare Masse angesehen wird.

In einer anderen Arbeit, die dem Drucke nahe ist und voraussichtlich bald erscheinen wird, werde ich zeigen, daß sich die Duplizität des Verhaltens einmal als Flüssigkeit, das andere Mal als plastische Masse auch bei allen anderen lebenden Zellinhalten, die ich daraufhin geprüft habe (Amöben, Blastomeren und einige andere Zellen), nachweisen läßt, so daß die hier angeschnittene Frage erhöhte Beachtung verdient. Die verschiedene Reaktionsweise verteilt sich folgendermaßen auf verschiedene Einwirkungen: Zug- und Druckkräften gegenüber, die mit ihrem Trägheitsmoment als

<sup>1)</sup> DREYER (98, p. 73) spricht in seiner *Peneroplis*-Arbeit von einer „ausgeprägten fließend-weichen Sarkodeplastik“, ohne im übrigen genauer zu definieren, was er darunter versteht, und ohne in die Mechanik der Schalenbildung tiefer einzudringen. Ganz im Gegensatz zu seiner früheren ausgezeichneten Arbeit „über die Gerüstbildung der Radiolarien“ (92) bringt seine *Peneroplis*-Arbeit gar keine klar faßbaren, mechanischen Erklärungen. Es hat meines Erachtens dieser Arbeit sehr geschadet, daß sie „philosophisch“ gehalten werden sollte.

bloße Massen von bestimmter Bewegungsenergie von außen her auf die lebende Zellmasse einwirken, verhält sich die lebende Zellmasse wie eine plastische Masse; äußeren Kräften gegenüber dagegen, die als Molekularkräfte auf die lebende Substanz, also etwa mit Adhäsion, chemischer Umsetzung etc. einwirken, verhält sich der lebende Zellinhalt durchaus wie eine rein flüssige Masse.<sup>1)</sup> Woher kommt das?

Es giebt keine andere Theorie und Anschauung, welche diese Verschiedenheit der Antwortreaktion auf verschiedenartige äußere Eingriffe hin einheitlich zu erklären im stande wäre, als die Wabenlehre BÜTSCHLI'S. Eine einheitliche Flüssigkeit, auch wenn sie ad libitum mit Fäden oder Kleinkörpern irgend welcher Art vollgeproft gedacht wird, könnte niemals dieses „doppelseitige“ Verhalten gleichzeitig zeigen, ein Schaum dagegen thut es ohne weiteres. Denn in einem Schaum ist nicht bloß die Oberfläche gespannt, sondern ein Schaum besitzt auch durch die Spannung der Schaumwände im Innern im Gegensatz zu einer einheitlichen Flüssigkeit eine „Innenspannung“, die es nicht gestattet, daß die einzelnen Alveolen wie die Teilchen einer Flüssigkeit jeder fremden, sich mit

<sup>1)</sup> So bilden diejenigen Foraminiferen, die ihre neuen Kammerwände direkt, d. h. ohne erst eine Lage von neuer Schalensubstanz auf die Wand der vorausgehenden Kammer abgelagert zu haben, auf die früheren Kammerwände aufsetzen, an homologen Stellen stets einen bestimmten Randwinkel mit diesen direkt berührten alten Wänden, wie es auch unter gleichen Umständen jede andere Flüssigkeit thun müßte. Zellen ohne feste Membran (frühe Blastomeren, Amöben) werden unter Ausbreitung von einer reinen Wasseroberfläche (Grenzfläche Wasser—Luft) wie fast alle anderen Flüssigkeiten (und wie keine nicht flüssige oder verflüssigte Substanz) stürmisch ans einander gerissen, weil in diesen Fällen Adhäsionskräfte, also Molekularkräfte, auf die lebende Substanz von außen einwirken. Dagegen ist es nicht möglich, irgend eine lebende, membranlose Zelleibmasse durch außen an ihr vorbeigeführte Strömungen des Außenmediums (also durch bloße Bewegung von Massen) in gleichgerichtete Wirbelbewegungen zu versetzen, die „lebende“ Zellmasse zerrißt eher als sie solchen äußeren Antrieben folgt, obgleich jede andere Flüssigkeit unter gleichen Umständen sofort mit einem den Außenströmen entsprechenden Innenwirbel antwortet und sich in gleicher Weise auch jede „abgestorbene“ Zelle verhält. Erst nach dem Absterben, soweit dieses ohne Zusatz zu erhärtenden Reagentien erfolgt, verhält sich die Zelleibmasse auch äußeren Massenbewegungen gegenüber als Flüssigkeit. Während des Lebens dagegen reagiert sie bei kurzer Einwirkung wie eine elastische, bei länger andauernder Einwirkung, die wir oben allein in Rücksicht gezogen haben, wie eine „plastische“ Masse. Während des Absterbens stürzt die Wabenstruktur in ersichtlicher Weise zu einem fädigen Gerüstgerinsel zusammen, das widerstandslos in der flüssigen Grundmasse umbergewirbelt werden kann. Alles Nähere in der anoncierten Arbeit.

ihr in Kontakt vollziehenden Massenbewegung widerstandslos<sup>1)</sup> folgen, sondern die Schaummasse setzt derartigen Verschiebungen die Spannung ihrer Schaumwände entgegen. Nur durch länger andauernde Zug- und Druckwirkungen kann, sofern das Schaumwerk nicht zerrissen werden soll, eine plastische Anpassung des Schaumes an die durch die Bewegung der Fremdmasse neu entstandenen Druck- resp. Zugverhältnisse entstehen. Es findet dann unter dem fremden Druck oder Zug zunächst eine Verziehung der Schaumalveolen statt, welche die Schaumwände aus ihrer normalen Minimalflächenordnung herausschleibt. Alsdann führt die Schaumwandspannung unter möglicher Vermeidung von lokalen Verschiebungen der Einzelalveolen (minimaler Alveolenverschiebung, vorwiegend Neuordnung der Wände an Ort und Stelle) eine neue Minimalflächenordnung mit mechanischer Notwendigkeit herbei, die genau den „neuen Zug- und Druckverhältnissen entspricht“, mit anderen Worten diesem Verhältnis „plastisch“ angepaßt erscheint. Man mache analoge Versuche mit Schäumen.

Greifen dagegen Molekularkräfte in das Schaumgefüge ein, so ändert sich sofort die Spannungsenergie der Schaumwände selbst, — denn diese Energieform stammt ja von den molekularen Attraktionsverhältnissen zwischen Schaumwandsubstanz und Schaumalveoleninhalt her, und muß sich deshalb mit der molekularen Veränderung oder Beeinflussung der Wand- oder der Alveolensubstanz von seiten fremder Substanzen auch selbst verändern, — und es findet nun nach Maßgabe der Zugherabspannung oder Erhöhung eine anschiebige Verlagerung der Zellalveolen statt, die im allgemeinen denselben Gesetzen folgt, wie die Verlagerung von Teilchen<sup>2)</sup> einer einheitlichen Flüssigkeit.

Wer diesen kurzen Ausführungen zu folgen zögert, muß auf meine annoncierte Arbeit verwiesen werden, die ich im Laufe dieses Jahres im „Archiv für allgemeine Physiologie“ zu veröffentlichen gedenke. Der neugewonnene Standpunkt läßt sich folgendermaßen formulieren: Ein Schaum und das lebende Protoplasma als solcher kann zwar in all seinen Konstituenten rein flüssig sein, er ist aber

<sup>1)</sup> Dabei ist abgesehen von der bei Flüssigkeiten geringen Innenreibung.

<sup>2)</sup> Man denke an die amöboidkriechenden Schäume Börschul's, die durch Verformung ihrer Oberfläche, also durch molekulare Veränderungen ihrer Oberflächen in Gang gesetzt werden und ganz den Flüssigkeitswirbeln entsprechen, die eine einheitliche Flüssigkeit aufweist, wenn ihre Oberfläche an einer bestimmten, dem „Wirbelscheitel“ entsprechenden Stelle unter geringerem Druck steht als an den übrigen Oberflächenstellen.

unter keinen Umständen eine einheitliche Flüssigkeit, die jeder Innenspannung<sup>1)</sup> entbehrt und bloß eine Oberflächenspannung besitzt, sondern Schäume besitzen neben der Oberflächenspannung eine Innenspannung, die sich nach dem Minimalflächengesetz stets der äußeren Form des Gesamtschaumes anpaßt (d. h. sich durch Umstellung der Wände so anordnet, daß die Schaumwände Minimalflächen innerhalb der äußeren Form darstellen) und nun diese äußere Form aufrecht zu erhalten sucht, einerlei, ob diese durch äußere Drucke, oder allein durch die Oberflächenspannung oder wodurch sonst herbeigeführt oder modifiziert ist. Schäume besitzen demnach eine Plastizität, das ist Anpassungsfähigkeit ihrer Gesamtgestalt an äußere Drucke, die einer einheitlichen Flüssigkeit ganz fehlt.

Die Plastizität der Schäume braucht allerdings keine ständig andauernde zu sein; sie ist es nur dann, wenn die Spannung der Gesamtoberfläche des Schaumes [die hier so gut wie bei einer einheitlichen Flüssigkeit (cf. die sogen. Oberflächenspannung der Flüssigkeiten) vorhanden ist], geringer ist, als die Innenspannung des Schaumes. Die Innenspannung wächst „*ceteris paribus*“ mit der Anzahl und Kleinheit der Schaumwände im Innern.<sup>2)</sup>

Ist dagegen die Spannung der Schaumoberfläche größer als die Innenspannung des Schaumes, was bei Verschiedenheit des an die

<sup>1)</sup> Sind Kolloide wabig gebant, dann sind sie nicht als einheitliche Flüssigkeiten zu rechnen, gelatinierte Kolloide sind z. B. keine einheitlichen Flüssigkeiten; sie besitzen Innenspannung. Innenspannung und Innenreibung dürfen nicht mit einander verwechselt werden. Innenspannung bewirkt zunächst elastische, dann plastische Änderungen. Innenreibung nur Verschiebungsschwerung, keine Elastizität.

<sup>2)</sup> So kommt es z. B., daß sich kleingeschlagener Seifenschaum (cf. Rasierschaum) bei genügender Kleinheit der Schaumalveolen ganz wie eine danernde plastische Masse verhält, während ein großblasiger Seifenschaum, den man etwa aus einer Tbonpfeife ausgeblasen hat, sich nur als temporär plastisch erweist, und nach Anhören äußerer form-modifizierender Einwirkungen sehr bald wieder unter der Spannung seiner Oberfläche in seine eigene Minimalflächenform zurücktritt. Durch äußere Vorbeiströme im umgehenden Medium kann man aber auch einen großblasigen Seifenschaum, obgleich er in Bezug auf seine Oberflächenspannung einer einfachen Flüssigkeit gleicht, nicht in die früher genannten Wirbel versetzen. Nur „in“ den Schaumwänden selbst kann man schon durch einfaches Vorbeiblasen heftige Wirbel erzeugen; das ist kein Wunder, denn die Wandenstanz ist eine einheitliche Flüssigkeit (Seifenwasser); nur der Schaum als Ganzes ist eine solche nicht, sondern ein mit innerer Spannung ausgestattetes Gemisch von zwei Flüssigkeiten, resp. von Seifenwasser und Luft.

Schaumoberfläche anstoßenden äußeren Mediums und der in den Schaumhöhlräume eingeschlossenen Substanz sehr leicht der Fall sein kann,<sup>1)</sup> so ist die Plastizität des Schaumes nur eine vorübergehende Erscheinung eine vergängliche Eigenschaft. Die Form, die der Schaum durch äußere Einwirkungen angezwungen erhalten hat, kehrt dann nach Anfhören der äußeren Einwirkung unter dem Druck der sich jetzt selbst überlassenen Oberfläche allmählich wieder in diejenige Formgestalt zurück, welche wegen der Spannung der Schaumoberfläche einer minimalen Oberflächenentfaltung entspricht, und welche von den früheren formändernden Außeneinflüssen nichts mehr erkennen läßt. Diese Rückkehr zur Form mit Minimaloberfläche muß aber bei einem Schaum immer viel langsamer erfolgen, als sie unter sonst gleichen Umständen bei einer einheitlichen Flüssigkeit eintreten würde; man würde vor der Einnahme der Form mit minimaler Oberflächenentfaltung stets eine längere Zeit einer „plastischen Nachwirkung“ unterscheiden können. Es mag nun gleich hier erwähnt werden, daß wir es bei der Orbitoliteschale nicht mit „dauernder“ Plastizität, sondern mit einer temporär „plastischen Reaktion“ der zum Kammerbau vorfließenden aus den Randmündungen unter Aufquellung hervorgepreßten Sarkode zu thun haben, daß aber allem Anschein nach die plastische Nachwirkung längere Zeit andauert, als die Abscheidung der festwerdenden Schalensubstanz in Anspruch nimmt, so daß die Kammern in einem Zustand und einer Form erstarren, die auf dem Mittelweg zwischen der durch den Staudruck plastisch gedrückten und durch die Spannung der Oberfläche nachträglich wieder verkleinerten Oberflächenform liegt.

Inwiefern sich diese Mitwirkung der Oberflächenspannung in der Gestalt der Doppelschalen Ausdruck verschafft, werden wir bald sehen. Vorerst muß gezeigt werden, wie nun mit Hilfe der plastischen Reaktion die in der Stauenge zweier kollidierender Verschmelzlinge zum Kammeraufbau eingequollenen Sarkode sich so lagert, daß die von ihr abgeschiedenen Stauwandkammern nach der Seite des kleinen Verschmelzlings hinüber geneigt werden. Wir haben hierzu zwei Punkte ins Auge zu fassen.

1. Es ist für die gesamten Foraminiferen eine nahezu ausnahmslos geltende Regel, daß die Größe der neu angelegten Kammern

<sup>1)</sup> Z. B. wenn die gesamte Schaummasse sehr klein und ihre Oberfläche deshalb relativ groß ist und außerdem die Bedingung erfüllt ist: Adhäsion zwischen der Schaumwandsubstanz der Oberflächenschicht und dem Außenmedium kleiner als Adhäsion zwischen Schaumwandsubstanz und Schaumkammersubstanz.

mit dem Alter des Tieres nicht unerheblich zunimmt; denn die Kammern nehmen um so mehr an Umfang und Durchmesser zu, je weiter sie in ihrer Genese von der Embryonalkammer abliegen. Das heißt aber nichts weiter, als daß beim Kammerbau eine um so größere Sarkodemenge aus der Gehäusemündung vorfließt, je mehr Kammern bereits vorher angelegt waren. Das gilt nun auch für Orbitolites. Wir überzeugen uns leicht an unseren Tafeln, daß die Kammerringe *ceteris paribus* um so breiter werden, je weiter sie von der Embryonalkammer abliegen. Es muß also auch hier um so mehr Sarkode zur jeweiligen Kammerbildung ausfließen, je älter die Schale während der Bildung eines neuen Kammerringes bereits ist.

2. Die Verschmelzung der beiderseits in den Engpaß vorgestoßenen Sarkode, die notwendig zur Entstehung der früher behandelten Kollisionskammern (Textfig. B und C) angenommen werden muß, zeigt weiter, daß die beiden Tiere bereits zur Kollisionszeit gleichzeitig (oder wenigstens annähernd zu gleicher Zeit)<sup>1)</sup> in die Kammerbildungsperiode eintreten.<sup>2)</sup>

Geschieht aber die Kammerbildung in der Stauenge zwischen den Schalen beiderseits gleichzeitig und tritt, wie wir vorhin gesehen haben, aus der größeren der beiden in Verschmelzung begriffenen Schalen während der Kammerbildung mehr plastisch knetbare Sarkode (in gleichen Zeiteinheiten) aus als aus der kleineren, so wird in dem zwischen den beiden Schalen befindlichen Engpaß die größere Sarkodemenge der größeren Schale die ihr sich entgegenstehende kleinere der anderen Schale um so mehr aus der direkten Flucht-richtung (die natürlich diejenige ist, welche direkt senkrecht nach oben aus dem Engpaß herausführt) fortdrängen, je größer sie ist und wir erhalten folgende Antwort auf unsere als Kapitelthema aufgestellten Fragen:

Der aus der größeren Schale während der Kammer-

<sup>1)</sup> Der Kammerring der einen Schale darf noch nicht fest sein, wenn derjenige des anderen Verschmelzlings gegen ihn andrückt.

<sup>2)</sup> Man wird sich vorstellen dürfen, daß die beiden Tiere während ihrer Zwangsberührung mit der Abdämpfung ihrer individuellen Verschiedenheiten (cf. p. 227) auch zugleich ihren physiologischen Zustand in der Weise an einander angleichen, daß die chemisch-mechanische Konstellation, welche zur Abscheidung von Schalensubstanz führt, bei beiden Tieren zu gleicher Zeit eintritt. In gewissem Sinne analoge Verhältnisse zeigen bekanntlich die verschmolzenen Amphibienlarven Bonn's. Sie machen beide gleichzeitig ihre Metamorphose durch.

bildung austretende „plastische“ Sarkodeteil drückt stärker als derjenige, welcher aus der kleineren Schale hervorquillt, weil er in den Engpaß hinein, welcher zwischen den beiden in Konflikt geratenen Schalen liegt, in derselben Zeit mehr Sarkodemasse zugepreßt erhält, als der sich entgegenstimmende Sarkodeteil der kleineren Schale, und weil sich dabei die gegeneinander gestauten Sarkodeteile wie plastische Substanzen verhalten.

Verhielte sich die Sarkodemasse wie eine einheitliche Flüssigkeit, dann könnte ein gleicher Effekt nicht erzielt werden; sie repräsentiert aber ein wabiges Gemisch zweier Flüssigkeiten, das mit mechanischer Notwendigkeit die geforderten plastischen Eigenschaften bei Druckwirkungen zeigen muß.

#### Künstliche Analogieversuche.

Preßt man eine nicht zu schwere bewegliche plastische Masse<sup>1)</sup> unter 2 ungleich großen nebeneinander liegenden kreisrunden festen Scheibenpaaren,<sup>2)</sup> die sich gegenseitig fast berühren, dadurch gegeneinander, daß man auf die Platten drückt und zwar auf die größere erheblich stärker als auf die kleinere, um in gleichen Zeiten mehr Plastolin unter ihr hervorznpressen,<sup>3)</sup> als unter der kleineren, so heben sich die hervorgepreßten Massen aus dem Zwischenraum zwischen den Scheibenpaaren heraus und die beiderseits vorquellenden Massen bilden unter gegenseitiger Vereinigung eine Stauwand, die sich nach der Seite der kleineren Scheibe hinüberneigt. Das beweist also, daß unter den angenommenen Umständen sich plastische Massen wirklich derart verhalten, wie wir es von der Sarkode während der Stauwandbildung behauptet haben.

Die geschilderte Art einer experimentellen Veranschaulichung der plastischen Druckwirkungen läßt sich dadurch vereinfachen, daß man die Plastolinscheiben gleich im fertigen Größenverhältnis der als Vorlage dienenden Verschmelzlinge<sup>4)</sup> herstellt, und diese Scheiben

<sup>1)</sup> Ich habe zu meinen diesbezüglichen Versuchen Plastolin benutzt.

<sup>2)</sup> Z. B. runde feste Glasscheiben, wie sie zum Verschluß von Cylindergläsern für Spirituspräparate benutzt werden.

<sup>3)</sup> Der Preßdruck muß hier das Aufquellen bzw. das Anwachsen der Sarkode ersetzen, indem er das Plastolin über die Scheibenränder hinans vortreibt.

<sup>4)</sup> Hat man z. B. eine Doppelschale, deren einer Verschmelzling einen Scheibendurchmesser von 2 mm (nach dem freien Scheibenrande hin gemessen) besitzt, während derjenige des anderen bloß 1 mm lang ist, so fertigt man die Plastolinscheiben im Größenverhältnis 2 : 1, sagen wir die eine zu 6 cm, die andere zu 3 cm an.

alsdann auf ebener Unterlage oder unter entsprechendem Knickungswinkel oder etwaigem Kreuzungswinkel so gegeneinander drückt, daß die Scheibencentren denselben Abstand anweisen, wie ihn die Embryonalkammern der jeweils kopierten Doppelschale inne haben; dabei muß aber die größere Scheibe dicker und widerstandsfähiger genommen werden als die kleinere. Ohne jede Schwierigkeit oder besondere Nachhilfe lassen sich auf diese Weise alle Formen der von uns betrachteten Doppelschalen in ihren Hauptzügen (Neigung und Größe der Stanwände) in größter Formähnlichkeit kopieren. In Photo 42 habe ich einige Hauptformen solcher Plastolinkopien abgebildet.

Besonders überzeugend wirkt das selbstthätige Hervorkommen der Achterschleifen, wenn man die Scheiben unter Kreuzwinkelstellung gegeneinander drückt (Photo 42c u. e).

Das Tertium comparationis bei der letzten Art von Versuchen liegt in dem gegenseitigen Aufeinanderlosrücken zweier plastisch reagierender Scheibenränder. Ungleich ist die Ursache dieses Vorrückens, auf die es natürlich aber dem mechanischen Effekt nach gar nicht ankommt.<sup>1)</sup>

## 10. Kapitel: Verhältnis der Kerne zur Schalenabscheidung und die bei der Kämmerchenbildung maßgebenden mechanischen Faktoren.

Im vorigen Kapitel war von der Sarkode nur schlechthin die Rede und man darf Rechtfertigung dafür verlangen, daß auf die besonderen Differenzierungen des Weichkörpers vor allem auf die allüberall so notwendigen Kerne keinerlei Rücksicht genommen worden ist.

### 1. Die Rolle der Kerne bei der Abscheidung der Schalensubstanz.

MAX VERWORN (SS, p. 464) hat bekanntlich nachgewiesen, daß eine Regeneration von Teilstücken bei den Foraminiferen nur dann eintritt, wenn das betreffende Teilstück einen Kern besitzt. Kernlose Teilstücke können bis 3 Wochen am Leben erhalten werden, aber eine Abscheidung von Schalensubstanz und eine hiermit verknüpfte Schalenregeneration findet nicht statt sobald der Kern fehlt. Man wird also Schalenabscheidung und Kern in irgend welchen direkten oder indirekten Konnex zu stellen haben.

<sup>1)</sup> Bei Orbitolites sitzt die Schale fest und nur der Schalenrand rückt vor, bei den Plastolerversuchen kann man die Scheiben nicht festsetzen, weil ihr Rand vorrücken soll und dies nur durch Vorschieben geschehen kann. Der Effekt muß nach dem Vorrücken der gleiche sein, wenn, wie wir behaupten und erfüllt sehen, die vorgerückten, gegeneinander gestemmen Ränder gleiche mechanische Eigenschaften besitzen.

Bei *Orbitolites* findet man, wie schon von BÜTSCHLI (86, p. 82) nachgewiesen worden ist, in den peripheren Kammerreihen, also



Textfig. K.

Entkalkter *Orbitolites*-Weichkörper (nur ein Quadrant ist gezeichnet). Man sieht die Zusammenhängung der Kernmassen in den peripheren Weichkörperteilen. Radius der Schale = 1,02 mm.

die ungestörten Tiere sprechen demnach für den Konnex zwischen Kern und Schalensubstanz (Fig. K).

Dieser Konnex zwischen Kern und Schalensubstanz ist aber ohne jeden Zweifel ein rein stofflicher, kein direkt kinetischer, der Kern tritt, um ein Beispiel zu gebrauchen, bei dem Aufbau der Schale nicht als dirigierender Baumeister auf, der die Anordnung des Baumaterials leitet, sondern er ist ein Fabrikant und Lieferant von Stoffen,<sup>1)</sup> die zur Herstellung

<sup>1)</sup> Daß der Kern das Rohmaterial, wenn ich mich so ausdrücken darf, zu seinen Fabrikaten aus dem Zelleib vorher aufnehmen muß, ehe er diese dem Zelleib überliefert, liegt auf der Hand; denn in sich selbst aus dem Nichts herans kann er sie nicht schaffen, und er steht nur mit dem Zelleib in direktem Konnex, so daß ihm eine andere Quelle für die zum Fabrikat benötigten Stoffe gar nicht bleibt. Der Kern ist in dieser Beziehung auch Stoffaufnehmer, ehe er Fabrikant und Lieferant von neuen Stoffen für den Zelleib wird. Diese drei verschiedenen Thätigkeiten des Kernes, Aufnahme, dann Umwandlung des Aufgenommenen, dann Abgabe des Umgewandelten, sind im übrigen nicht auf alle

der Schalenwand unbedingt notwendig sind. Er darf beim Schalenbau nicht fehlen, weil die von ihm gelieferten Stoffe nicht fehlen dürfen, und wenn er immer in der Nähe der Baustelle anzutreffen ist, so kommt das nur daher, daß dann seine Lieferungen sicherer und rascher an dem Orte des Bedarfes eintreffen werden.<sup>1)</sup> (Vergl. auch meine früheren Erörterungen über die Vorgänge in einigen Nematodeneiern 01, p. 84—87.)

Die Behauptung, daß der Kern nicht direkt als kinetisches Centrum bei der Schalenabscheidung auftritt, sondern nur Stoffkategorien hierzu liefert, gründet sich darauf, daß sich diejenigen Faktoren, welche bei der Schalenabscheidung in Frage kommen, mit voller Sicherheit erkennen lassen, und daß unter ihnen die Lagerung des Kernes nicht vorkommt.

Eingehende Studien, die wiederum in meiner späteren Arbeit (0x) veröffentlicht werden sollen, haben mir gezeigt, daß bei der Schalensubstanzabscheidung folgende, rein mechanische Faktoren für die Gestalt der Abscheidungen (= Gestalt der Kammern) maßgebend sind.

1. Das Gleichbleiben homologer Randwinkel, d. h. derjenigen Winkel, welche die vorfließenden Sarkodeteile mit den berührten Wandteilen der fertig gestellten Schale während des Kammerneubaues bilden. (Eine Folge des flüssigen Zustandes der Sarkode.)

2. Die Gestalt der Flußfläche, d. h. derjenigen älteren Schalenfläche, welche von der hervorquellenden Sarkode berührt, so zu sagen als Flußbett benutzt wird.

3. Da die Sarkode gegebenenfalls sehr verschieden gestaltete Flächen der älteren Schalteile berühren kann, je nach dem Orte, von wo sie her zur Kammerbildung ausfließt, so ist auch die Lage der als Ausflußöffnung dienenden Schalenmündung für die Ausgestaltung der neu errichteten Kammer maßgebend.

Zeiten des Kernlebens in gleicher Weise verteilt, sie erreichen in den verschiedenen Perioden der Zellteilung nach einander ihre höchste Intensität, wie ich mehrfach zu zeigen versucht habe (RHUMBLER 99a und 98a, p. 116).

<sup>1)</sup> Dieser wie jeder andere Zweckmäßigkeit Grund giebt natürlich nur die Erklärung dafür, daß die natürliche Zuchtwahl die Kernwanderungen nach den Baustellen hin zugelassen und eventuell gefördert hat; er sagt dagegen gar nichts ans über das Zustandekommen der Massenverlagerungen (des Kernes einerseits und des durch seine Wanderungen in Mitleidenschaft gezogenen Plasmaleibes andererseits). Die Mechanik der Kernzusammenhäufung an den Baustellen habe ich im Anhang II zu dieser Arbeit einer kurz skizzierten naheliegenden Erklärung unterworfen.

4. Das Gesetz der geringsten Oberflächenvergrößerung. Die kammerbildende Sarkode wählt von ihrer Abflußöffnung aus ihre Flußfläche stets so, daß ihre konstanten Randwinkel sich auf denjenigen Schalenflächen verschieben, die unter steter Beibehaltung der Randwinkel mit dem geringsten Oberflächenaufwand überflossen werden können. (Es ist das eine Folge der Oberflächenspannung der Sarkode.)

5. Unter besonderen Umständen auch die Menge der ausgeflossenen Sarkode. Sie bestimmt immer die Größe der Kammer, greift aber auch eventuell als Faktor in die „Gestaltungsform“ der Kammer mit ein, nämlich dann, wenn die kammerbildende Sarkode bei schwächerer oder stärkerer Ausbreitung, die natürlich von ihrer Menge abhängig ist, verschiedenartige Krümmungen der früheren Schalenwände (also der Flußfläche) bestreicht. Bleibt die Krümmung der Flußfläche dagegen auf große Strecken die gleiche, so hat auf diesen Strecken gleicher Krümmung die Menge der ausgeflossenen Sarkode keinen Einfluß auf die Gestalt der Kammern, sondern nur auf die Größe derselben.<sup>1)</sup>

Mit Hilfe dieser Faktoren läßt sich die Gestalt neuer Kammern im voraus angeben, sie leisten also alles, was zur Kammerbildung notwendig ist, ohne daß die Lagerung des Kernes unter diesen Faktoren wäre, was eine direkte Mitwirkung des Kernes als kinetisches Centrum ausschließt. Er wirkt nur indirekt, indem er, wie gesagt, offenbar chemische Stoffe zur Herstellung der Schalen-substanz liefert, und nun die Größe der unter 1 genannten Randwinkel nach einem Satze der Physik außer von der Natur der berührten festen Wand (ältere Schalenwand) auch von der Natur der berührenden Substanz (der unter Kernbeihilfe produzierten Schalen-substanz also) abhängt.

Unter den genannten Faktoren ist ebensowenig wie die Lagerung des Kernes die Gestalt des früheren Schaleganzen aufgezählt, von der früheren Schale ist lediglich die beim Aus-

<sup>1)</sup> Eine Einwirkung der Schwerkraft, die man etwa unter den genannten Faktoren vermessen könnte, läßt sich nirgends nachweisen. Die Kammeranlage geschieht offenbar ganz unabhängig von der Schwerkraftwirkung, was größtenteils auf die Ähnlichkeit der spezifischen Gewichte von Sarkode und von dem umgebenden Meerwasser zurückzuführen ist, zum Teil auch von der Größe der bei dem Sarkodeausfluß in Kraft tretenden inneren Schaumspannung und der äußeren Oberflächenspannung verursacht sein mag. Die spezifische Gewichts-differenz zwischen Sarkode und Meerwasser ist zu klein, um gegen die genannten Spannungen aufkommen zu können.

strömen der Sarkode berührte Schalenfläche (= Flußfläche), sonst nichts von dem älteren Schalengefüge erwähnt.

Wir müssen bei der entwicklungsmechanischen Bedeutung, die wir später dieser Unabhängigkeit der Kammeranordnung von den älteren nicht berührten Schalentteilen oder, was dasselbe heißt, von der vorausgehenden Schalenorganisation (exkl. der berührten Schalentteile) zuschreiben werden, hier notwendig noch näher auf die Bildung der Kämmerchen und die Anordnung derselben eingehen.

## 2. Die bei der Kämmerchenbildung maßgebenden mechanischen Faktoren.

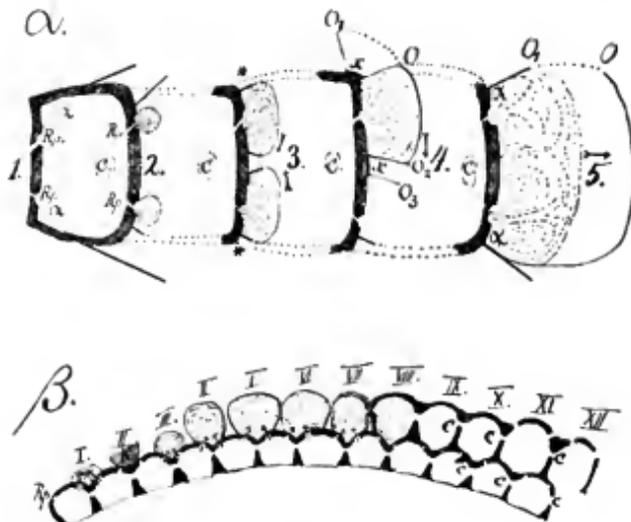
Denken wir uns in Textfig. L den peripheren Schalenrand von Orbitolites dargestellt und zwar in  $\alpha$  einen radiären Querschnitt, in  $\beta$  einen solchen parallel zu den Scheibenflächen der Schale, so quillt bei dem Kammerbau die Sarkode aus den beiden radialen etwas schräg nach außen gerichteten Randporen Rp hervor. Die vordringenden Ränder der Sarkode bilden mit der berührten Schalenwand einen bestimmten Randwinkel  $\alpha$ , der sich an der früheren Schale messen läßt, weil auch bei jeder vorangehenden Kammerbildung vor dem Festwerden der Schalensubstanz die Sarkode mit dem gleichen Randwinkel vorgeflossen war, und nach der Erstarrung der Schalensubstanz sich auch jede frühere Kammerwand darum mit demselben Randwinkel ihrer Vorgängerin anlegte.

Der Randwinkel ist durch die Neigung der Schalenwände zu den früheren Schalenwänden bestimmt. In Textfig. L 1 ist also  $\alpha$  der gesuchte Randwinkel, mit welchem die aus den Randporen austretende Sarkode vor der Neuabscheidung von Kammern auf der berührten Schalenwand (= Flußfläche) vorfließen muß. (Die Größe des Randwinkels läßt sich bei unserer Orbitolites sehr schwer exakt bestimmen, weil hierzu genaue Radiärschleife nötig wären, die sich kaum mit Sicherheit herstellen lassen.<sup>1)</sup> Ich taxiere den Randwinkel auf ca. 110° und habe ihn in dieser Größe auch in das Schema Textfig. K eingetragen, auf eine genauere Bestimmung kommt es für unsere augenblickliche Zwecke nicht an.

Die Sarkode schiebt nun (nach Faktor 4 p. 248) diesen Randwinkel von den Randporen aus auf der berührten Schalenwand so nach allen Seiten hin vor, daß sie denjenigen Wandflächen folgt,

<sup>1)</sup> Überdies scheinen sekundäre Schalensubstanzablagerungen an den Innenwänden bei Orbitolites die Erkennung des Randwinkels zu erschweren, bei anderen Foraminiferen liegen die Verhältnisse weit günstiger.

welche sie mit dem geringsten Oberflächenanfwand überfließen kann. Eine geometrische Ableitung, auf die ich hier nicht näher eingehen kann, ergibt, daß eine Flüssigkeit mit stumpfem Randwinkel ( $\alpha > 1 R$ ) bei ihrer Ausbreitung auf einer Flußfläche, nm so leichter



Textfig. L.

Schematische Darstellung der Kämmerchenbildung bei Orbitolites;  $\alpha$  auf einem Radiärschnitt,  $\beta$  auf einem Flächenschnitt der Schalenscheibe dargestellt. Weitere Erklärung im Text. Vergr. etwa für  $\alpha = 100/1$ ; für  $\beta = 25/1$ .

vorfießt, je konkaver die Flußfläche ist und um so schwerer, je konvexer sie ist. Eine ebene Flußfläche steht in Bezug auf die Ansprüche, welche sie an die Oberflächenvergrößerung der vorfließenden Flüssigkeit stellt, in der Mitte zwischen konkaven und konvexen Flußflächen; d. h. eine ebene Flußfläche ist schwerer zu überfließen als eine konkave und leichter als eine konvexe Oberfläche. Vergleicht man das Stück S, um das der Flüssigkeitsrand auf der Flußfläche vordringt, mit der Vergrößerung O, welche die freie Oberfläche bei diesem Vorrücken erfährt, so ergibt sich, daß

1.  $O > S$  wenn die Flußfläche konkav . . . (1)
2.  $O = S$  wenn die Flußfläche eben . . . (2)
3.  $O < S$  wenn die Flußfläche konvex ist. (3)

Für die in diesen Sätzen enthaltenen Bedingungen steigert sich also die Schwierigkeit der Überfließung von Satz 1 nach 3 hin. Bei

*Orbitolites duplex* liegen die Randporen in kleinen, seither nicht erwähnten Einsenkungen, also in „konkaven“ Eindellungen der im übrigen „konvexen“ Randwände. Diese Näpfchen werden beim Vorquellen der Sarkode zunächst ausgefüllt, denn sie verlangen zu ihrer Ausfüllung nur ganz wenig Oberflächenzusatz (nach Satz 1). Ist die Konkavität der Näpfchen ausgefüllt, so macht der Sarkoderand zunächst Halt am Rande der Näpfchen, weil die Sarkode beim Heraustreten aus den Näpfchen auf konvexe Flächen übertreten muß, die viel schwerer (nach Satz 3) zu überfließen sind, und weil derartige Erschwerungen, wie für einen analogen Fall gleich näher ausgeführt werden soll, immer mit einem Haltmachen des vorfließenden Randes (cf. p. 254), nicht jedoch mit einem Aufhören der Ausströmung verbunden sein müssen. Die Sarkode wölbt sich daher zunächst stärker und stärker aus dem Niveau der Näpfchenränder empor (Textfig. L 2), bis sie durch diese Vorwölbung soviel freie Oberfläche erzeugt hat, daß sie, infolge dieses durch die Vorwölbung erzielten Oberflächengewinnes auf die „Konvexitäten“ der Flußfläche übertreten kann,<sup>1)</sup> ohne ihren Randwinkel verändern zu müssen. Aus unserem vorgenannten dritten Satze, mit dem wir es also von jetzt ab allein zu thun haben, folgt, daß die Sarkode mit ihrem Randwinkel denjenigen Wandflächen folgen wird, die am wenigsten konvex gekrümmt sind, denn dann spart sie am meisten Oberfläche (und noch profitlichere Flächen, konkave oder ebene Flächen stehen ihr nach Verlassen der Näpfchen überhaupt nicht mehr zur Verfügung). Die Sarkode wird sich also zunächst in der Höhenrichtung auf dem peripheren Schalenrand ausbreiten, das kann sie mit ihren äußeren Rändern aber nur so lange, bis sie an die seitlichen Schalenkanten (Textfig. L 3 bei \*) gelangt. Diese Kanten stellen eine außerordentlich starke konvexe Krümmung dar, die also nur mit größtem Oberflächenaufwand bezwungen werden könnte (in Textfig. L 4 würde beispielsweise OO, das Oberflächenstück darstellen, welches zu einem Umkippen des Sarkoderandes auf die Seitenflächen der Schale unter Beibehaltung des Randwinkels erforderlich wäre). Ehe die Sarkode sich diesen Oberflächenaufwand abringen läßt, muß erst alles andere überflossen sein, was sich leichter,<sup>2)</sup> d. h. mit geringerem Oberflächenaufwand überfließen läßt.

<sup>1)</sup> Da jede Flüssigkeitsoberfläche so klein wie möglich zu werden sucht (Minimalflächengesetz), so erfordert jede Vergrößerung einer Flüssigkeitsoberfläche Energieaufwand, Arbeit; leichter soll also heißen, was weniger Energieaufwand verlangt.

<sup>2)</sup> Auch aus einem überfüllten Gefäß fließt die Flüssigkeit erst dann über,

Der Sarkoderand wird also an der Schalenkante Halt machen und die Sarkode wird jetzt zunächst, die geringere Höhenkrümmung noch immer benutzend, ihre medianen Ränder vorschieben (hier muß sie zur Vorschiebung ihres Randes um dieselbe Längsstrecke ( $x$ ), welche zur Überwindung der Kante nötig wäre, bloß das Oberflächenstück  $O_2O_3$  Textfig. L 4 neu erzeugen, das mit  $OO_1$  verglichen sehr klein ist). Da nun das Gleiche für die beiden Sarkodepartien gilt, die neben einander aus den beiden Randporen austreten, so werden diese Sarkodepartien jetzt in der Mitte zusammenstoßen, und können nun mit einander verschmelzen (Textfig. L 5), was sie in unserem Falle auch thatsächlich thun. Wir erhalten hierdurch jetzt einen in der Höhenrichtung langgestreckten einheitlichen Sarkodewulst, der durch diese Streckung schon die Höhenstreckung der späteren Kammer andeutet. Nach der Verschmelzung der aus den Randporen ausgetretenen Sarkodemasse ist aber die Flußfläche in der Höhenrichtung voll benutzt, wenn nun noch mehr Sarkode aus den Randporen ausquillt, was geschieht dann?

Die Sarkode breitet sich dann natürlich in peripherer tangentialer Richtung auf dem Scheibenrand aus, denn wenn auch der periphere Schalenrand durchaus kreisrund konvex wäre, so wäre doch auf alle Fälle seine Konvexität weit geringer als diejenige der Schalenkanten, die neben ihm noch als Ausweichstelle für die Sarkode allein in Frage kämen. Die Verhältnisse liegen am peripheren Schalenrand aber derart, daß nicht bloß Konvexitäten zur Verfügung stehen. Die Peripherie der Schale ist nicht gleichförmig gekrümmt (kreisförmig), sondern erscheint etwas gelappt, d. h. ist mit den Einzelkammerchen entsprechenden Vorsprüngen versehen, zwischen denen sich da, wo die Radiärwände der Kammerchen stehen, kleine Eindellungen befinden (Textfig. L I).

Um weitere physikalische Ableitungen zu umgehen, wollen wir

---

wenn die Oberfläche der Flüssigkeit sich über das Niveau der Gefäßränder empor und hinüber gewölbt hat. Unter gewöhnlichen Umständen ist aber die Hinüberwölbung über das Niveau der Gefäßränder nicht sehr bedeutend, weil die Schwerkraft, die für die Foraminiferen in Wegfall kommt (cf. Fußnote p. 248), die überhängende Flüssigkeitsschicht über den Gefäßrand hinwegziehen hilft. Annulliert man durch Einbettung in ein gleich schweres, nicht mischbares Medium die Schwerkraftwirkung, so können die Überwölbungen der Gefäßränder durch die Flüssigkeit recht erhebliche Ausdehnung annehmen, wie man sich leicht überzeugen kann, wenn man Öl aus einer spitzen, an der Mündung senkrecht abgeschliffenen Pipette in spezifisch gleich schweren Alkohol langsam ansfließen läßt: das vorfließende Öl türmt sich zu einer langgestreckten Perle auf, ehe es den abgeschliffenen Rand der Pipette überfließt.

die Eindellungen kurz als konkave Einkrümmungen der peripheren Wand ansehen (Textfig. L II K), was allerdings nicht ganz, aber doch für unsere Zwecke ausreichend genau zutrifft. In diese konkave Einsenkungen öffnen sich die Randporenpaare der jeweils hier an einander stoßenden Kämmerchen des letzten Ringes der Schale (cf. die Pfeilchen Fig. K bei I). In diese leicht auszufüllenden (weil „konkave“) Einsenkungen werden also die länglich gestreckten Sarkodewülste eintreten, die wir vorhin auf dem Radiärschnitt ans jedem Randporenpaare anstreten sahen ( $\beta$  I), und es wird auch hier wieder eine Verschmelzung der Sarkode eintreten, so daß aus je zwei vorgequollenen Sarkodewülsten ein dickerer neuer wird, welcher die Sarkode des späteren Kämmerchens repräsentiert (III). Unter weiterem Vorquellen der Sarkode hebt sich die zusammengeflossene Masse aus der Konkavität empor und gelangt nach einiger Zeit aus der Vertiefung, die als Konkavität leicht ausgefüllt wird, auf die Gipfelpunkte der Erhebungen, wo dann der Randwinkel der Sarkode stehen bleiben muß, weil ein Übertreten der Flüssigkeit aus dem diesseitigen Thal über den Berggipfel hinweg, wobei die Konkavität des Berggipfels überwunden werden müßte, außerordentlich viel Oberflächenvergrößerung verlangen würde. Da nun aus jedem Thal Sarkode aufsteigt, und auf dem Berggipfel Halt macht, so müssen nun auch auf dem Berggipfel die Sarkodemassen je zweier benachbarter Thäler zusammenstoßen (Fig. L V—VII). Es könnten also auch hier wieder Sarkodeverschmelzungen eintreten, wie wir sie vorher zweimal bei den Sarkodepartien auftreten sahen, die demselben Thal angehörten. Die Sarkodepartien sind aber jetzt, nachdem schon mehr Zeit verflossen ist — vielleicht weil sie auf ihrer Oberfläche schon mit der Abscheidung der Schalensubstanz beginnen<sup>1)</sup> oder aus anderen mir nicht bekannten Gründen —, weniger zu gegenseitiger Verschmelzung geneigt als bei dem früheren Zusammenfließen der demselben Thale

<sup>1)</sup> Wenn sich etwa die Oberfläche in einem bereits gallertigen Zustand befindet, so wird von den Stellen der ersten Berührung (die zugleich Stellen größten gegenseitigen Druckes sind) die Gallerte nach den anderen weniger stark oder gar nicht gedrückten Oberflächenstellen hin weggedrückt; und die anderen Oberflächenstellen bleiben dann durch die Gallerte getrennt. Zuweilen scheinen die Sarkodepartien der Kämmerchen schon früher in gegenseitige Berührung zu kommen, noch ehe sie mit der Schalensubstanzabscheidung begonnen haben; was natürlich die Verschmelzung der Kämmerchen zu einem einheitlichen, ringförmigen, nicht in Unterkämmerchen zerteilten Kammerraum zur Folge hat. Man trifft derartige einheitliche Ringkammern gelegentlich mitten zwischen den normalen untergetheilten. Bei der von FLINT (99, p. 304 Taf. 49) beschriebenen *Peneloplis* ist dies (für unsere Formen ansahmsweise) Verhalten für den ganzen Schalenbau Regel geworden.

zugehörigen Plasmapartien, sie verschmelzen normalerweise nur an denjenigen Punkten, an denen sie sich zuerst berühren, und führen durch diese Verschmelzung zur Ausbildung der zirkulären Verbindungskanäle zwischen den Kammern desselben Kammerringes, die wir früher erwähnt haben (cf. p. 198) und die in Textfig. L mit c bezeichnet sind (VIII—X).

Jetzt sind die günstigeren Schalenkrümmungen überdeckt, und wenn die Sarkode überhaupt sich noch weiter auf der älteren Schalenwand ausbreiten sollte, müßte sie über die so sehr viel Oberflächenzulage beanspruchenden Randkanten hinüber. Sie thut es immer noch nicht, sondern läßt ihre Ränder mit den Randwinkeln an den Schalenkanten stehen, indem sie sich jetzt ganz damit begnügt, die neu hinzutretenden Sarkodemassen auf dem bereits gewonnenen Terrain zwischen den Schalenkanten aufzuhäufen (XI). Diese Aufhäufung ist daran schuld, daß bei der stärkeren Aufquellung (es quillt mehr Sarkode auf, weil größere Schalen mehr vorquellbare Sarkode einschließen) spätere Kammern die früheren an Breite übertreffen (cf. p. 243). Diese Zusammenhäufung zwischen den peripheren Schalenkanten (Textfig. L 5 und XI), also die Breitensteigerung der in Bildung begriffenen Kammern, kann nur so lange fortgehen, bis die Oberflächenzunahme, welche mit ihr verbunden ist, denselben Wert erreicht hat wie derjenige, der zur Überwindung der Randkanten notwendig wäre (Textfig. L 5 OO<sub>1</sub>). Träte dann noch weitere Sarkode aus, so müßten die Randkanten überflossen werden.<sup>1)</sup> Soweit kommt es aber normalerweise bei Orbitolites nicht, sondern die Sarkode macht in den Aufhäufungsstadien bereits Halt, und es greifen deshalb die neuen Kammerwandränder hier nicht (wie bei anderen, den sogenannten involuten Foraminiferen, die keine so stark konvexe Hemmnisse besitzen) über die früheren Kammern hinüber, sondern eine Schicht von Kammern setzt sich wie eine Reihe Manersteine auf Kammerschicht auf, so daß die scheibenförmige Gestalt gewahrt bleibt, deren erste Ursache in der zweiseitigen Abplattung der Embryonalkammer zurückliegt.

Bei dieser skizzenhaften Ausführung war also thatsächlich nur von dem peripheren Schalenrand die Rede, und gar nicht von der dem Randringe vorangegangenen Struktur der Schale, weder von der Lage der Embryonalkammer, noch von der Anordnung der früheren Kammern, die doch infolge der kunstvollen Regel-

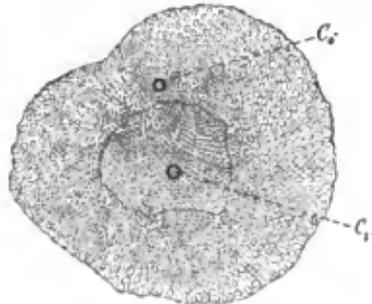
<sup>1)</sup> Es kämen dann die p. 248 unter 5 genannten Verhältnisse in Betracht.

mäßigkeit, in welcher sie normalerweise auftritt, besonders wichtig erscheinen könnte.

Daß wir mit dieser Nichtbeachtung des früheren Schalenbaues und mit der alleinigen Betrachtung derjenigen Schalenwände, die von der ausfließenden Sarkode direkt beflossen werden, vollständig im Recht sind, wird aber unumstößlich durch die regenerierten Schalen bewiesen, die bei Orbitolites wegen ihres scheibenförmigen zerbrechlichen Aufbaues recht häufig vorkommen (RHUMBLER 94 p. 60) und die schon lange bekannt sind (CARPENTER, PARKER, JONES 62; Taf. 4 Fig. 26 u. 27), auf die ich aber hier noch kurz eingehen muß.

### 11. Kapitel. Regenerierte Schalen und Spaltungsmonstra.

Für die regenerierten Schalen gilt als durchgängige Regel, daß sich die Kammern des regenerierten Schalentheiles weder nach der Lagerung der früheren, vor dem Zerbrechen angelegten Kammern, die ersetzt werden sollen, noch nach der Lagerung der Embryonalkammer, die im regenerierten Bruchstück sogar ganz fehlen kann (Textfig. M), in irgend einer Weise richten. Ausschlaggebend für die Richtung der Regenerationskammern ist bloß der Verlauf des Bruchrandes des in Regeneration befindlichen Schalenstückes.



Textfig. M.

Eine regenerierte Schale von *Orbitolites duplex* Caar. Das im Innern der Schale deutlich keuntliche Bruchstück besaß keine Embryonalkammer. Diese wird im unverletzten Tier, der Kammeranordnung nach zu urteilen, bei  $C_2$  gelegen haben; der Mittelpunkt der regenerierten Kammerringe ist aber  $C_1$  und fällt also nicht mit der Embryonalkammer der vormaligen unverletzten Schale zusammen. Durchm. 2,7 mm.

<sup>1)</sup> CARPENTER, PARKER UND JONES (62, p. 119) beschreiben die Art, wie die Kreisform allmählich wieder erreicht wird, bereits vollkommen richtig; sie sagen

Kreisform liegt nicht wie bei den ungestörten Schalen im Bereich oder doch in allernächster Nähe <sup>1)</sup> der Embryonalkammer, sondern es fällt mit dem Mittelpunkt des an sich in seinen Unrissen ganz willkürlichen Bruchstückes zusammen, und ist deshalb mit den letzteren in Bezug auf die frühere Struktur der vormals noch unzerbrochenen Schale selbst ganz willkürlich gelagert.<sup>2)</sup>

Wenn man bedenkt, daß bei *Orbitolites* der ganze Scheibenrand mit Mündungen besetzt ist, und daß in dem Regenerat die Protoplasmastränge, die durch die Randporen als Pseudopodienbüschel hindurch treten, ganz neue Richtungen einhalten müssen, kann man sich vorstellen, wie stark hierbei die vorher manchmal so wunderbar regelmäßige Verteilung der Sarkode in den mit fast mathematisch konstruierter Regelmäßigkeit angeordneten Kammern alteriert werden muß; und wenn die regelmäßigen Anordnungsverhältnisse bei einer unverletzten Schale den Gedanken eines bestimmten Gerichtetseins der Sarkodeteilchen (im Sinne DRIESCH'S etwa) nahe legt, so zeigt die regenerierte Schale, daß es mit diesem inneren

von den Reihen der Regenerationskammern: „It is observable however, that the breadth of these rows varies in different parts, being least where they invest the projecting portions of the fractured edge, and greatest where they sink into its hollows.“ Über diese Regenerationen vergleiche auch CARPENTER (83, p. 37 und die dort angegebenen Figuren).

<sup>1)</sup> Letzteres wegen der durch die Erstlingskammern verursachten excentrischen Lagerung der Embryonalkammer.

<sup>2)</sup> Das Ausrundungsstreben in der Regeneration befindlichen Schalenscheibe erklärt sich ohne weiteres daraus, daß alle vorstehenden Ecken des Bruchstückes Stellen mehr oder weniger großer Konvexität, alle Einbiegungen des Bruchrandes aber Stellen verschiedengradiger Konkavität darstellen. Da nun nach p. 250 die Sarkode auf Konkavitäten der Fließfläche leichter vorfließen kann als auf Konvexitäten derselben, so wird aus dem kommunizierenden Kammer-system des Bruchstückes zur Zeit der Kammerbildungsperiode unter dem gleichen allgemeinen Aufquellungsdruck der Sarkode in gleichen Zeiten mehr Sarkode in die konkaven als in die konvexen Bruchrandstellen vorquellen, und die Kammern müssen in den konkaven Einsenkungen des Bruchrandes breiter ausfallen, an den konvexen Vorsprüngen schmaler. Diese Verhältnisse bleiben bestehen, bis die schneller an Breite zunehmenden konkaven Kammerbaustellen mit den langsamer wachsenden konvexen in dieselbe kreisförmige Niveaufläche eingeordnet sind. Ist das jedoch erreicht, dann wachsen die Kammerringe in normaler Weise gleichmäßig weiter. Dabei ist aber weiter noch in Rücksicht zu ziehen, daß diejenigen Kämmerchen des Bruchrandes, die dem ursprünglichen Scheibenrand der noch unzerbrochenen Schale näher lagen, wegen größeren Raumhaltes mehr Sarkode enthalten und deshalb auch mehr Sarkode bei der Regeneration vorquellen lassen als die kleineren, früher mehr central gelagerten Kämmerchen; auf der ursprünglichen Randseite fallen daher auch die regenerierten Kämmerchen etwas breiter aus, als auf den früheren Centralpartien.

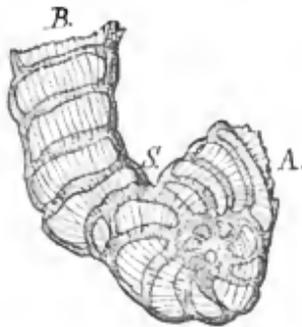
Gerichtetsein als einer selbständigen Kräfteart hier nicht allzuweit her sein kann, denn die ganze Richtung fällt über den Haufen, sobald nur die Form des Ansatzrandes für die neuen Kammeru geändert wird.

Aus den Auseinandersetzungen dieses Kapitels läßt sich zu dem späteren Vergleich mit den Metazoen durch naheliegende Schlußfolgerung die Erkenntnis gewinnen, daß die Stauwandbildung bivalenter Doppelschalen nur einer vorübergehenden, nicht einer während des ganzen weiteren Wachstums der Doppelschalen „andauernden“ ungewöhnlichen mechanischen Einwirkung ihre Entstehung und Ausbildung verdankt. Hat sich innerhalb der Verschmelzung erst eine Kammerlage mit ihrem Rand in die Höhe gestaut, dann setzen sich auch die späteren Kammerringe in dieser Höhenrichtung weiter an, weil für den Kammeransatz die Lage und Gestalt der direkt berührten Kammern maßgebend ist. Der Stauwandrand wächst wie ein gewöhnlicher Scheibenrand in der einmal aufgenommenen Richtung in die Höhe weiter, ohne daß er durch seine ursprünglich doppelte Herkunft andauernd beeinflusst, oder aktiv gesprochen etwa von zwei Bildungscentren (cf. die beiden Embryonalkammern) aus dirigiert würde.

Auch das Umgekehrte kommt vor, daß sich eine ursprünglich einheitliche Schale in ihrem späteren Wachstum spaltet. Diese Spaltungen mögen zum Teil durch irgend welche mechanische Störungen von außen her veranlaßt sein;<sup>1)</sup> ein anderer Teil mag durch eine Verschiebung der Mündungsporen, die wahrscheinlich allgemein, durch eine Durchstoßung der ersten Wanddecke durch austretende Pseudopodien (M. SCHULTZE 94, FRITZ SCHAUDINN 95) zustande kommen, und die dabei kleinen Verschiebungen ausgesetzt sein werden, entstanden sein; oder es mögen auch noch andere Ursachen zu derartigen Spaltungen, die bei sehr verschiedenen Fora-

<sup>1)</sup> Während der Abscheidung und dem Festwerden der Schalensubstanz müssen äußere Eingriffe sehr leicht Deformationen und Durchscheidungen der kammerbildenden Sarkode veranlassen können. Bringt man Quecksilbertropfen in eine ganz dünne (ca.  $\frac{1}{10}$  % ige) Chromsäurelösung, so überziehen sich dieselben mit einer äußerst dünnen Haut, und die Anwesenheit dieser Haut ermöglicht es, daß man den Tropfen in beliebiger Weise eindellen und einschneiden kann, ohne daß sich die Dellen und Schnittfurchen wieder ausgleichen. Über noch andere Versuche mit stärkeren Chromsäuren und Quecksilbertropfen, mit denen man sämtliche Formen der niederen Foraminiferengruppen künstlich ohne weitere Eingriffe erzeugen kann, werde ich in der späteren Arbeit (ox) zu berichten haben.

miniferen zur Beobachtung gekommen sind, führen können. Wie sie aber im speziellen Falle auch zu stande gekommen sein mögen, sobald die Spaltung aufgetreten ist, bleibt sie auch im weiteren Wachstum erhalten; auf jeder Spalthälfte setzen sich, wie wir nach unseren Auseinandersetzungen leicht begreifen, die Kammern an, und es entsteht jetzt infolge der einmaligen Spaltung eine doppelte Kammerreihe, ohne Rücksicht darauf, daß der ursprüngliche Ausgangspunkt der Schale ein einheitlicher war. Auf diese Weise entstehen die bereits früher genannten, im Gegensatz zu den Mehrfachschalen mit bloß einer Embryonalkammer ausgestatteten Spaltungsmonstra (cf. p. 233). Ein solches Spaltungsmonstrum ist in Fig. N von der den Orbitoliten nahestehenden *Peneroplis pertusus* Forsk. abgebildet.



Textfig. N.

Ein Spaltungsmonstrum von *Peneroplis pertusus* Forsk. Bei S beginnt die Spaltung. A u. B sind die beiden Spalthälften. A hat die frühere Spiralwindung der Schale beibehalten, B dagegen hat sich gerade gestreckt, da sie mit dem früheren Spiralgang außer Connex gesetzt ist. Größe: 1 mm.

Sehr interessante Spaltungsmonstra der gleichen Foraminifere hat F. DREYER in seiner *Peneroplis*-Monographie publiziert. Die beiden Spalthälften tragen in seinen Figuren z. T. ganz verschiedenen Charakter und man sieht deutlich, daß für die Ausbildung der Folgekammern nur diejenige der direkt berührten vorausgehenden maßgebend ist (DREYER 98, Fig. 206 u. 212 u. a).

Andere Spaltungsmonstra aus der Litteratur wurden früher (p. 232) namhaft gemacht. Sie scheinen bei Formen mit siebförmigen Mündungen häufiger zu sein, was wohl damit im Zusammenhang steht, daß zuweilen die aus den Mündungsporen vorgetretenen Sarkodepartien durch zu frühes Festwerden der Schalensubstanz oder aus anderen Gründen nicht mit einander verschmelzen.

Die mehrfach genannten laciniaten Bildungen bei *Orbitolites* sind nichts weiter als derartige Spaltungen, und auch sie bauen ihre einmal aus der Scheibe vorgestülpten Spaltteile wie der periphere Schalenrand normal weiter, ohne Rücksicht darauf, daß sie ein unnütziges Plus der Schale darstellen.

## 12. Kapitel. Die Wirkung der Spannung der abgeschiedenen Schalensubstanz auf die Ausgestaltung der Doppelschalen.

Trotzdem die Kämmerchen der Kammerringe wie wir im vorigen Kapitel gezeigt haben, und wie von Anfang an selbstverständlich ist, einzeln angelegt werden (entsprechend der kammerweisen Mündung der Randporen), so bilden sie doch durch dichtes Aneinanderschließen gemeinsam ein Ganzes höherer Ordnung, nämlich einen Kammerring, dessen einheitlicher Zusammenschluß so weit geht, daß man an korrodierten alten Schalen manchmal mehr oder weniger große Teilstücke von Kammerringen im Zusammenhang ablösen kann, ohne ein Zerbrechen derselben in die Einzelkämmerchen befürchten zu müssen. Dieser Zusammenschluß wird durch Schalensubstanzabscheidung auf den miteinander in seitliche Berührung geratenen Einzelkämmerchen vermittelt. Die abgeschiedene Schalensubstanz lagert sich zwischen die einzeln zur Kämmerchenbildung hervorgequollenen Sarkodeportionen, um nach ihrer Erstarrung die radiären, nur an der Stelle der zirkulären Verbindungsröhrchen unterbrochene Scheidewände der Kämmerchen zu liefern.

Ob die Schalensubstanz ein Exsudat der kammerbildenden Sarkode <sup>1)</sup> ist oder ob sie als ein Umwandlungsprodukt der oberflächlichen Sarkodepartien angesehen werden muß, <sup>2)</sup> wie SCHAUDINN (95, p. 220) für *Calcituba* äußerst wahrscheinlich gemacht hat, das fällt für unsere Anseinandersetzung nicht schwer ins Gewicht. Ob sie so oder so entsteht, auf alle Fälle wird sie die Einzelkämmerchen schon während ihrer Entstehung zusammen binden und das zusammengebundene Kämmerchenensemble deshalb wie eine dem Umfang des Kammerringes entsprechenden ringförmigen einheitlichen Zuwachsstreifen reagieren lassen, wie wir ihn in unseren Plastolinversuchen kopiert haben, ohne auf die Unterteilung des Ringes in Einzelkämmerchen damals Rücksicht zu nehmen. Wir erhalten hier also zunächst die Berechtigung zu unserem früheren Kopierverfahren mit dem Plastolin.

<sup>1)</sup> Unter „kammerbildender“ Sarkode ist hier, wie allenthalben, kein bestimmt histologisch differenzierter Sarkodeteil oder etwa eine besonders differenzierte Sarkodeschicht verstanden, sondern immer nur die zur Kammerbildung aus den Schalenmündungen vorgeflossenen Sarkodepartien.

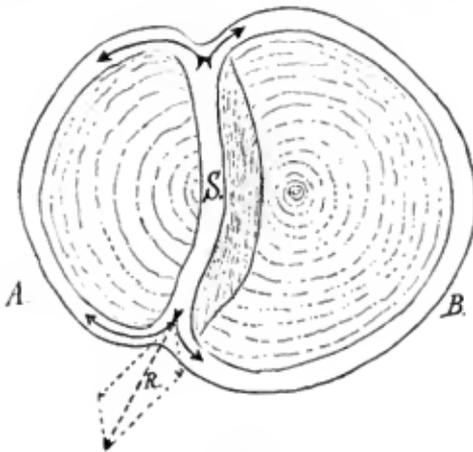
<sup>2)</sup> Ich halte es nicht für unwahrscheinlich, daß die ungeschichtete Schale der imperforaten Kalkschalen (*Milioliden* und *Orbitolitiden*) ein Umwandlungsprodukt, die geschichtete Schale der perforaten Kalkschalen dagegen ein Abscheidungsprodukt der Sarkode darstellt.

Weiter aber bezweifle ich nicht, daß wie bei fast allen ähnlichen Zellabscheidungen, deren Genese genauer bekannt ist, die Schalensubstanz, ehe sie ihre definitive Festigkeit erhält, einen flüssigen — wenn auch sehr zähflüssigen Zustand durchmacht; was ja ohnedies der Fall sein muß, wenn sie sich als ein direktes Umwandlungsprodukt der an sich flüssigen, kolloidalen Sarkode darstellt. Ist nun die Schalensubstanz während der Kammerbildung flüssig oder zähflüssig, so muß sie die durch ihre Vermittlung zusammengebundenen Einzelkammerchen in ihrer Gesamtheit wie mit einer elastisch gespannten Deckschicht umkleiden. Diese elastische Spannung der Deckschicht leitet sich als physikalische Notwendigkeit entweder aus der Oberflächenspannung derselben gegen das äußere Wasser hin her, oder sie ist durch das gallertige Durchgangsstadium der Schalensubstanz vor dem Festwerden gegeben, wenn etwa die Schalenmasse bereits auf einem früheren Stadium des Vorquellens der Sarkode abgeschieden und dann dem anwachsenden Volumen der Sarkode entsprechend, auseinander getrieben werden sollte, wie dies von M. SCHULTZE (54, p. 30) für *Polystomella* wahrscheinlich gemacht worden ist.

Zu der Oberflächenspannung der schaumig gebauten Sarkodemasse selbst, von der wir oben in Kap. 9 gesprochen haben und welche Schuld daran war, daß das Vorwärtsfließen der kammerchenbildenden Sarkodepartien nur unter „minimaler“ Oberflächenvergrößerung vor sich gehen konnte (cf. p. 248) tritt also jetzt noch die kontraktive Spannung der zu einer Deckschicht zusammengeflossenen zähflüssigen oder gallertigen Schalensubstanz hinzu; und diese neu hinzutretende Spannung erwirkt neue Resultate, da sie sich nicht wie die Oberflächenspannung der Sarkode auf die Einzelkammerchen beschränkt, sondern sich über das ganze Ensemble der Kammerchen des ganzen neu entstandenen Ringes hinüberzieht. Daß diese Spannung der Schalensubstanzschicht die Einzelkammerchen so dicht als möglich aneinander pressen wird, das braucht als selbstverständlich nicht näher ausgeführt zu werden; uns interessiert vor allem ihre Einwirkung auf die Doppelschalen.

Diese durch die noch nicht festgewordene Schalensubstanz vermittelte Spannung ist es offenbar, welche die „konkave“ Einkrümmung der Stauwand nach Seiten des kleineren Verschmelzlings bei bivalenten, inäqualen Doppelschalen besorgt (Photo 22, SS<sub>1</sub>; Photo 24, SS<sub>1</sub>). Die Natur dieser Spannung bewirkt es nämlich, daß sie um so stärker sein muß, je kleiner die in Entstehung begriffenen Kammerringe sind, über die sie sich hinzieht; denn die Oberflächenspannung ist

dem Krümmungsradius der Oberfläche umgekehrt proportional, oder auch eine geringere Menge von Gallerte ist schwerer dehnbar, drückt, also auf die untergelagerte Sarkode mehr, als eine größere Gallertmenge, was auf unsere Verhältnisse übertragen nichts anderes heißt, als: je kleiner der Kammerringteil des kleineren Verschmelzlings, der sich über die Stauwand hinzieht, desto größer die kontraktive Wirkung der ihn überziehenden Schalensubstanz. Ein kleiner Kammerring sucht sich also während seiner Bildung stärker zu kontrahieren, als ein großer; und ein kleinerer Verschmelzling wird deshalb die



Textfig. O.

Schema, welches die konkave Einkrümmung der Stauwand (*S*) nach dem kleineren Verschmelzling (*A*) hin demonstrieren soll. Der über dem kleineren Verschmelzling sich hinziehende Ring von Schalensubstanz (*SA*) sucht sich vermöge seiner größeren Spannung stärker zu kontrahieren als der größere Ring *SB*, der sich über den Randkammerring des größeren Verschmelzlings hinzieht. Konstruiert man an den Ansatzstellen der Stauwand diesen Zugverhältnissen entsprechend das Kräfteparallelogramm, so ergibt sich die Resultierende *R*, d. h. die Ansatzstelle der Stauwand sucht sich nach *A* hin vorzustrecken, woraus dann die erwähnte Konkavität folgt, weil dieselben Verhältnisse auch für die gegenüberliegende Ansatzstelle der Stauwand gelten.

auf der Stauwand befindlichen Kammerringteile stärker zu einem gemeinsamen Kreisring mit seinen übrigen peripheren Kämmerchen zusammenzuziehen streben, als der größere Verschmelzling, woraus dann notwendig die konkave Einkrümmung der Stauwand, (zum Kreisanschluß an die Peripherie des kleineren Verschmelzlings) nach Seiten der kleineren Schale folgt (Textfig. O). Bei äqualen Salzfaß-

bildungen wird der gleiche, durch die Schalensubstanz verursachte Zug von den peripheren Kämmerchen der beiden Verschmelzlinge aus, also von zwei entgegengesetzten Richtungen, mit gleicher Kraft auf die Stauwand wirken, so daß sich die Stauwand normalerweise<sup>1)</sup> nicht nach einem der Verschmelzlinge hin konkav einkrümmen kann. Die kontraktive Wirkung der Ringe muß sich dann aber notwendig darin äußern, daß sich — wie wir thatsächlich konstatiert haben — die peripheren Kammerringteile in der Richtung der Stauwand in die Höhe ziehen, so daß die Verschmelzlinge im weiteren Wachstum Schüsselform bezw. die Doppelschalen die Form eines zweifächerigen Salzfaßes annehmen (Textfig. P).



Textfig. P.

Schema, welches das Aufsteigen der Schalenränder bei einer linearen Salzfaßbildung erklären soll. Die Doppelschale ist seitlich gesehen gedacht. Auf die seitlichen Ansatzstellen der Stauwand wirken zwei Komponenten, nämlich erstens die kontraktive Spannung der sich um den Scheibenrand herumlegenden Schalensubstanz (SR), und zweitens diejenige des auf der Stauwand gelagerten Kammerringteiles (S). Ihre Resultierende ist R, welche in der Richtung nach der oberen Schalenrandkante verläuft und demnach den Kammerring nach oben zu verlagern strebt.

trahieren würde, so daß die Stauwand mehr nach dem größeren Verschmelzling als nach dem kleineren hingezogen werden müßte, was den Thatsachen direkt zuwiderläuft.

Im übrigen ist die kontraktive Wirkung der abgeschiedenen Schalensubstanz bei den einzelnen Doppelschalen in sehr verschiedenem Grade kenntlich, manchmal tritt sie kaum hervor.

<sup>1)</sup> Störungen in diesen Verhältnissen können natürlich jederzeit Abweichungen von der Regel veranlassen.

Es hängt das jedenfalls damit zusammen, daß die kontraktive Wirkung der Spannung der Oberfläche erst dann zu ausgiebigerer Wirkung kommen kann, wenn das Anströmen der Sarkode anhört und ein Gleichgewicht in den von beiden Verschmelzlingen ausgehenden Druckwirkungen eingetreten ist, so daß von seiten dieser Druckwirkungen keine „Unordnung der Schanmwände“ mehr verlangt wird und eine solche jetzt von der viel schwächer wirkenden Schalensubstanzspannung vorgenommen werden kann.<sup>1)</sup> Es wird dann das Endresultat der Oberflächenwirkung ganz davon abhängen, wie lang noch (unter sonst gleichen Bedingungen) nach dem Anströmen der Oberflächenspannung allein das Operationsfeld überlassen bleibt, bis die abgeschiedene Schalensubstanz fest wird. Dieses Festwerden scheint mir aber nicht immer nach genau derselben Zeit stattzufinden (vgl. auch p. 253 Fußnote).

Es soll nunmehr noch ein minder wichtiger Punkt erörtert werden.

Wie wir gesehen haben, entspricht die Dicke der von beiden Verschmelzlingen gemeinsam errichteten Stauwand nicht, wie man erwarten sollte, der Summe der Einzeldicken der beiden verschmolzenen Scheiben, sondern die Stauwanddicke ist wie die Tabellen im Anhang 1 zeigen, meist sehr ungleich und durchweg geringer als diese Summe; auch setzt sich die Stauwand keineswegs immer bis zu den Randringen der erwachsenen Scheibe hin fort, wir haben bei unseren Schalen freie Randringe verzeichnet, der Ansatz von neuen Randringen hat also bei den betreffenden Doppelschalen auf der Stauwand früher Halt gemacht als auf den übrigen Schalentteilen. Beides wird seinen Grund darin haben, daß die in der Stauwand befindliche Sarkode schlechter ernährt wird und deshalb die Kammerbildung dürftiger betreibt und mit der Kammerbildung leichter aussetzt, als die den übrigen Schalentteilen angehörige Sarkode, die wohl die auf die Tangfläche niedergesunkenen Detritusteilchen oder dort weidendes Kleingetier oder dort befindlichen Diatomeenrasen von der Tangfläche ungehindert weglesen kann, während die Sarkode der Stauwand hierbei stets im Nachteil sein wird, weil sie immer erst auf größeren Umwegen den Weideplatz der Tangfläche erreichen kann, und deshalb den Randpseudopodien gegenüber immer etwas „post festum“ nachzukommen gezwungen ist.

Ich habe bei einander nahe sitzenden mit Weichkörper wohl erhaltenen Tieren gesehen, daß sie beide auf ihren zugekehrten Seiten

<sup>1)</sup> Denke ich mir eine dauernd plastische Substanz, z. B. Plastolin, von einer gespannten dünnen elastischen Gummihaut umhüllt, welche die Rolle der Oberflächenspannung versehen soll, so wird mich diese dünne schwach gespannte Gummihaut nicht daran hindern können, dem Plastolin durch Kneten beliebige Formen mitzuteilen; sobald ich aber mit dem Kneten anhöre, wird die gespannte Membran ihr Recht fordern und kann, wenn ihre Kraft dazu ausreicht, die von mir geknetete Form durch Abrundung in diejenige einer geringeren Oberflächenentfaltung überführen.

auffallend weniger Kammern angesetzt hatten, als auf ihrer übrigen Peripherie, was in demselben Sinne spricht. Die Tiere mußten sich in dem Zwischenfeld in die dort befindliche Nahrung teilen, in ihrer sonstigen Umgebung gehörte jedem das ganze Feld.

Bei der ersten Entstehung der Stauwand mag eine Dickenreduktion (= Reduktion auf weniger als die Summe der Schalendicken der beiden Verschmelzlinge) der Stauwand auch dadurch gefördert werden, daß unter der „Anstrittserschwerung“, d. h. unter dem Druke des beiderseitigen Gegeneinanderstems, welchen die kammerbildende Sarkode in der Stanenge erfährt,<sup>1)</sup> hier, wo sich die Stauwand aufzurichten beginnt, weniger Sarkode als an den freien peripheren Rändern vorquellen kann; doch würde eine solche Erklärung den vorgenannten Fall einer Aussetzung der Kämmerchenbildung auf Seite der gemeinsamen Weidefläche und die eventuell spätere Bildung freier, von der Stauwand nicht berührter Randringe nicht begrifflich machen, so daß ich ihr nur einen nebensächlichen Wert beilegen kann.

### 13. Kapitel. Wann und warum entwickeln sich univalente Doppelschalen?

#### 1. Ganz jugendliche Verschmelzlinge mit weniger als vier präjugalen Kammerlagen.

Ganz jugendliche Verschmelzlinge, die zusammen nicht mehr als vier präjugale Kammerringe besitzen, so daß jeder nur zwei besitzen darf, erzeugen univalente Doppelschalen, sofern sich ihre Erstlingsachsen nicht kreuzen.

Die Bedingungen, — nicht mehr als zwei Kammerringe und Nichtkreuzung der Erstlingsachsen — machen darauf aufmerksam, daß die beiden ersten Kammerringe und die Lagerichtung der Erstlingskammer irgend eine mechanische Besonderheit verursachen müssen, welche zur Univalenz führen.

Wir müssen hier auf eine früher noch nicht erwähnte Besonderheit in Bezug auf die Randporen der Erstlingskammern der *Orbitolites duplex* aufmerksam machen. Da die Erstlingskammern sich noch nicht wie die späteren Kammerringe zu geschlossenen Kreisen um die Embryonalkammer herumlegen, so sind bei ihnen auch nicht, wie bei den späteren Ringen, die Randporen regelmäßig auf

<sup>1)</sup> Da innerhalb der Stanenge die austretende Sarkode von derjenigen des anderen Verschmelzlings Widerstand erfährt, an den peripheren Schalenrändern aber nicht, so wird unter dem gleichen Vorquellungsdruck, der sich im gesamten Weichkörper verteilt, an den Stellen des Widerstandes weniger Sarkode anstreten als anderwärts. Ist der Widerstand stärker als die Reibung, welche die Sarkode im Innern der Schale an den Schalenwänden erfährt, dann kann an den Stellen des Widerstandes überhaupt keine Sarkode anstreten, wie das später von den schroffen Schalenkreuzungen gezeigt werden wird.

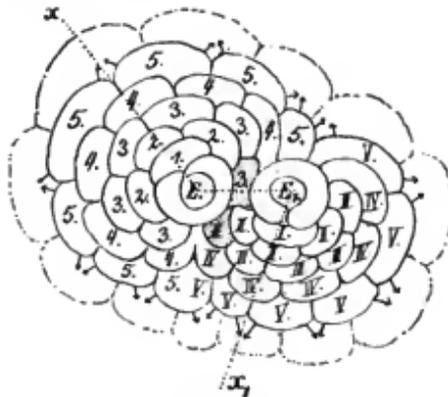
den ganzen peripheren Scheibenrand verteilt, sondern sie wenden sich nach derjenigen Seite, nach welcher sich die Erstlingskammern entfaltet haben, also in Fig. 1 und 6 nach dem oberen Tafelrande hin. Die der Mündung der Embryonalkammer abgewendete Schalen-seite (in Photo 1 und 6 nach dem unteren Tafelrande hin) ist bei der Anlage der frühesten Erstlingskammern gänzlich porenlos und kann deshalb keine Kämmerchen erzeugen, sie erhält Mündungsporen erst dann, wenn die an Umfang zunehmenden Kreisbogenteile der Erstlingskammern sich von zwei Seiten herkommend zu wirklichen Kammerringen geschlossen haben, und mit der ersten Erzeugung der Ringe auch für den ganzen Umkreis des Ringes Randporen mitbringen. Die beiden ersten Ringe, welche auf die Erstlingskammern folgen, schließen sich von zwei Seiten her um den Embryonalteil der Schalen zusammen, etwa wie ein geöffneter Armring sich beim Zumachen über dem Arm von zwei Seiten her zusammenschließt. Dieser seitliche Ringverschluß zeichnet die beiden ersten Ringe ihrer Genese nach von den späteren Ringen aus, denn die späteren Ringe treten, nachdem der Schalenrand allerwärts Poren erhalten hat, in ihren einzelnen Gliedern, den Kämmerchen, auf der ganzen Randstrecke der Scheibe mit einemmal von vornherein zu einem Ring gruppiert auf, der nicht erst seitlich geschlossen zu werden braucht, wie man aus Photo 2 ersehen kann, wo der äußere blaß erscheinende, noch nicht zu voller Festigkeit und Undurchsichtigkeit erstarrte Randring den früheren Schalenteil allwärts in gleichmäßiger Ansbildung umzieht.

Diese Verhältnisse — die einseitige Lagerung der Randporen der Erstlingskammern und der seitliche Ringverschluß der frühesten Kammerringe — erklären im Verein mit der genannten Lagerung der Erstlingsachsen die Entstehung univalenter Doppelschalen für die ganz jugendlichen Verschmelzungen in nachfolgender Weise.

a) Handelt es sich um „Erstlingsschalen“, die noch ganz ohne Kammerringe sind (cf. p. 197), so führt der partielle Porenmangel zur Univalenz und zwar in folgender Weise. Infolge des Nichtschneidens der Erstlingsachsen können sich die Erstlingskammern nach den verschiedenen Seiten hin ungestört entwickeln, ohne mit einander in Konflikt zu geraten. (Man vergegenwärtige sich diese Verhältnisse an Photo 7, wo die Kammerungsverhältnisse besonders deutlich hervortreten, und an Textfig. p. 205.) Der Rand des Ensembles der Erstlingskammern jedes Verschmelzlings wird zwar früher oder später an den anderen Verschmelzling anstoßen müssen (die Kammer 3 und III in Textfig. Q.) — sonst fände

überhaupt keine Erstlingsverschmelzung statt — aber die getroffene Seite der Genossin ist dann die porenlose, der sich die randständigen Kammern anlegen können, ohne daß sich die nach einer anderen Richtung hin vorrückende Sarkode der Genossin dagegen anstemmen könnte. Im Gegenteil die berührte Wand wird anziehend auf die Sarkode einwirken und die Kämmerchen an sich heranziehen. Die berührte konvexe Außenfläche der Genossin wirkt auf die Berührerin wie eine Konkavfläche in der die Sarkode nicht bloß keinen Widerstand findet, sondern in die sie sich nach Satz 1 auf p. 251 vor allen Dingen hineinziehen muß. Ist das aber erst

geschehen, so ist der zwischen den beiden Erstlingen früher vorhandene Engpaß durch das seitliche Einrücken der Randkämmerchen, ohne daß es zu einem Konflikt zwischen den beiden Sarkodeleibern gekommen wäre, für immer geschlossen. Die Verschlußkammern des Engpasses öffnen nun wie immer ihre Randporen radiär nach außen. Wenn alsdann die späteren Ringe gebildet werden, so ist wie immer nur die berührte Flußfläche der Doppelschale maßgebend, der Druck der bei der Kämmerchenbildung aus den Randporen hervorgehenden Sarkode hat radiäre Richtung, wie die kleinen Pfeile in Textfig. Q zeigen sollen. Zu einander entgegenwirkenden Drucken zwischen



Textfig. Q.

Eine univalente Doppelschale in ihrer Kammernfolge dargestellt. Die Kämmerchen der gleichen Lage sind mit gleichen Zahlen bezeichnet, die zugleich die Ordnungszahl der Kammerlage bedeuten. Die arabischen Zahlen beziehen sich auf die Kämmerchen des Verschmelzlings ( $E$ ), die römischen auf diejenigen des Verschmelzlings ( $E_1$ ). Die Kämmerchen 3 u. III verlegen für die späteren die zwischen  $E$  u.  $E_1$  befindliche Stauenge, die Pfeile der Schlußkammern zeigen, daß die Sarkode aus ihnen normal ausfließen kann, ohne daß es zu besonderen Stauwirkungen kommen kann.  $E$  x u.  $E_1$   $x_1$  die beiden Erstlingsachsen, die sich nicht schneiden.  $E E_1$   $x_1$  = Winkel der Erstlingsachse von  $E_1$  ( $= 70^\circ$ );  $E_1 E$   $x$  = Winkel der Erstlingsachse von  $E$  ( $= 230^\circ$ ).

Vergr.  $\frac{2}{1}$ ; (schematisiert.)

den beiden Sarkoden kommt es demnach hier überhaupt nicht. Ohne

Gegeneinanderwirkung kann aber natürlich eine Stauwandbildung nicht eintreten, d. h. die Doppelschale muß notwendig (stauwandlos) univalent werden, indem sie späterhin ihre Kammerringe einheitlich über die Flußflächen der verschmolzenen Erstlingssteile hinzieht.

Eine Frage wäre hier noch zu stellen:

Dadurch, daß die postjugalen Kammerringe um die Erstlingschalenteile der Verschmelzlinge als einheitliche Kreise herumgelegt werden, kann jeder der Verschmelzlinge nur einen Halbring zur Ausbildung bringen, denn zwei aneinander geschlossene Halbringe ergeben die bei der Univalenz konstatierten Ganzringe (cf. p. 200). Wo bleibt, so fragen wir, diejenige Sarkode, die für die zu Gunsten des Genossen aufgegebenen Kammerringteile der Verschmelzlinge bestimmt war, da diese doch nicht a priori auf die spätere Verschmelzung eingerichtet gewesen sein können?

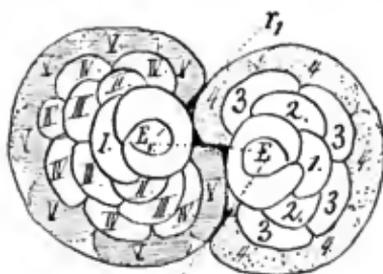
Die Sarkode tritt wie immer aus den Randporen aus; da aber jetzt nur ein Halbring mit Randporen besetzt, und deshalb auch nur die halbe Zahl von Poren vorhanden ist, so wird unter den neuen Verhältnissen doppelt so viel Sarkode aus jeder Randpore austreten müssen, als bei einer entsprechend <sup>1)</sup> jungen Einzelschale. Hieraus folgt, daß die von den Verschmelzlingen beiderseits aufgebauten Halbringe dem Volumen nach annähernd das Doppelte von Sarkode enthalten müssen, als der entsprechend große halbe Ring einer normalen Einzelschale; mit anderen Worten, daß der erste postjugale Ring dem doppelten Volumen „entsprechend“ breiter sein muß, als ein gleich alter Ring einer Einzelschale.

Bezeichnen wir mit  $r$  den Radius der präjugalen Schalenscheibe des einen Verschmelzlings, mit  $r_2$  den Radius desselben Verschmelzlings nach Zusatz seines ersten postjugalen Halbringes und schließlich mit  $r_1$  den Radius, den der Verschmelzling aufweisen müßte, wenn er das Sarkodevolumen des postjugalen Halbringes in voller Ungestörtheit als Vollring hätte anlegen können, so ergibt sich, daß der Radius des postjugalen Halbringes  $r_2 = \sqrt{2 r_1^2 - r^2}$  sein muß, anstatt  $r_1$ , wie er in der Einzelschale (ohne Kollision mit einer anderen Schale) hätte sein müssen.<sup>2)</sup>

<sup>1)</sup> Dabei ist allerdings vorausgesetzt, daß sich der Aufquellungskoeffizient der Sarkode während der Verschmelzung der Schalen nicht ändert. Eine derartige Änderung aber anzunehmen liegt keinerlei Grund vor.

<sup>2)</sup> Faßt man nämlich den Kammerring als einen Hohlzylinder auf, dessen Höhe  $h$  gleich der Schalenhöhe ist, so ergibt sich der Inhalt des Kammerringes in einer normalen Einzelschale  $= (r_1^2 - r^2) \pi h$ ; der Inhalt des postjugalen Halbringes wäre fernerhin  $= \frac{(r_2^2 - r^2) \pi h}{2}$ . Da diese Inhalte dem gleichen Sarkode-

b) Haben die Verschmelzlinge zur Zeit der Kollision bereits ihr Erstlingsalter (cf. p. 198) hinter sich und beginnen sie mit der Anlegung der „ersten“ Ringe, so führt offenbar der erwähnte Ringschluß von den Seiten her (nach Armspangenart), welcher die ersten Ringe vor den späteren auszeichnet zur univalenten Ausbildung der Doppelschalen. Die Schließenden der Ringe treten in



r

Textfig. R.

Eine univalente Doppelschale, deren Verschmelzung während der Zeit der ersten Kammerringbildung (V u. 4) erfolgt ist. Die Kollisionsstellen sind schwarz ausgezeichnet und haben radiäre Richtung ( $r$  u.  $r_1$ ) zu den Embryonalkammern, so daß die kollidierenden Kämmerchen mit ihren Radiärwänden auf einander treffen; nach auf der Verbindungsachse  $E E_1$  liegt eine Kollisionsstrecke, sie ist demnach zu beiden Verschmelzflügen radiär gerichtet. Die Erstlingsachsen und ihre Winkel sind nicht eingetragen; die letzteren würden zusammen ca.  $360^\circ$  betragen.

(Schematisiert.)

drücken, und die Stauwand muß sich, wenn sie überhaupt entsteht, in der Verbindungsachse selbst oder annähernd parallel zur Ver-

den Engpaß ein, stoßen aber früher oder später auf die Erstlingskammern oder ersten Ring - Schlußkammern des anderen Verschmelzlings auf (Textfig. R V und 4) und es kommt jetzt allerdings zu einer Stauwirkung zwischen den entsprechenden Sarkodeteilen der beiden Verschmelzlinge. Die Stauwirkung verläuft aber zunächst in wesentlich anderer Richtung als bei derjenigen, welche zur Ausbildung einer charakteristischen Stauwand führt; während bei der Kollision älterer Schalen nämlich die Gegeneinanderstauung mit den peripheren Rändern der Kämmerchen stattfindet, sind es jetzt die in der Textfig. R schwarz ausgezogenen radiären Wände der Kämmerchen ( $r$ ;  $r_1$  und  $EE_1$ ), die gegeneinander

quantum entsprechen sollen, müssen sie einander gleich sein. Man erhält also

$$\begin{aligned} (r_1^2 - r^2) \pi h &= \frac{(r_2^2 - r^2) \pi h}{2} \\ 2 r_1^2 - 2 r^2 &= r_2^2 - r^2 \\ 2 r_1^2 - r^2 &= r_2^2 \\ r_2 &= \sqrt{2 r_1^2 - r^2} \end{aligned}$$

Auf die Unterteilung der Ringe in Kämmerchen braucht hierbei keine Rücksicht genommen zu werden.

bindungsachse oder zu einer der Embryonalkammern radiär aufrichten, nicht aber senkrecht zur Verbindungsachse, wie es für das Zustandekommen des bivalenten Doppeltypus Regel war. Höchst wahrscheinlich ist es, daß bei einer bestimmten Größe derartiger radiär verlaufender Gegeneinanderstauungen diejenigen laciniaten Auswüchse univalenter Doppelschalen entstehen, welche sich wie diejenigen in Photo 1 und bei den Exemplaren Nr. 5, 8 und 9 unserer Tabelle (siehe Anhang Ib) innerhalb der Verbindungsachse emporrichten, und deshalb nicht als echte Stauwände in unserem Sinne bezeichnet werden können, da sie als solche senkrecht zur Verbindungsachse stehen müßten.

Da auch bei gewöhnlichen Einzelschalen sehr häufig radiär gerichtete lacinierte Wände direkt von der Embryonalkammer aus über die Schalenscheibe hinziehen (Photo 17 und 18), so müßte alsdann für diese angenommen werden (da bei ihnen ein Gegeneinander-vorrücken von Ringenden zweier verschiedener Individuen fehlt), daß hier die zusammenschließenden Ringenden der ersten eigenen Ringe in ungewöhnlich starker Weise gegen einander gepreßt werden, sei es daß die Sarkode vorher besonders stark gewachsen ist oder daß sie aus besondern unbekanntem Gründen besonders stark aufquillt. Auf jeden Fall läßt sich leicht begreifen, daß die ersten Ringe nicht genau auf ihren Zusammenschluß im voraus berechnet sind und daß auch zur bestimmten Zeit einmal zuviel Sarkode für den Zusammenschluß vorhanden sein kann, ebenso wie gegensätzlich während der ganzen Periode der Erstlingskammern-Erzeugung zu wenig Sarkode für diesen Zusammenschluß vorhanden ist (und zwar während einer wechselnden Entwicklungsdauer, also auch hier unter schwankenden Verhältnissen, denn die Zahl der Lagen der Erstlingskammern wechselt zwischen 2 und 6).

In der Regel werden aber bei unseren, die ersten Ringe produzierenden, Verschmelzlingen keine derartigen lacinierten Auswüchse erzeugt, offenbar weil die von den zusammentreffenden beiderseitigen Sarkoden ausgeübte Druckwirkung für gewöhnlich eine andere Richtung annimmt. Die seitlichen radiären Wandflächen der Einzelkammerchen sind nämlich normalerweise kleiner als die peripheren Abschlußwände derselben; da nun beide Wändesorten aus der gleichen Schalensubstanz bestehen und auch im ganzen von gleicher Dicke sind, wie aus der Mehrzahl unserer Photographien hervorgeht, so müssen die größeren peripheren Wände weniger widerstandsfähig sein als die kürzeren kleineren Radiärwände. Der Staudruck muß sich in der (schaumig) flüssigen Sarkode der in Kollision geratenen

Kämmerchen nach allen Seiten hin fortpflanzen und er wird somit eine Vorbauschung der größeren peripheren Wände, nicht aber für gewöhnlich ein laciniates Hochgehen der radiären Kammerwandteile hervorrufen, denn die größere periphere Wand läßt sich wie jede andere größere Platte leichter ausbiegen als eine kleinere von demselben Material und der gleichen Dicke. Die Ausbauschung bedeutet natürlich eine Vergrößerung der Kammerbreite und wir erhalten somit auch hier, wie vorher bei der Verschmelzung von Erstlingen ohne Ringe den Thatbestand, daß der durch die Kollision an seiner Vollendung behinderte Ring einen Ersatz für die ihm verwehrte Schlußstrecke des Ringes darin findet, daß er den zur Ausbildung gelangten Ringteil verbreitert; er ersetzt durch Breite, was ihm an Länge fehlt.

Bei einem gewissen Grade der „Verbreiterung der Kämmerchen“ (die gleichbedeutend mit der Längenzunahme der Radiärwände ist) werden die Radiärwände schließlich weniger widerstandsfähig als die peripheren Wände, nämlich dann, wenn sie durch besonders reichlichen Sarkodeausfluß länger als die peripheren Wände geworden sind. Es können alsdann die vorher genannten radiären laciniaten Schalenanswüchse auftreten, die aber auch dann die Doppelschalen ihres univalenten Charakters nicht entkleiden, weil eben derartige Auswüchse in gleicher Lagerung und offenbar von analogen, mechanischen Faktoren veranlaßt, auch bei gewöhnlichen Einzelschalen garnicht selten vorkommen.

## **2. Univalente Doppelschalen, die aus einer alten und einer Erstlingschale gebildet sind.**

Eine bereits alte Schale, die mit einer ganz jugendlichen (mit weniger als etwa drei Kammerringen ausgestatteten) zusammentrifft, drückt wegen stärkeren Vorquellens ihrer Sarkode so stark auf die jugendliche, daß die Sarkode des jugendlichen Verschmelzlings nur nach der distalen (dem Staudruck gegenüberliegenden) Seite hin vorquellen und dort ihre Kammern bauen kann; an dieser Stelle werden dann ihre Kammern von den in gleichen Perioden erheblich an Größe zunehmenden, postjugalen Kammerringen des älteren Verschmelzlings im Wachstum überholt, umflutet und eingeschmolzen, ohne daß es zur Ausbildung einer Stauwand kommen kann, weil nur in entgegengesetzter Richtung auf einander gestoßene Kammern sich naturgemäß aufstauen können, während hier die Kammern der kleineren in derselben peripheren Richtung fortgedrängt werden, in welcher auch die größere Schale wächst (Photo 13 und p. 206).

#### 14. Kapitel. Warum bringen Erstlingsschalen bivalente Doppelschalen zur Ausbildung, sobald ihre Erstlingsachsen sich schneiden?

Die früher festgestellte Thatsache, daß bei gegenseitiger Schneidung der Erstlingsachsen selbst bei sehr jungem Alter der Verschmelzlinge bivalente Doppelschalen entstehen, erklärt sich daraus daß unter solchen Umständen die Kammern bez. Kammerringe, die von den beiden Verschmelzlingen aus gegen einander vorrücken, sich mit ihren peripheren Wänden (nicht, wie dies im vorigen Abschnitt der Fall war, mit ihren radiären) gegen einander stemmen. Der Druck der Zusammenstauung wird sich zwar auch hier in der flüssigen (schaumigen) Sarkode nach allen Seiten hin verbreiten, die aufquellende Sarkode selbst kann aber in keiner anderen Richtung als nach der Mündungsseite hin (welche beim Schneiden der Erstlingsachsen zugleich die Richtung der Stauwirkung ist) entweichen, da sie den porenlosen Schalenrand hinter sich hat, der sie wie eine feste Tüte umgibt und der, wie wir wissen, die Erstlingsschalen auszeichnet.

Besonders klar liegen die Verhältnisse, wenn sich die beiden Embryonalkammern unter gegenseitiger Zuwendung ihrer Mündungen direkt berühren, so daß Mündung an Mündung liegt, ohne daß irgendwelche Kammern zwischengeschaltet wären, wie dies z. B. bei dem in Photo 14 abgebildeten Exemplar der Fall, aber nicht photographierbar war. Die Embryonalkammern haben nur eine Mündung, welche am Ende ihres schlauchförmigen Kammerteiles liegt; die Sarkode kann also nicht anderwärts entweichen, wenn sich ihrem Vorquellen aus dieser Mündung ein Hindernis entgegengesetzt, sondern sie muß sich an dem Hindernis in die Höhe bäumen, das gilt bei der Zukehrung ihrer Mündungen für beide Embryonalkammern und — die Stauwand entsteht.

#### 15. Kapitel. Gekreuzte Doppelschalen.

a) Bei senkrechter Schalenkreuzung (Photo 35) wird so zu sagen der Engpaß zwischen den beiden Verschmelzlingen derart durch die in der Horizontalen und Vertikalen vorwachsenden freien Ränder der Kreuzlinge allseitig abgeschlossen, daß hier (also an der Verlötungsstelle des Kreuzes) überhaupt keine kammerbildende Sarkode mehr vorquellen kann, sondern dafür die an die Verlötungsstelle des Kreuzes seitwärts anschließenden Kammeru reichlichere Sarkodemengen während ihrer Ausbildung aufnehmen müssen. Das dem Vorquellen der Sarkode entgegenstehende Hindernis ist innerhalb der Verlötung ein absolutes, so daß (Photo 35) die ursprünglich für die

Kreuzungsstelle bestimmte Sarkode nach den Nachbarkammern überquellen muß.

b) Bei Kreuzungen, die unter einem Kreuzungswinkel von weniger als  $90^\circ$  vor sich gehen, treten folgende Verhältnisse ein. Am Kreuzungspunkt selbst wird die postjugale Zulage neuer Kammern wie bei rechtwinkliger Kreuzung unterdrückt, seitlich davon kommt es in dem Gebiet, wo die beiderseitigen Schalenränder sich überhaupt noch treffen, zu zwei einseitigen Stauwandbildungen, von denen eine nach oben, die der anderen Seite dagegen nach unten gelegen ist, entsprechend den Berührungsflächen der beiden Verschmelzlinge; — Verhältnisse, deren Zustandekommen sich besonders leicht durch das kreuzweise Gegeneinanderdrücken zweier kreisförmiger Plastolinscheiben (Photo 42c und e) kopieren und mechanisch verständlich machen läßt.

#### 16. Kapitel. **Entwicklungsmechanische Schlussbetrachtungen.**

Für die „spontanen“ Verschmelzungen, die früher (p. 235 n. 238) für andere Foraminiferen namhaft gemacht wurden, liegen die Bedingungen zur Erreichung einer univalenten Ausbildung offenbar sehr einfach.

Da sie in jungendlichem Alter (vorwiegend oder ausschließlich als Embryonalkammern) zusammentreten, werden ihre Zelleiber wahrscheinlich schon vor der Schalenabscheidung miteinander verschmelzen (cf. die oben p. 226 citierte Erfahrung JENSEN'S) und die durch Verschmelzung einheitlich gewordene Sarkodemasse wird sich dann auch zur Zeit der Schalensubstanzabscheidung durchaus einheitlich benehmen, d. h. nach der Zusammenschmelzung einheitlich weiter bauen. Es ist in diesem Falle gerade so, als ob man das bei der Kammerbildung austretende Sarkodequantum einfach vermehrt hätte. Daß aber das Sarkodequantum nur dann, wenn verschiedenartig gekrümmte Flußflächen zur Verfügung stehen, „formverändernd“ auf die Kammergestalt mit einwirken können, haben wir p. 248 gesehen, und man wird auch erkennen, daß die gemeinhin kugeligen Embryonalkammern diesen Bedingungen für die Formveränderungen nicht entsprechen; infolge ihrer Kugelgestalt vermögen sie den auf ihnen vordringenden Sarkoderändern nur eine Art von Krümmung, diejenige ihres Kugelradius vorzusetzen.

Überdies kann es bei spontanen Verschmelzungen, bei denen die Verschmelzlinge ja nicht auf einer (als Widerlager für jede Stauwirkung benötigten) Unterlage festgeheftet sind zu keinerlei Stauwirkung kommen, so daß auch darum schon die Entstehung gegen-

einander gestauter (wenn schon partiell verschmolzener) Doppelkammern, wie sie die Bivalenz bei Zwangsverschmelzungen auszeichnen (cf. außer Orbitolites auch die Photo 41 abgebildete Discorbina) nicht zu erwarten sind.

Komplizierter liegen die zur Erreichung der „Univalenz“ notwendigen Bedingungen für die „Zwangsverschmelzungen“ der Orbitolites.

Wenn man die für die verschiedenen Kategorien der Orbitolites-Doppelschalen gegebenen Erklärungen miteinander vergleicht, so wird man finden, daß eine univalente Ausbildung derselben nicht schlichtweg, wie ich früher glaubte (01 p. 27), von der Jugend der Verschmelzlinge, sondern auch von der Lagerung ihrer Erstlingsachsen abhängig ist und daß sie weiterhin nur dadurch ermöglicht wird, daß sich die frühesten Kammerringe — anders als die späteren — armspangenartig von den Seiten her um den Erstlingsteil der Schale herum zum Verschuß zusammenlegen. Die Verschmelzung jugendlicher Orbitoliten zur Univalenz ist demnach an ganz bestimmte mechanische Bedingungen geknüpft.

Vergleicht man hiermit dasjenige, was seither von den Rieseniern der *Ascaris* und den Verschmelzungen der Echinidenblastulae bekannt geworden ist, die ja gleichfalls Zwangsverschmelzungen vorführen, so darf man wohl auch für sie annehmen, daß zu ihrer Bildung ganz bestimmte Bedingungen erfüllt sein müssen, denn in ein und demselben Wurm bzw. in der auf ein und dieselbe Weise behandelten Kultur der Echiniden-Blastulae ist es immer doch nur ein geringer Prozentsatz, welcher zur Univalenz verschmilzt; die Mehrzahl der Eier desselben Wurmes, die Mehrzahl der Echinidenblastulae, die ganz in gleicher Weise behandelt sind, wie die verschmolzenen, erreichen die Univalenz nicht; weil offenbar für sie die Bedingungen hierzu nicht erfüllt waren. Natürlich hätte ein weiterer Vergleich unserer Doppelschalen mit den genannten Doppelbildungen bei den Metazoen nur dann Sinn und Zweck, wenn man auch für die Metazoen die Verschmelzungsbedingungen ebenso genau kennen würde, wie jetzt diejenigen der Orbitolitesverschmelzungen. Das ist leider nicht der Fall; auf hypothetische Vergleichungen müssen wir aber verzichten.

Kann somit zwar nicht gesagt werden, in wie weit die vorliegende Untersuchung auch für die Entwicklungsmechanik der Metazoen in dieser oder jener Richtung nutzbar gemacht werden kann, so betrachte ich es doch ferner als ein beachtenswertes Ergebnis, daß das Studium der Doppelschalen eine große Unab-

hängigkeit der späteren Ausbildung der Schale von den ursprünglichen Ausgangszuständen derselben ergeben hat. Für alles, was später Neues an der Schale angebant wird, ist nur das direkt Vorhergehende, das direkt von dem Neu-hinzukommenden Berührte maßgebend, nicht aber das, was ursprünglich im Plane der Einzelschalen vor der Verschmelzung lag — nicht also die prospektive Bedeutung der Einzelschale, um in DRIESCH'S Nomenklatur zu reden. Nur weil die zuerst in Kollision geratenen, äußersten Kammerringe älterer Verschmelzlinge sich aus dem zwischen den Schalen befindlichen Engpaß heraushoben, da sie sich gegenseitig bei ihrer Vorquellung aus den Randporen bedrängten und in dem Engpaß nicht nebeneinander Platz finden konnten, hat sich bei bivalenten Schalen die Stauwand gebildet. Die gegeneinander vorquellenden Sarkodemassen haben sich infolge ihrer „plastischen“ Eigenschaften (cf. p. 239) aus der Stauenge heraus hochgestülpt, indem die eine Sarkode auf die andere als Hindernis wirkte. Auch von jedem anderen Hindernis würde das Gleiche gelten, wie z. B. das Exemplar Photo 37 bei LL<sub>1</sub>, derartige in der Photographie schwarz erscheinende Emporwallungen des peripheren Schalenrandes zeigt, welche durch besondere Protuberanzen der Alge, von welcher ich das Tier losmachte, veranlaßt worden waren. Die Stauwandbildung ist nicht erfolgt, wie ich früher selber irrigerweise geglaubt habe (01, p. 27), weil jeder Verschmelzling bis zuletzt seine Individualität aufrecht zu erhalten sucht, sondern weil in einem vorübergehenden Zeitpunkt bei der Bildung der Kollisionskammern sich die Kammern der Verschmelzlinge gegenseitig als Hindernisse begegneten, und weil die späteren Kammerringe die von den Kollisionskammern für die Stauwand angegebene Richtung (diejenige der Stauwand) beibehalten mußten; denn für die Lage der neu gebildeten Kammern ist stets nur die von der Sarkode berührte Flußfläche maßgebend; und die kammerbildende Sarkode, die aus den Kollisionskammern hervorquillt, mußte naturgemäß auch auf den Wandungen der Kollisionskammern ihre neuen Kammerwände aufsetzen. So begreift es sich leicht, daß die Stauwandbildung und hiermit die bivalente Ausbildung der Doppelschalen unterbleibt, sobald die Erstlingskammern und die ersten, armspangenartig sich schließenden Kammerringe sich beiderseits nicht als Hindernisse entgentreten, sondern sich gegenseitig in den vorhandenen Raum ohne weitere Druckwirkung einlagern können, wie dies nach unseren Untersuchungen dann der Fall ist, wenn sich die beiderseitigen Erstlingsachsen nicht schneiden; in diesem Falle stanen sich keine Kammern auf; fehlt aber die Aufstauung

zur Begegnungszeit, so wird sie auch später niemals nachgeholt. Die Verschmelzlinge tragen — wenn ich mich so ausdrücken darf — keinen bestimmten Plan in sich, den sie unter allen Umständen nach Möglichkeit durchzuführen suchen, sie sind nicht „teleologisch (mit Endabsichten) geladen“ (sit venia verbo), sondern sie assimilieren und wachsen und setzen während ihres Wachstums neue Kammern an, die nicht nach Maßgabe eines inhärenten Planes, sondern einzig und allein nach Maßgabe der auf p. 247 u. 248 namhaft gemachten mechanischen, dem zähflüssig-wabigen Zustand der Sarkode entsprechenden Faktoren ihre Anordnung erhalten. Daß diese Faktoren unter normalen Umständen, d. h. bei gewöhnlichen Einzelindividuen, immer das Gleiche oder doch im Rahmen der individuellen Variation Ähnliches hervorbringen, ist selbstverständlich, weil gleiche Faktoren unter gleichen oder ähnlichen Bedingungen selbstredend auch Gleiches und Ähnliches liefern werden. Falsch aber wäre es, zu glauben, daß das normalerweise von den Einzelschalen gelieferte einem der lebenden Materie in irgend welcher Weise inhärenten Plane entspräche oder daß ein bestimmtes Gerichtetsein der Einzelteilchen der Sarkode vorläge. Wäre letzteres der Fall, dann müßten alle Doppelschalen bivalent sein, weil jede Partnerin der Doppelschalen für sich ihren Plan durchzuführen bestrebt sein müßte, dann müßten die zerbrochenen Schalen sich wieder nach demselben Plan regenerieren, während sie sich tatsächlich an das Frühere gar nicht kehren, und könnten die Spaltungsmonstra nicht so planvergessen ihre zufällig erhaltenen Spaltungen selbständig weiterbauen, sondern sie müßten die Spaltung zu redressieren streben.

Die gewonnene Einsicht, daß das jugendliche Individuum in seinem Werdegang nicht teleologisch nach seinem späteren Ziele hinarbeitet, überhebt uns auch der an unserem Material nicht zu entscheidenden Frage, ob die zu univalenten Doppelschalen zusammen tretenden jugendlichen Schalen etwa aus einem oder ob sie aus verschiedenen Muttertieren herstammen, denn unter allen Umständen reagiert das Zusammentretende rein physikalisch. Daß die Verschmelzung erfolgt, ist für jede Doppelschale Vorbedingung, und es ist für den weiteren Schalenausbau nicht von Belang, ob die Verschmelzung sofort (wie wahrscheinlich bei den Abkömmlingen einer Mutter) oder erst nach gegenseitiger Aneinandergewöhnung eintritt, wie wir für die aus verschiedenen Muttertieren stammenden Verschmelzlinge annehmen mußten (cf. p. 227). Von Wichtigkeit ist nur, daß die beiden Verschmelzlinge ihren nach bestimmten physikalischen Gesetzen reagierenden Zelleib mitbringen. Die Entstehung

der verschiedenen Doppelschalen ist mit anderen Worten ein rein mechanisches Problem, bei dem es auf die intimste Innenstruktur der Sarkode, die bei verschiedenen Individuen, wie ich mit JESSEN überzeugt bin, niemals ganz die gleiche sein wird, im großen und ganzen gar nicht ankommt; denn auch an sich verschiedene Substanzen können mechanisch in gleicher Weise reagieren, wie ich mehrfach in meinen früheren Arbeiten aus einander gesetzt habe, sofern nur ihre Aggregatzustände die nämlichen sind. Wir haben in dem Verhalten der Doppelschalen die Wirkung zähflüssig-wabig gebauter Massen erkannt, die den von ihnen abgeschiedenen Schalenkalk, sobald sie in den Zustand der Kammerbildung eintreten, stets mit demselben für die Species konstanten Randwinkel berühren.

Die Kerne greifen in keiner Weise direkt unmittelbar mit irgend einer mechanischen Kräfteart in die Gestaltungsformen der Schale ein, sondern diese werden unmittelbar nur in der entwickelten Art und Weise von dem Protoplasmaleib der Foraminifere bestimmt; und ich bin der Überzeugung, daß diese Erfahrung nicht nur für die Foraminiferen gilt, sondern daß die Gestaltungsform des Zelleibes ganz allgemein, auch bei den Metazoen und deren Entwicklung, von dem Zelleib selbst bzw. den Spannungsverhältnissen, die in seinen Substanzkategorien nicht in den Kernsubstanzen herrschen, bestimmt wird, wie ich früher schon für die *Nematoden* blastomeren erwiesen zu haben glaube (RHUMBLER 01). Die Kerne sollen hiermit in ihrer Bedeutung nicht degradiert werden. Daß sie Wesen und Eigenart ihren Zelleibern aufzuprägen vermögen, beweist BOVERI's bekannter Versuch mit bastardierten Eibruchstücken der Seeigel, und daß sie hochwichtige unentbehrliche Bestandteile der Zelle darstellen, geht aus allem hervor, was wir über die mit ihrer Entfernung verbundenen Anfallerscheinungen (VERWORN) und über ihre Ubiquität wissen. Nach meiner Überzeugung greift der Kern in kurzweg alle Lebenserscheinungen irgendwie notwendig ein, aber nicht mechanisch als Kraftcentrum, sondern als Lieferant von unentbehrlichen hochwichtigen Stoffen, ohne die kein wesentlicher Bestandteil der Zelle auf die Dauer existieren und mechanisch arbeiten kann.<sup>1)</sup> Diese Auffassung des Kernes mag wie eine wenigbesagende Umschreibung klingen, denn wenn der Kern zu allem notwendig ist, dann muß er auch in alles mit eingreifen, so könnte man denken, und es erscheint zunächst belanglos, ob man dieses Eingreifen als unmittelbar oder mehr oder weniger mittelbar ansieht. Das ist aber keineswegs der Fall,

<sup>1)</sup> Einige weitere Ausführungen hierüber finden sich im Anhang Nr. III.

es handelt sich im Gegenteil um eine prinzipiell wichtige Auffassung.

Denn ist der Kern bloß Stofflieferant und werden die Gestaltungsformen der Zellen und hiermit auch die Gestaltungsformen der Zellaggregate, z. B. der Blastulae, der Gastrulae etc. etc., nur von den Spannungen innerhalb der Zelleiber (inkl. der offenbar sehr wichtigen Zelloberfläche) und den Aggregaten als solchen, nicht aber von den Kernen bestimmt, dann ist es mit einemmal begreiflich, warum die verschmolzenen Rieseneier der *Ascaris* univalente Embryonen liefern. Die Kerne sind dann zwar doppelt, aber da sie gar nicht nachweislich in den Entwicklungsgang eingreifen, entsteht nichts Doppeltes, sondern es ist einfach jetzt die doppelte Kernstoffmenge für eine doppelt so große Eizelle vorhanden. Der Protoplasmaleib des Doppelleies ist mechanisch, aber zunächst nichts weiter als ein wabig gebauter, aus einer zähflüssigen und einer minder zähflüssigen Masse komponierter Schaum, dessen Spannungsverhältnisse es mit sich bringen (vgl. meine früheren Arbeiten über Zellteilung), daß er von den imbibitionsfähigen Centrosomen<sup>1)</sup> in zwei Zellen geteilt werden kann, und dasselbe gilt dann für jede der beiden durch die Teilung entstandenen Zellen von neuem, auch sie werden mechanisch wieder geteilt u. s. f. So entsteht ein Zellaggregat, dessen Zusammenordnung neue Spannungen mit sich bringt, die dann im Verein mit den Spannungen im Inneren der Zelle zur Gastrulation und späterhin zu den weiteren Gestaltungsvorgängen des Embryos führen. Isolierte Blastomeren stellen in dieser Auffassung das Gleiche, nur entsprechend kleinere mechanische Systeme dar wie eine gewöhnliche Eizelle oder ein Doppellei, so daß es gar nicht zu verwundern ist, daß das Gleiche, nämlich erstlich 2, dann 4 u. s. f. Zellen und schließlich einen einheitlichen Embryo zu liefern vermögen.<sup>2)</sup> So verliert die Entwicklungsmöglichkeit verschmolzener

<sup>1)</sup> Unter Beihilfe der durch den Teilungsmechanismus zu bestimmter Zeit aus dem Stoffmagazin „Kern“ heraus an die richtige Stelle (Durchschnürungsäquator) fortgedrängten Kernsubstanzen.

<sup>2)</sup> Daß Vereinigungen von Eizellen und die Isolierung der Blastomeren nicht ins Uneingeschränkte fortgeführt werden darf, ohne die Entwicklungsfähigkeit zu beeinträchtigen oder ganz zu inhibieren, ist a priori voranzusehen, da die bei der Zellmechanik in Betracht kommenden Spannungen, soweit wir wissen, fast durchweg Oberflächenspannungen sind, die unter sonst gleichen Umständen und gleichbleibendem Material von dem Krümmungsradius der Oberflächen und folglich auch von der Größe der Zellen abhängig sind. Die Leistungsfähigkeit der Spannungen in der Oberfläche nimmt im großen und ganzen mit der Größe der Zellen ab; andererseits beansprucht die Durchteilung der Zellen einen um so größeren Kräfte-

Eier oder verschmolzener Embryonalgebilde und diejenige isolierter Blastomeren zu Einheitsbildungen an Merkwürdigkeit und gewinnt an Verständlichkeit, wenn man seine Blicke nicht auf das Endresultat hin richtet, sondern, wie wir es für *Orbitolites* gethan haben, zunächst fragt, was direkt während und nach der Verschmelzung eintritt, und welche neuen mechanischen Bedingungen durch die Verschmelzung bzw. durch die Isolierung für die Einzelzelle gesetzt werden.<sup>1)</sup>

Eine isolierte Blastomere ist eine Zelle, die sich in zwei Zellen teilt, ebenso wie das befruchtete Ei eine solche ist, und dasselbe gilt, wenn zwei Eizellen zu einer Zelle verschmolzen sind.

Dieser Hinweis auf die Bedeutung des der Verschmelzung oder einem anderen Vorgang oder künstlichen Eingriff sich zunächst anschließenden Geschehens erscheint mir neben dem Abweis einer teleologischen Entwicklungstendenz im *Orbitolites*körper als die Hauptfrucht meiner diesmaligen Untersuchungen und mechanischen Analysen.

Man sollte auch von dem befruchteten Ei nicht sagen, daß es das spätere Individuum hervorbringe, sondern sollte die Befähigung des Eies nicht weiter abstecken als die persönliche Existenz der Eizelle dauert, also bis zur ersten Teilung des Eies. Mit der ersten Teilung hat die persönliche Befähigung der Eizelle ihre Grenze erreicht, jedoch reiht sich alsdann die Befähigung der aus der Eizelle hervorgehenden Blastomeregeneration successive an, die das Überkommen nach ihren neuen Verhältnissen in neue Bahnen leitet und auf höhere kompliziertere Stufen hebt, entwickelt (vergleiche das Kapitel: Über den Mechanismus, welchen die steigende Komplikation der Embryonalzellen während der Ontogenie besorgt“ in RUMB. 99, p. 227). Es ist nicht richtig, daß das befruchtete Froschei eine Kaulquappe oder gar einen Frosch hervorbringt, es bringt die beiden ersten Frosch-Eiblastomeren hervor, sonst nichts, nur dadurch, daß die beiden ersten Froschblastomeren die Fähigkeit besitzen, sich weiter zu teilen, d. h. in neue Blasto-

aufwand, je kleiner dieselben sind. Es darf also die Eizelle, die sich normal teilen und weiter entwickeln soll, weder eine obere noch eine untere Grenzgröße überschreiten, die natürlich für verschiedene Eier eine verschiedene sein kann, je nach Plasmaart und begleitenden Nebenumständen.

<sup>1)</sup> Daß die Zahl derartiger neuer Bedingungen während der Normalentwicklung oder durch künstlichen Eingriff eine sehr große sein kann, ist selbstverständlich. Eine sehr schöne Reaktion der Blastomeren auf Außenbedingungen hat uns neuerdings MAASS bekannt gegeben (01).

merengenerationen überzugehen, mit wieder neuen Fähigkeiten entsteht nach langer Zeit, nach vielen, vielen mechanischen Geschehnissen und stofflichen Umwandlungen die Froschquappe und schließlich der Frosch. Von dem künftigen Frosch selbst ist in dem Ei allem Ermessen nach gar nichts enthalten, das Ei enthält, ich wiederhole, bloß die Potenz zur Hervorbildung der beiden ersten Blastomeren, die natürlich an sich als Froschblastomeren typisch sind, d. h. eine gewisse chemische und dadurch auch mechanische (cf. das im Anhang III über Oberflächenenergie Gesagte) Besonderheit besitzen, die nur den Blastomeren der betreffenden Froschart zukommen, und die natürlich schon durch die Komposition des Eies selbst gegeben sind, und sich durch die ganzen Generationenkette der Embryonalzellen, wenn auch unter steter Umwandlung, fortsetzen.

Es wäre meiner Überzeugung nach aber durchaus falsch, wenn man, wie vielfach geschehen ist, in betreff dieses Typischeins behaupten wollte, daß beispielweise ein Hühnerei in seiner intimen Struktur schon ebenso sehr von einem Eidechsenerei verschieden sei, wie das fertig gebildete Huhn von der fertig gebildeten Eidechse.<sup>1)</sup>

Es ist keine Frage, daß der Zellteilungsmechanismus, wie ich ihn in verschiedenen Arbeiten zu beleuchten versucht habe, dem Entwicklungsgang ein Mittel in die Hand giebt, auch die allergeringsten im Ei vorhandenen chemischen Unterschiede im Laufe der Zellteilungen, welche nach meinem früheren Erklärungsversuch den Zellen ihr Gepräge aufdrücken, zu immer größer werdenden mechanischen Verschiedenheiten und Besonderheiten auszubilden. Was später als Endeffekt in den ausgebildeten Tieren als außerordentlich verschieden erscheint, kann in den beiderseitigen Eiern in einer minimalen Verschiedenheit (ja von theoretischer Seite aus durch die besondere Komposition weniger Moleküle) bewirkt worden sein; dabei ist es vom mechanischen Standpunkt aus durchaus nicht notwendig, daß jede körperliche Verschiedenheit zwischen zwei ausgebildeten Teilen, also jede Besonderheit des Einzeltieres auch bereits im Ei ihre besondere Vertretung habe. Es liegt vielmehr auf der Hand, daß bei der Wechselwirkung der Organe eine geringe Besonderheit in einem Organe uneingeschränkt viele Besonderheiten in anderen nach sich ziehen kann.

<sup>1)</sup> Hiermit stimmen die Resultate MATTHEW's gut überein, welcher das Chromatin der Spermatozoen der höheren Tiere nicht chemisch komplizierter fand, als dasjenige der niederen, und vor allem auch nicht komplizierter als dasjenige der späteren Zellgenerationen des ausgebildeten Tieres, wie es jede evolutionistische Entwicklungstheorie zur Voraussetzung nehmen mußte.

Wenn WEISMANN u. a. für jede spätere Besonderheit des fertig entwickelten Tieres bereits Vertretungen im Ei angenommen hat,<sup>1)</sup> und hierdurch zu unmöglich komplizierten Entwicklungsmechanismen gelangt ist, so hat ihn der Blick auf das Endresultat (auf das fertige Tier) hierzu verführt, und dieselbe Betrachtungsweise droht jetzt andere Forscher (wie ich nicht zweifle) in die Irre zu leiten, indem sie Zielstrebigkeit in der Entwicklung erblicken, weil sie selbst das Ziel des vollendeten Entwicklungsganges vor Augen haben. Gerade in diesem Punkte kann uns Orbitolites noch einmal als Beispiel dienen. CARPENTER, PARKER und JONES (62, p. 120) welche bereits die Regenerationsvorgänge der Orbitoliten richtig geschildert, wenn auch nicht erklärt haben, kommen durch das Endresultat verblendet zu dieser Auffassung: „*the reparative nusus*“) seems always to tend towards the production of a disk, whose shape shall approach the circular, whatever may be the form of the fragment which serves as its foundation.“ Sie haben also an demselben Objekt und an den gleichen Geschehnissen die Wirkung eines Regenerationstriebes erkennen zu dürfen geglaubt, der mich zu gegensätzlichen Überzeugungen geführt hat. Ihr reparativer Nisus zerzieht vor der rein sachlichen, von Stufe zu Stufe durchgeführten mechanischen Analyse und an seine Stelle treten sehr einfache mechanische Gesetze, wie ich als sicher dargethan zu haben glaube. Daß diese Gesetze (Gesetze der Flüssigkeitsspannungen) sowie der von ihnen geleitete Mechanismus sehr einfache sind, ist an sich gar nicht merkwürdig, denn einmal legt die Einfachheit des Mechanismus der Komplikation der chemisch-intimen Struktur der lebenden Materie keinerlei Schranken auf (RUMBLER 99 b) und zum anderen, was fast noch wichtiger ist, funktioniert ganz allgemein ein Mechanismus um so besser und sicherer je einfacher er ist. Der Astronom z. B. benützt zu seinen Beobachtungen, deren Wert von einer genauesten Zeitbestimmung abhängig ist, nicht eine möglichst komplizierte, sondern eine möglichst einfache (wenn schon in ihrer Einfachheit mit penibelster Akkuratess ausgeführte) Uhr, weil er weiß, daß jede nicht unbedingt nötige Znthat die Quelle von Störungen werden kann. Je einfacher je besser, gilt auch für den Mechanismus der lebenden

<sup>1)</sup> Wer derartige Vertretungen im Ei als Notwendigkeit annimmt, ist Evolutionist und muß konsequenterweise entsprechende Vertretungen auch in allen vorwärtigen Instanzen bis zur Stammutter Eva zurück annehmen. Diese alte Absurdität gilt in entsprechender Modifikation auch für die modernen Evolutionisten.

<sup>2)</sup> Auch im Original kursiv gedruckt.

Materie, und es ist ein ganz irreleitendes Gefühl, das uns glauben machen will, die soviel vermögende lebende Substanz könne nicht durch einfache Gesetze regiert werden. Die natürliche Zuchtwahl hat lange genug über der lebenden Substanz gewacht, um aus ihr die sichersten Mechanismen hervorzuzüchten, und diese sind immer die einfachsten. JAMES WATT soll einmal bei dem Anblick einer Maschine gesagt haben: „Wie schwer muß es gewesen sein, diese Maschine zu erfinden, da sie so einfach ist.“ Es ist ein Anzeichen von Stümpertum, mit komplizierteren Mitteln das zu erreichen, was sich mit einfacheren Mitteln erzielen läßt, die Werke der Natur sind aber keine Stümperarbeiten. Aus der Einfachheit der in vorliegender Arbeit gegebenen mechanischen Analysen ergibt sich somit ihre große Wahrscheinlichkeit und hiermit ihre wissenschaftliche Berechtigung.

#### Anhang I.

##### Mafsangaben für Orbitolites duplex Carp.

(zum Nachweis dafür, daß die Doppelschalen weder den doppelten Durchmesser der einfachen besitzen noch daß die Stauwandbreite bivalenter Doppelschalen der doppelten Höhe von Einzelschalen entspricht).

##### a) Zwölf gewöhnliche Einzelschalen.

Durchm. mm	Höhe mm	Durchm. mm	Höhe mm	Durchm. mm	Höhe mm	Durchm. mm	Höhe mm
3,1	0,190	3,0	0,204	3,0	0,200	2,9	0,238
2,9	0,258	3,0	0,126	3,0	0,181	3,1	0,200
3,5	0,117	2,1	0,143	2,8	0,247	2,9	0,190
Sa. 9,5	0,565	8,1	0,473	8,8	0,628	8,9	0,628

$$\text{Im Mittel: Durchmesser also: } \frac{9,5 + 8,1 + 8,8 + 8,9}{12} = \frac{35,3}{12} = 2,9 \text{ mm}$$

$$\text{Schalenhöhe: } \frac{0,565 + 0,473 + 0,628 + 0,628}{12} = \frac{2,294}{12} = 0,191 \text{ mm.}$$

b) Zwölf univalente Doppelschalen.

Life-Nr.	Photo	Größerer Durchmesser der Doppelschale	Größe der Embryonal-kammern a. h.	Anzahl der präjugalen Kammer-lagen a. h.	Winkel der Erstlings-schalen $\alpha$ , $\beta$ .	Anzahl der postjugalen Kammer-ringe	Besondere Bemerkungen
1	7	2.1	0.247 0.238	0 0	315° 90°	ca. 27	vollständig eben.
2	11	3.2	0.286 0.2	0 0	90° 325°	ca. 26	eben.
3	(sehr ähnlich 11)	3.8	0.19 0.19	0 0	ca. 90° 225°	ca. 31	eben.
4	4	2.8	0.219 0.209	2 1	135° 90°	ca. 20	eben.
5	(ähnlich 10)	2.8	0.209 0.181	0 0	180° 5°	ca. 20	laciniate Wand parallel zur Verbindungslinie.
6	8	2.6	0.19 0.162	2 0	100° 270°	ca. 20	Trichterfalte am Rande (Photo 8).
7	9	2.7	0.2 0.2	0 0	45° 315°	ca. 22	laciniate Exkreuz über der Verschmelzungsnähe bis zum Rande.
8	10	2	0.219 0.171	0 0	170° 135°	ca. 20	laciniate Exkreuz über der Verbindungslinie (Photo 10).
9	(sehr ähnlich 10)	2.8	0.162 0.152	0 0	90° 270°	ca. 20	do.
10	12	3.6	0.228 0.219	2 1	85° 260°	ca. 22	2 Radialfalten Photo 12.
11	5	3.9	0.257 0.228	2 2	135° 280°	ca. 23	eben, nur Rand gekerbt (Photo 5).
12	3	(3)	(0.209 0.2)	0 0	(ca. 25° ca. 315°)	(ca. 22)	eben, nur Rand gekerbt.

Die Messungen von Nr. 12 sind nach der Photographie vorgenommen, da das Original Exemplar verloren ging.

Durchschnitt = 2,9 mm (zufällig ganz) Genau derselbe Wert wie in Tabelle a.	Durchschnittlich Größe: 0,206.	Im ganzen nicht über 4.	Summe $\alpha + \beta = > 180^\circ$	Durchschnittlich 22,7.
---	--------------------------------	-------------------------	--------------------------------------	------------------------

## c) Bivalente komplanale Doppelschalen mit weniger als 4 präjugalen Kammern.

Lfd. Nr.	Photo	Größter Durchmesser der Doppelschale mm	Größe der Embryonalkammern		Anzahl der präjugalen Kammernlagen		Winkel der Erstlingsachsen		Anzahl der postjugalen Kammerringe	Breite der Stauwand	Besondere Bemerkungen
			a.	b.	a.	b.	$\alpha$ .	$\beta$ .			
13	14	1,9	0,219	0,219	0	0	45°	10°	ca. 15	0,276	keine freien Randringe.
14	(ähnlich 14)	2,1	0,238	0,171	2	0	10°	90°	ca. 15	0,228	3 freie Randringe.
15	(ähnlich Photo 16; aber Embryonalkammern dicht zusammen unter der Stauwand)	2,2	0,171	0,171	1	0	35°	135°	ca. 20	0,219	auf der einen Seite 12, auf der anderen 5 freie Randringe.
16	15	3	0,19	0,181	1	1	0°	10°	ca. 21	0,257	keine freien Randringe.
		Mittel			weniger als 4		$\alpha + \beta = < 180^\circ$			Mittel 0,245	

## d) Bivalente komplanale Doppelschalen

No.	Photo	Größe in mm	Zahl der präjugalen Kammern			Größe der Embryonal- kammer		Abstand
			a	b	a + b	E	E <sub>1</sub>	
17	24	3,3	16	6	22	0,19	0,19	0,827
18		2,8	10	6	16	0,266	0,19	0,603
19		3,2	8	6	14	0,2	ca. 0,161	0,399
20		3,7	13	6	19	0,238	0,238	0,76
21		2,3	11	8	19	0,266	ca. 0,208	0,603
22		2,9	5	4	9	0,238	0,219	0,342
23	16	3,2	5	5	10	0,257	0,304	0,38
24		3	23	1	24	0,238	0,2	0,76
25		3	5	ca. 5	10	0,2	0,19	0,428
26		3	13	5	18	0,257	0,219	0,665
27		4 (defekt)	6	5	11	0,247	0,2	0,314
28		3,1	5	4	9	0,19	0,209	0,266
29		2,1	11	5	16	0,19	ca. 0,2	0,57
30		3,2	7	5	12	0,19	0,2	—
		Sa. 42,8 Mittel 3,057				Durchschnittliche Größe 0,217		

mit mehr als 4 präjugalen Kammerlagen.

Ungefähre <sup>1)</sup> Anzahl der postjugalen Kammern.	Breite der Stanwand.	Zahl der freien Randringe.	Ausbildungstypus der Doppelschale.
30,5	0,19	5 auf der einen Seite, auf der anderen keine	inäqual; Stanwand nach b zugeneigt und konkav eingebogen
24	0,117	4	do.
16,5	0,238	8 einerseits, 3 andererseits	fast äqual, nur ganz wenig b zugeneigt und konkav eingebogen
21	0,19	keine	stark inäqual (Randtrichter)
15,5	0,181	keine	inäquale Stanwand nach b zugeneigt und konkav eingebogen
21	0,19	keine	do.
19	0,285	6 einerseits, 4 andererseits	äqual (zweifächeriges Salzfaß)
21,5	0,126	keine	stark inäqual (Randtrichter)
22	0,276 oben 0,143 unten	keine	Doppelschale mit Stanwand nach zwei Seiten, die obere größere Stanwand etwas nach a hingeneigt
16,5	0,219	5 einerseits, andererseits keine	inäqual (Randtrichter)
ca. 23	0,19	keine	fast äqual
21	0,2	einerseits 11, andererseits 5	äqual (zweifächeriges Salzfaß)
13	0,285	keine	inäquale Stanwand nach b zugeneigt und konkav eingebogen
25	0,238	einerseits 6, andererseits keine	do.
	Sa. 3,068 Mittel 0,204		

<sup>1)</sup> Da die Anzahl der postjugalen Ringe wegen Randschädigungen und gelegentlichen lokalen Verkümmern der Ringe sich nicht genau angeben ließ, wurden die Zählungen in möglichst verschiedenen Radien vorgenommen, und dann das Mittel aus diesen Zählungen für jede Schale in die Tabelle eingesetzt.

e) Zusammenfassung.		
Abschnitt	Größe in mm.	Stauwandbreite
b	2,9	—
c	2,3	0,245
d	3,057	0,204
	Mittel: 8,257 = 2,752	Mittel: 0,449 = 0,2245
	3	2

2,752 sogar etwas kleiner als der Durchmesser der Einzelschalen (= 2,9 mm).

0,2245 = etwas mehr als die durchschnittliche Schalenhöhe gewöhnlicher Einzelexemplare (= 0,191 mm) aber nicht das Doppelte, welches 0,382 mm betragen müßte. Differenz vom Einfachen: 0,0335. Differenz vom Doppelten: 0,1575.

Die Vergleichung der gemessenen beliebig angegriffenen Einzel- und Doppel-Schalen ist zulässig, da es sich in allen Fällen um Exemplare handelt, die in durchaus normaler Umgebung ihr Leben zu Ende geführt haben und abgestorben sind, so daß nicht verschiedene Altersstufen durch einander geworfen sind.

#### Anhang II.

**Versuch einer mechanischen Erklärung der Wanderungen der Kerne nach den Stellen hin, wo die von ihnen produzierten Stoffe gebraucht werden.**

(Zu p. 247.)

Die Mechanik der Kernwanderungen läßt sich auf Grund des von mir früher aufgestellten Import- und Export Gesetzes (RUMBLER 99, p. 512) ableiten, wenn man die Umgrenzung des Kernes für zähflüssig oder von einem gelatinösen Aggregatzustand gelten läßt. Sollen zunächst die Substanzen, die der Kern zur Schalensubstanz liefern muß, aus dem Kern austreten, so ist hierzu physikalisches Erfordernis, (vergl. RUMBLER 98 oder 99 p. 592 und 593), daß die Adhäsion der austretenden Substanzen zu dem Plasmaleib, in den sie übertreten, größer ist als ihre Adhäsion zu der Kernsubstanz, und größer als die Kohäsion der Substanzen, mit welchen sie innerhalb des Zelleibes in Berührung kommen. Würden diese Bedingungen aber für die angetretene Substanz nach ihrem Austritt aus dem Kern erfüllt bleiben, so müßte der Kern von seinen Abscheidungen

wegwandern, denn seine Oberflächenspannung (die gleich der Kohäsionsspannung in der Oberfläche minus der Adhäsionsattraktion nach dem angrenzenden Medium ist), würde auf der Abscheidungsseite vermehrt, da hier die Abscheidungen mit besonders geringer Adhäsion zur Kernoberfläche angehäuft sind, so daß die Wirkung der Kohäsionsspannung in der Kernoberfläche stärker hervortreten müßte.

Soll nun der Kern von seinen Abscheidungen sich nicht entfernen, sondern soll er im Gegenteil nach der Abscheidungsseite hinwandern, so ist hierfür zweite physikalische Bedingung, daß im Zelleib eine chemische Umwandlung der Kernabscheidungen vor sich geht, welche die Adhäsion der umgewandelten Substanzen zum Kern wieder steigern, denn dann wird die Oberflächenspannung des Kerns auf der Abscheidungsseite wieder verringert, weil die Adhäsion größer wird und der Kern wandert (bei ausreichendem Grade dieser Verringerung) seinen Abscheidungsprodukten nach; werden die Abscheidungsprodukte durch geeignete Adhäsions- und Kohäsionsverhältnisse (cf. RHUMBLER 98 p. 324) nach bestimmten Stellen der Oberfläche hingezogen, so folgt ihnen der Kern also nach: der Kern bewegt sich nach der Banstelle hin. Die hier in ihre zwei Komponenten zergliederten Bedingungen (Exportbedingungen für die Kernabscheidungen und chemische Umwandlung derselben im Zelleib in Substanzen von gesteigerter Adhäsion zum Kern) können durch eine einzige chemische Zusammenarbeit von Kern und Zelleib erfüllt werden, ja die erste Bedingungsreihe (Exportbedingungen für die Substanzen aus dem Kern heraus) macht von vornherein die zweite (chemische Umwandlung im Zelleib) sehr wahrscheinlich, denn chemische Umwandlung hat immer große Adhäsionen zwischen den chemisch wirksamen Stoffen zur Voraussetzung.

Wenn die Adhäsion der Kernabscheidungen zu den Zelleibstoffen nicht größer wäre, wie die Kohäsion der Zelleibstoffe, dann könnte eine chemische Umwandlung nicht stattfinden, denn die gegenseitige Adhäsion „chemisch aufeinander wirkender“ Stoffe muß notgedrungen größer sein als ihre Kohäsionen; die chemisch wirkenden Moleküle werden ja von den zwischen ihnen wirksamen Adhäsionen (in bezug auf die Moleküle Affinitäten genannt) aus einander gerissen, d. h. ihre Kohäsionen werden überwunden und nach Maßgabe ihrer Adhäsionen fügen sich die von einander getrennten Moleküle, Ionen oder Atome, zu neuen Körpern zusammen. (Die neuen Moleküle

werden so zusammengesetzt, daß sie *ceteris paribus* diejenigen Atome zusammenlagern, die die größte Adhäsion zu einander haben.<sup>1)</sup>

Die chemische Umwandlung hat also die Erfüllung der Exportbedingung zur Voraussetzung; der Export aber nicht die nachfolgende chemische Umwandlung; nehmen wir aber für unseren Fall diese chemische Umwandlung im Zelleib nicht an, so verzichten wir auf eine naheliegende Erklärung der Kernwanderung, während sich alles in einfachster — und deshalb auch in wahrscheinlichster Weise erklärt, wenn wir die chemische Umwandlung der Kernabscheidungen zugeben, die von vornherein wahrscheinlich ist, weil wir uns auch sonst Kern und Zelleib in chemischer Stoffwechselwirkung vorstellen (cf. VERWORN 01 p. 536).

### Anhang III.

#### Die Art des Eingreifens des Kerns in die mechanische Arbeit der Zelle.

(Zu p. 276.)

Die Energieart, die bei den formgebenden Entwicklungsvorgängen der metazoischen Frühstadien in Wirkung ist, ist unverkennbar — ebenso, wie aus unseren Untersuchungen der Orbitoliten klar hervorgeht, — ausschließlich oder doch vorwiegend die „Oberflächenenergie“ (cf. OSTWALD 99) der Flüssigkeiten; und zwar nicht nur Oberflächenenergie der Zelloberflächen, sondern auch diejenige der in dem Alveolenwerk der Zelle enthaltenen Wabeninhaltsmassen, bez. die Energie der Grenzflächen „Wabeninhalt-Wabenwand“. Die Oberflächenenergie ist nun unter sonst unveränderten Bedingungen von der chemischen Natur der flüssigen Oberfläche abhängig; jede chemische Veränderung im Innen- oder Außenmedium einer flüssigen Oberfläche<sup>2)</sup> muß auch die Energie der Oberfläche verändern und jede Energieveränderung kann bekanntlich direkt oder, falls es sich um Zufügung von potentieller Energie handelt, auch später in Arbeit

<sup>1)</sup> Mir scheint hier eine Stufenfolge vorhanden zu sein, welche, wenn man ganz von etwa bei den Einzelercheinungen noch hinzukommenden Kräftearten (elektrische Ladung etc.) absieht, von der Unlöslichkeit (Kohäsion > Adhäsion) zur Löslichkeit (Adhäsion der Moleküle > Kohäsion) zu den Erscheinungen der Dissociation (= Jonisation) (Adhäsion der Ionen > Kohäsion derselben) schließlich zu den chemischen Reaktionen (Adhäsion der Atome oder bestimmter Atomkomplexe > Kohäsion derselben) graduell herüberführt. Als „Adhäsion“ ist immer die Anziehungskraft der Moleküle zum umgebenden Medium verstanden.

<sup>2)</sup> Z. B. bei der Zellteilung cf. RUMBLER.

umgesetzt werden. Somit treten also die Spannungsarbeiten der Entwicklung in direkte Abhängigkeit von der chemischen Komposition der lebenden Materie.

Dies muß unbedingt so sein, wenn die Oberflächenenergie wirklich das leitende mechanische Prinzip der Zelle ist, wie alle neueren Zellmechaniker annehmen.

Da wir nun den Kern als Stoffmagazin auffassen müssen, so ist hier der Punkt, wo er in dem Zellmechanismus sich Geltung verschafft und wo er Eigentümlichkeiten zu übermitteln vermag; indem er in die chemischen Umsetzungen der Zelle überall mit seinen Stoffen bestimmend eingreift, bestimmt er auch die Größe der in den Zellen enthaltenen Spannungen, die ja wie wir wissen <sup>1)</sup> ceteris paribus von der chemischen Struktur abhängig sind und bestimmt schließlich auch hiermit deren Endeffekt. Der Zellkern greift demnach chemisch in die mechanische Arbeit (hier mechanisch im Sinne von Substanzverlagerungen jeder Art genommen) der Zelle ein <sup>2)</sup>; er thut dies in der denkbar günstigsten Weise, weil sich die Oberflächenenergie direkt in mechanische Arbeit umsetzt, ohne erst in Wärme umgewandelt werden zu müssen. <sup>3)</sup> Der Entwicklungsmechanismus ist der Hauptsache nach keine Wärmekraftmaschine, sondern eine chemische Oberflächenenergiemaschine.

<sup>1)</sup> Oberfläche = Grenzfläche zwischen zwei Medien, für unsere Fälle durchgängig flüssige Medien.

<sup>2)</sup> Über den Zusammenhang zwischen Oberflächenspannung und der chemischen Komposition vgl. die Handbücher: NERNST (98, p. 265) und OSTWALD (99, p. 149).

<sup>3)</sup> Sogar die Wärme, welche das Ei zur Synthese seiner lebenden Bestandteile oder sonstwie zur Entwicklung gebräucht, vermag das Ei nicht aus sich selbst zu produzieren, sondern sie muß ihm von außen zugeführt werden. Die Entwicklungsgeschwindigkeit ist bekanntlich ganz allgemein von der dem Ei äußerlich zugeführten Wärme abhängig. Das Vogelei bedarf zu seiner Entwicklung der dauernden Bebrütung, es vermag die Wärme noch nicht zu produzieren, die der spätere ausgebildete Vogel sich ohne weiteres selbst zu schaffen vermag. Das Säugetierei erhält die Wärmezufuhr durch die Bluttemperatur der Mutter u. dgl. mehr. Die von uns für so wichtig erachteten Oberflächenspannungen werden nach physikalischen Gesetzen in ihrer Größe, in ihrer Leistungsfähigkeit also, von der Temperatur mitbestimmt.

## Litteraturübersicht.

- BORN, G.: „Über Verwachsungsversuche mit Amphibienlarven“ in: Arch. f. Entwicklunsmech. v. 4, 1897, p. 349—465 t. 16—22 u. p. 517—623 t. 23—26.
- BRADY, H. B.: „Report of the Foraminifera“ in: Rep. scient. results of the voyage of H. M. S. CHALLENGER. Zoology v. 9, London 1884.
- BÜTSCHLI, O.: „Kleine Beiträge zur Kenntnis einiger mariner Rhizopoden“ in: Morphol. Jahrb. v. 11, 1886, p. 78—101.
- Derselbe: „Protozoa“ in: Dr. H. G. BROM's Klassen und Ordnungen des Tierreichs. v. 1, Leipzig und Heidelberg 1880—89.
- CARPENTER, W. B.: „Report on the specimens of Genus Orbitolites“ in: Rep. scient. results of the voyage of H. M. S. CHALLENGER. v. 7 No. 4, London 1883.
- CARPENTER, W. B., PARKER, W. K. and JONES, T. R.: Introduction to the study of the Foraminifera. (Ray Society.) London 1862.
- CHAPMAN, F.: „The Foraminifera of the Gault of Folkestone. Part. X“ in: J. R. Micr. Soc. 1898, p. 1—49 t. 2.
- DREYER, FR.: „Die Prinzipien der Gerüstbildung bei Rhizopoden, Spongien und Echinodermen“ in: Jena. Zeitschr. v. 26, 1892, p. 204—468 t. 15—29.
- Derselbe: „Peneroplis, eine Studie zur biologischen Morphologie und zur Speciesfrage.“ Leipzig 1898, 119 p. t. 1—5.
- DRIESCH, H.: „Studien über das Regulationsvermögen der Organismen“ 4. Die Verschmelzung der Individualität bei Echinidenkeimen in: Arch. Entwicklunsmech. v. 10, 1900, p. 411—434, 13 Textfig.
- FLINT, J. M.: „Recent Foraminifera. A descriptive catalogue of specimens dredged by the U. S. Fish Commission Steamer Albatross.“ in: Rep. U. S. Mus. Part I, 1899, p. 251—349 t. 1—80.
- GOËS, A.: A synopsis of the arctic and skandinavian recent marine Foraminifera hitherto discovered“ in: Svenska Ak. Handl. v. 25 No. 9, 1894, 127 p., 25 Tafeln.
- JENSEN, O.: „Über individuelle physiologische Unterschiede zwischen Zellen der gleichen Art“ in: Arch. ges. Physiol. v. 62, 1895, p. 172—200 t. 1 u. 2.
- LISTER, J. J.: „Contributions to the life-history of the Foraminifera“ in: „Phil. Trans.“ v. 186, 1895, B. p. 401—453 t. 6—9.
- MAAS, O.: „Experimentelle Untersuchungen über die Eifurchung“ in: S. B. Gesellsch. Morphol. u. Physiol. München 1901, p. 1—20.
- MOEBIUS, K.: „Foraminiferen von Mauritius.“ Berlin 1882.
- NERNST, W.: „Theoretische Chemie.“ 2. Anfl. Stuttgart 1898, p. 265.
- OSWALD, W.: „Grundriß der allgemeinen Chemie.“ Leipzig 1899, p. 149.
- RHUMBLER, L.: Versuch einer mechanischen Erklärung der indirekten Zell- und Kernteilung. Erster Theil: Die Cytokinese. In: Arch. Entwicklunsmech. v. 3, 1896, p. 527—623, 39 Textfig. u. Tafel 28.
- Derselbe: „Zelleih-, Schalen- und Kernverschmelzungen bei den Rhizopoden und deren wahrscheinliche Beziehungen zu phylogenetischen Vorstufen der Metazoenbefruchtung“ in: Biol. Centralbl. v. 18, 1898 (a), p. 21—38, p. 33—38, p. 69—86 u. p. 113—130, 14 Textfig.
- Derselbe: „Physikalische Analyse von Lebenserscheinungen der Zelle. I. Bewegung, Nahrungsaufnahme, Defäkation, Vakuolenpulsation und Gehäusesan bei lohosen Rhizopoden“ in: Arch. Entwicklunsmech. v. 7, 1898 (b), p. 103—350, 100 Textfig. n. t. 6 u. 7.

- Derselbe: „Die Furchung des Ctenophoreneies nach Ziegler und deren Mechanik“ in: Arch. Entwicklunqsmech. v. 8, 1899 (a), p. 187—238, 28 Textfig.
- Derselbe: „Allgemeine Zellmechanik“ in: Ergeb. Anat. v. 8, 1899 (b), p. 543—626.
- Derselbe: „Über ein eigentümliches periodisches Ansteigen des Kernes an die Zelloberfläche innerhalb der Blastomeren gewisser Nematoden“ in: Anat. Anz. v. 19, 1901, p. 60—88, 21 Textfig.
- Derselbe: „Embryonale und postembryonale Schalenverschmelzungen bei Foraminiferen in ihrer Analogie zu Rieseneiern und Verwachsungszwillingen bei Metazoen“ in: Tageblatt des V. Internationalen Zoologen-Congresses zu Berlin. 1901, No. 8 p. 27.
- Derselbe: Unter ox ist eine Arbeit bezeichnet, die bereits fast druckfertig in kurzer Frist unter nachfolgendem oder ähnlichem Titel in einer geeigneten Zeitschrift erscheinen wird: „Der Aggregatzustand und die physikalischen Besonderheiten des lebenden Zellinhalts.“
- SCHAUDINN, F.: „Die Fortpflanzung der Foraminiferen und eine neue Art der Kernvermehrung“ in: Biol. Centralbl. v. 14, 1894, p. 161—166.
- Derselbe: „Untersuchungen an Foraminiferen. I. *Calcituba polymorpha* Roboz“ in: Z. wiss. Zool. v. 59, 1895, p. 191—232 t. 14—15. (Auch als Dissertation. Berlin 1894.)
- Derselbe: „Über den Dimorphismus der Foraminiferen“ in: „S. B. Ges. naturf. Berlin.“ Jahrg. 1895 (a), p. 87—97.
- Derselbe: „Über Plastogamie bei Foraminiferen.“ Ibidem (b), p. 179—190.
- SCHLUMBERGER, C.: „Monographie des Miliolides du golfe de Marseille“ in: Mém. Soc. Zool. France. v. 6, 1893, p. 57—80 t. 1—4.
- SCHULTZE, M.: „Über den Organismus der Polythalamien.“ Leipzig 1854, p. 68 t. 1—7.
- ZUR STRASSEN, O. L.: „Über die Riesenbildung bei *Ascaris*-Eiern“ in: Arch. f. Entwicklunqsmech. v. 7, 1898, p. 642—676 t. 16 u. 17.
- VERWORN, M.: „Biologische Protistenstudien“ in: Z. wiss. Zool. v. 46, 1888, p. 455—470 t. 32 n. 3 Textfig.
- Derselbe: „Allgemeine Physiologie.“ 3. Auflage. Jena 1901.
- WALTHER, J.: „Einleitung in die Geologie als historische Wissenschaft.“ Jena 1893, 1055 p.
- WILLIAMSON, W. C.: „On the recent Foraminifera of Great Britain.“ Ray Society. London 1858.

### Tafelerklärung.

Alle Photogramme mit Ausnahme von Fig. 41 und 42 Taf. 8 beziehen sich auf *Orbitolites duplex* und zwar stellen sie, abzüglich der Fig. 1, 2, 6, 17, 18 und 37, welche sich auf gewöhnliche Einzelschalen beziehen, durchweg Doppelschalen dar.

Aus technischen Rücksichten konnten die Vergrößerungen nicht für alle Figuren gleich genommen werden; ich gebe daher die reelle Größe für jede Schale in Millimeter an.

Allgemein gültige Bezeichnungen:

E, E<sub>1</sub>, E<sub>2</sub> = Embryonalkammern der Verschmelzlinge. Eingeklammert für die Verschmelzlinge selbst verwendet.

L = laciniata Schalenexkrescenzen.

SS<sub>1</sub> = Stanwand. Die mit ° signierten Figuren haben keinerlei Betonche erfahren.

#### Tafel VII.

Fig. 1. Jungendliches Einzelindividuum mit 6 Lagen von Erstlingskammern die noch nicht zu vollständigen Ringen zusammengeschlossen sind. Größe: 0,44 mm.

°Fig. 2. Junge Schale, älter als die vorige, sie besitzt nur 2 Lagen von Erstlingskammern, auf welche dann sofort vollständig geschlossene Kammerlinge folgen. Der letzte Randring erscheint heller als die vorausgehenden, er ist offenbar noch nicht so stark verkalkt wie die früheren und offenbar in seinem ganzen Umfange zu ein und derselben Zeit abgeschieden worden. Größe: 0,5 mm.

Fig. 3—5. Univalente Doppelschalen mit glatten Scheibenflächen (d. h. ohne laciniata Exkrescenzen).

Fig. 3. Ohne präjugale Kammern. Größe: 3 mm. (Nr. 12 der Tabelle.)

°Fig. 4. Mit 3 präjugalen Kammerlagen, die deutlich sichtbar sind. Größe: 2,8 mm. (Nr. 4 der Tabelle.)

°Fig. 5. Mit 4 nicht deutlich erkennbaren präjugalen Kammern. Größe: 3,9 mm. (Nr. 11 der Tabelle.)

°Fig. 6. Jungendliche Einzelschale mit 7 Lagen von Erstlingskammern, etwas verzogen (man vgl. mit Fig. 1). Größe: 0,32 mm.

°Fig. 7. Univalente Doppelschale von äußerst regelmäßiger Ausbildung. Die Lage der Embryonalkammern tritt deutlich hervor. Präjugale Kammern fehlen. Denkt man sich die in der Figur nicht eingezeichneten Erstlingsachsen gezogen, so überzeugt man sich leicht, daß diese sich nicht schneiden. Die Winkel der Erstlingsachsen betragen 90 und 315°. Größe: 2,1 mm. (Nr. 1 der Tabelle.)

NB. Auch in Fig. 4 lassen sich die Winkel der Erstlingsachsen aus der Figur heraus bestimmen. Sie betragen hier 90 und 135°.

Fig. 8—10. Univalente Doppelschalen mit laciniata Exkrescenzen. (cf. p. 204).

°Fig. 8. Mit 2 präjugalen Kammern und trichterförmiger Exkrescenz, seitlich von E<sub>1</sub> nach rechts. Größe: 2,6 mm. (Nr. 6 der Tabelle.)

Fig. 9. Ohne präjugale Kammer. Größe: 2,7 mm. (Nr. 7 der Tabelle.)

°Fig. 10. Desgl. Größe: 2 mm. (Nr. 8 der Tabelle.)

°Fig. 11. Univalente Doppelschale ohne laciniata Auswuchs und ohne präjugale Kammer. Größe: 3,2 mm. (Nr. 2 der Tabelle.)

Fig. 12. Univalente Doppelschale mit 2 laciniata Falten in der Verlängerung der Verbindungsachse; mit 3 präjugalen Kammerlagen. Größe 3,6 mm. (Nr. 10 der Tabelle.)

Fig. 13. Univalente Doppelschale von einem älteren mit einem laciniata Schalenauswuchs (L) versehenen Verschmelzling (E) und einem ganz jugendlichen E<sub>1</sub> gebildet. Größe: 2 mm.

Fig. 14. Bivalente Doppelschale, ohne präjugale Kammern. Die Erstlingsachsen schneiden sich, lassen sich in der Figur aber nicht erkennen. Größe: 1,9 mm. (Nr. 13 der Tabelle.)

°Fig. 15. Bivalente Doppelschale mit 2 präjugalen Kammern. Größe: 3 mm. (Nr. 16 der Tabelle.)

°Fig. 16. Äquale hivalente Doppelschale mit ca. 7 freien Randringen. Größe: 2,8 mm.

°Fig. 17. Eine gewöhnliche Einzelschale mit laciniater Exkrescenz (L), die nicht mit der Stauwand einer Doppelschale verwechselt werden darf. Das Exemplar hat nur eine Embryonalkammer, die unter der laciniaten Exkrescenz (L) liegt, und deshalb in der Figur nicht sichtbar ist. Größe: 3,1 mm.

°Fig. 18. Eine ähnliche Schale wie vorige, aber mit größerer Exkrescenz. Bei auffallendem Licht. Größe: 2,9 mm.

NB. Man vergleiche diese Figur mit der Doppelschale Fig. 10, von der sie sich durch den Besitz von nur einer, aber nicht sichtbaren, Embryonalkammer unterscheidet.

°Fig. 19—21. Äquale bivalente Doppelschalen.

°Fig. 19. Kanadabalsampräparat bei auffallendem Licht. Größe: 3 mm.

°Fig. 20. Größe: 4 mm. Auffallendes Licht.

°Fig. 21. Größe: 2,7 mm.

°Fig. 22. Inäquale bivalente Doppelschale. Die Stauwand  $SS_1$  ist nach dem kleineren Verschmelzling ( $E_1$ ) hin geneigt und konkav nach ihm eingebogen. Größe: 2,8 mm.

#### Tafel VIII.

°Fig. 23—24. Inäquale hivalente Doppelschalen.  $SS_1$  wie in Fig. 22.

°Fig. 23 mit 10+6 präjugalen Kammern. Größe: 2,8 mm.

°Fig. 24 mit 16+6 präjugalen Kammern. Größe: 3,3 mm.

Fig. 25. Geknickte hivalente Doppelschale. Größe: 2 mm. (cf. p. 218.)

Fig. 26. Eine Randscheibenverwachsung. Die jugendlichere Schale ( $E_1$ ) sitzt der älteren  $E_1$  an. Größe: 2,8 mm.

Fig. 27. Gekreuzte hivalente Doppelschale. Man sieht die Stauwandbildung auf der oberen Seite zwischen E und  $E_1$ . Diejenige der anderen hinter der Bildfläche liegenden Seite war bei diesem Exemplar aus unbekanntem Gründen nicht zur Ausbildung gekommen. Größe: 1,8 mm.

°Fig. 28. Gekrenzte hivalente Doppelschale (cf. p. 221). Größe: 1,4 mm.

°Fig. 29. Äquale hivalente Doppelschale von der Unterfläche aus gesehen. Die Stauwand, welche bei diesem Exemplar ganz außergewöhnlich kümmerlich entwickelt war, ist senkrecht hinter die Bildfläche gehend zu denken. In der Mitte zwischen E und  $E_1$  ist senkrecht zur Verbindungsachse die Verschmelzungsnäht mit den großen Kollisionskammern zu erkennen. Größe: 3:4,3 mm.

°Fig. 30. Bivalente inäquale Doppelschale bei auffallendem Licht. Man erkennt, daß sich  $SS_1$  nach dem kleineren Verschmelzling hinüberneigt. Größe: 2,9 mm.

°Fig. 31. Geknickte hivalente Doppelschale.  $KK_1$  = Knickungskehle. Größe: 2 mm.

°Fig. 32. Gekreuzte hivalente inäquale Doppelschale. Größe: 3 mm.

°Fig. 33. Inäquale hivalente Doppelschale. Der kleinere Verschmelzling erscheint zu einem Trichter am peripheren Schalenrande zusammengedrückt. Größe: 3 mm.

°Fig. 34. Inäquale gekreuzte Doppelschale. Größe: 3,2 mm.

°Fig. 35. Äquale gekreuzte Doppelschale mit großem Kreuzungswinkel. Größe: 3,3 mm.

° Fig. 36. Eine bivalente inäquale Doppelschale, die aus einem mikrosphärischen (Mi) und einem megalosphärischen Verschmelzling (Meg) besteht. Größe: 3,8 mm.

° Fig. 37. Eine gewöhnliche Einzelschale mit Aufwulstungen an den Lücken (LL<sub>1</sub>) des peripheren Schalenrandes, die durch anstoßende Fremdkörper (Protuberanzen einer Algenoberfläche) verursacht worden sind. Größe: 2,6 mm.

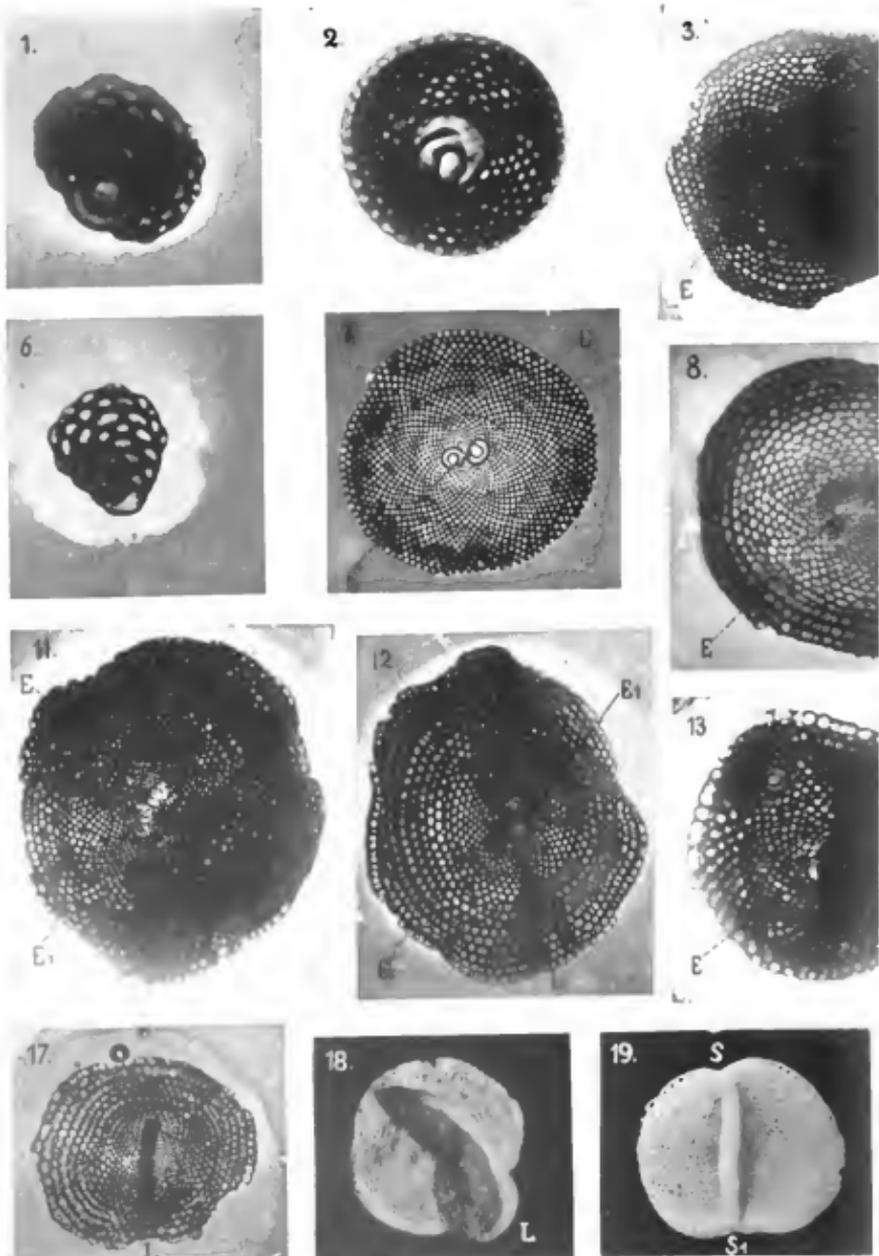
° Fig. 38. Eine Dreifachschale. Größe: 2,3 mm.

Fig. 39. Bruchstück einer Fünffachschale. Zwischen den nahe zusammenliegenden Embryonalkammern E<sub>0</sub>E oder E<sub>1</sub>E<sub>2</sub>E<sub>3</sub> hat sich keine Stauwand hochgerichtet, dagegen ist eine solche zwischen den durch mehrere präjugale Kammerlagen getrennten Embryonalkammern E<sub>0</sub>E einerseits und E<sub>1</sub>E<sub>2</sub>E<sub>3</sub> andererseits entstanden. Größe: 3,2 mm.

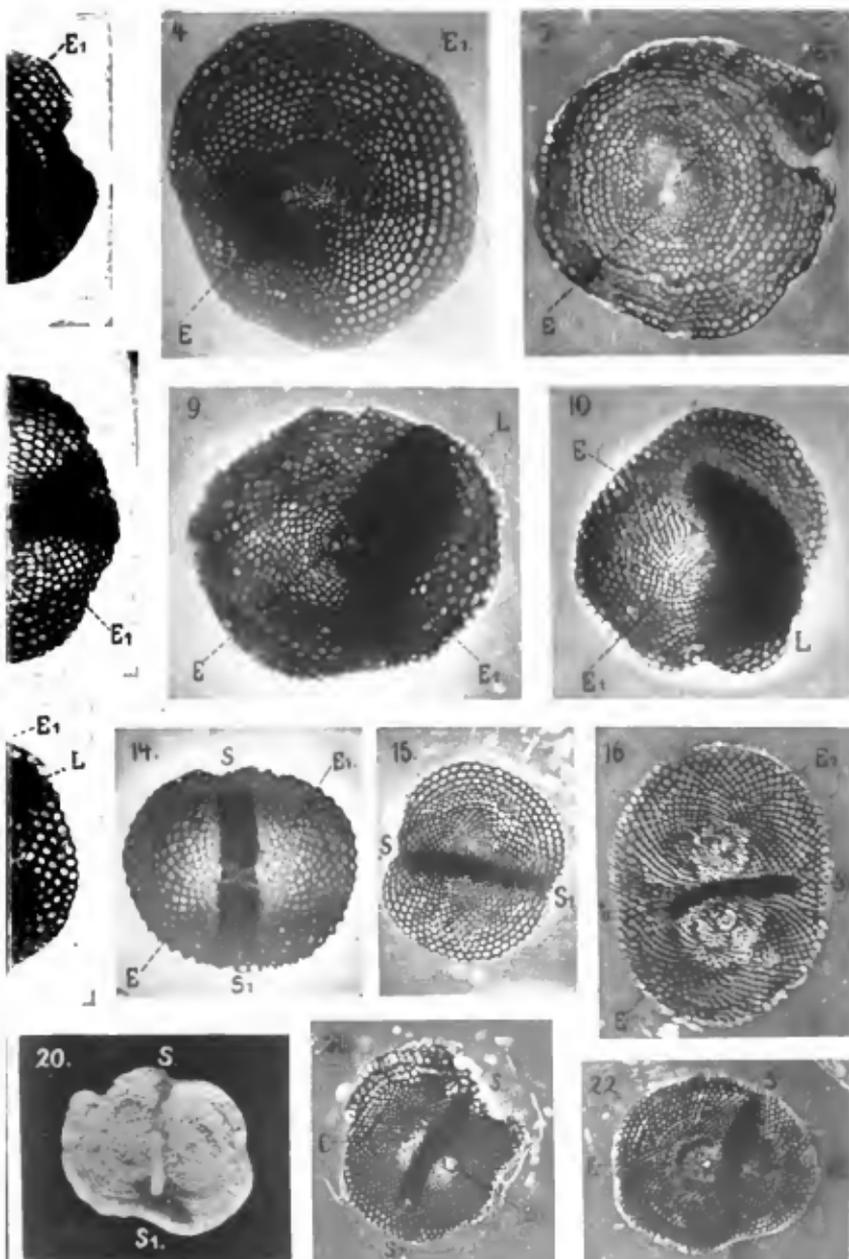
° Fig. 40. Eine gekreuzte und geknickte Mehrfachschale von komplizierterer Form. Größe: 3 mm.

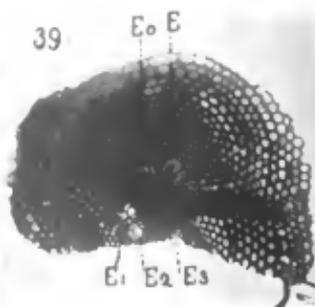
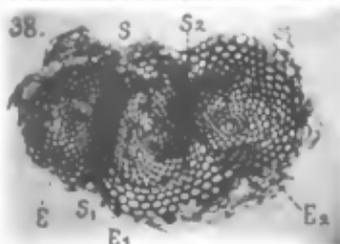
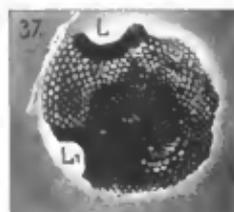
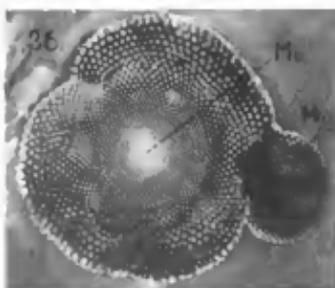
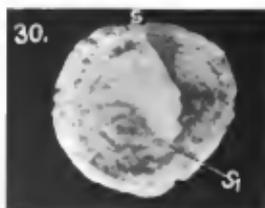
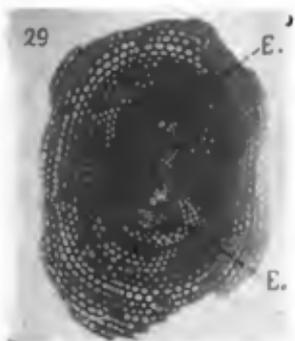
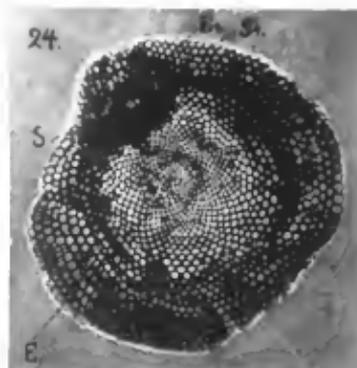
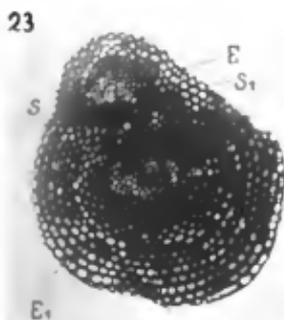
° Fig. 41. Eine bivalente Doppelschale von *Discorbina valvulata* (d'Ors) A und B die beiden Verschmelzlinge; sie sind beide megalosphärisch, die Megalosphäre von A in dem Photogramm nicht zu erkennen. GK = die von beiden Verschmelzlingen gemeinsam gebildete Kollisionskammer. Nach Errichtung von GK hat jeder Verschmelzling noch fünf weitere Kammern in für die Art typischer Spiralforn angebant (von GK aus nach links zu zählen); jedoch ist die Endkammer von B zerbrochen. Größe: 0,57 mm.

° Fig. 42. Plastolinnachbildungen von Doppelschalen (cf. p. 244)  $\frac{1}{5}$  nat. Größe.

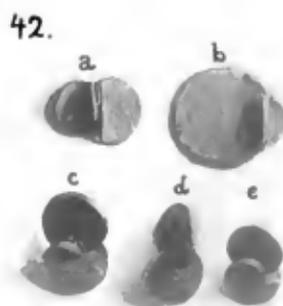
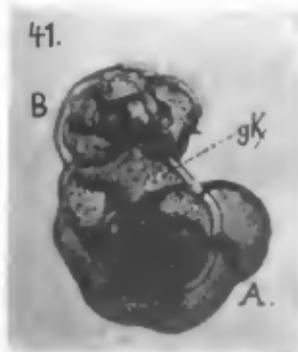
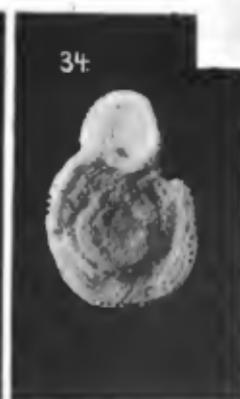
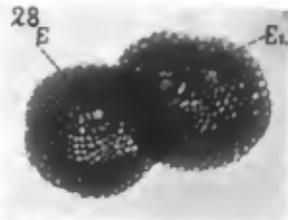
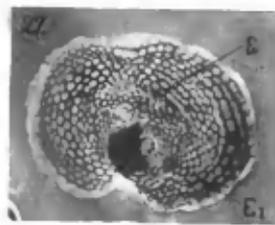
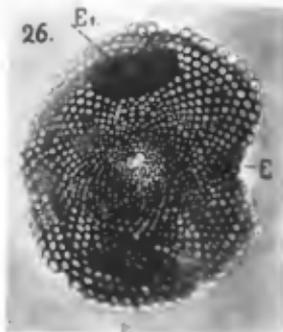
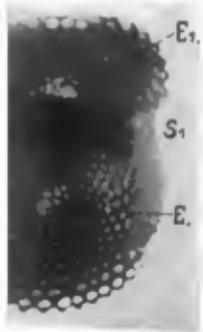


1. L. Rhumbler phot.





L. Rhumbler phot.



Crayondruck von J. B. Obernetter, München.

*Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

## Zur Entwicklung der Gregarinen.

Von

**S. Prowazek** (Frankfurt a. M.).

(Aus dem Inst. f. experim. Therapie. Leiter: Geh. R. Prof. Dr. P. EHRlich.)

Hierzu Tafel IX.

---

Bei der Herstellung einer größeren Serie von Protozoenpräparaten für besondere Vergleichszwecke gelangte ich in den Besitz von zahlreichen *Monocystis agilis*-Präparaten, die viele Entwicklungsstadien enthielten und abgesehen von diesem äußerlichen Grunde, nmsomehr zu einem genaueren Studium der Monocystisentwicklung ermunterten, als gerade in der letzten Zeit die Resultate, der nun schon vor einem Jahrzehnt erschienenen Arbeit von MAX WOLTERS über die „Konjngation und Sporenbildung“ bei den Gregarinen angezweifelt wurden und so eine Revision der Fortpflanzungsverhältnisse der Gregarinen dringend notwendig war.

Die Entwicklungsstadien der kleineren *Monocystis agilis* wurden mehrfach von den Stadien der *Monocystis magna* entweder garnicht unterschieden oder nicht für sich allein untersucht. Die *Monocystis agilis* kommt zunächst in den „Spermatogemmen“ des Regenwurmhodens vor, die im normalen Zustande auf späteren Entwicklungsstufen der rosettenförmig peripher liegenden Spermatocten und Spermatiden gegen eine jede derartige Bildungszelle eine feine protoplasmatische Strukturfibrille zur Ausdifferenzierung bringen, so daß diese Strukturen schließlich das Bild der Speichen eines Fahrrades liefern.

Die heranspräparierten Hodenteile wurden teils in der HERMANNschen Flüssigkeit, teils in einer gesättigten wässerigen Sublimatlösung, der einige Tropfen Essigsäure zugesetzt wurden, konserviert,

sodann in Paraffin eingebettet, geschnitten und teils mit Hämatoxylin und Rubinnachfärbung, teils mit EHRLICH's Triacid und schließlich mit HEIDENHAIN's Eisenhämatoxylin und Orange G. tingiert. Mit EHRLICH's Triacid färbt sich zunächst das Protoplasma der Sporozoitcn rot und der Kern bläulichgrün, für feinere Kernstudien eignet sich aber besonders das Eisenhämatoxylin. Gleichzeitig wurden Ausstrichpräparate nach der EHRLICH'schen Methode hergestellt und mit Triacid gefärbt, wobei sich bei den normalen Tieren nächst dem Kern noch einzelne zwischen den länglichen Körnern — die nach BÜTSCHLI aus einer amyloidartigen Substanz bestehen und Paraglykogenkörper genannt werden, — liegende Körnchen von unregelmäßiger Gestalt rot färbten, während die eigentlichen Cysten wohl infolge einer Verdichtung ihres sonst sehr leichtflüssigen Inhaltes einen dunkleren, satteren Farbenton annahmen, für den die Ursache zunächst in der physikalischen Änderung des colloidalen Zustandes des Protoplasmas zu suchen ist. Die Kerne, d. h. die zunächst sichtbaren Innenkörper färbten sich gleichfalls rot; farbenanalytisch läßt sich aber derzeit mit diesem Farbgemisch diese Erscheinung nicht auswerten, wie eben auch die Kontroverse bezüglich der Spindrüsenkerne der Raupen, die zwischen KORSCHÉL und MEWES besteht, beweist. ROMANOWSKI's Färbung ergab kein bemerkenswertes Resultat.

Der Kern der *Monocystis agalis* ist bekanntlich bläschenförmig, besitzt im Leben eine deutlich doppelkonturierte Membran, ein spärliches, peripheres Chromatinnetz und central ein großes, meistens rundliches Gebilde, das wir vorläufig mit dem indifferenten Namen „Innenkörper“ bezeichnen wollen; er birgt in sich oft verschieden große Alveolen mit einem zähflüssigen Inhalt.

Sobald sich je 2 Tiere in der bekannten mehrfach geschilderten Weise encystiert haben — ein Stadium, auf dem sie sich besonders schön mit Orange G. färben, — zerfällt der Innenkörper in mehrere meist verschieden große Körper, ein Phänomen, das vielfach auch schon knapp vor der Encystierung eintritt. Der Kern, der in der Mehrzahl der Fälle der gemeinsamen Trennungslinie stark genähert ist, nimmt ein mehr oder weniger unregelmäßiges Aussehen an und auf den Totoppräparaten kann man die Beobachtung anstellen, daß er sich gleichsam gegen das Centrum der Cyste zu öffnet und etwas von seinem Inhalt in einer unklaren streifigen Form an den Zellleib abgibt; vielfach schließt sich wiederum die Kernwand und man kann nun auf den Schnittpräparaten neben dem unregelmäßigen Kern mit seinem zerfallenen Innenkörper und den chromatischen Schollen ein

von ihm abstammendes „Bläschen“ mit einem dichteren Korn konstatieren. Offenbar ist dieses Gebilde — der allein teilungsfähige Kern — mit dem Mikronucleus CUÉNOT's oder mit der sog. Centrosphäre, die BRAZEK bei einzelnen vermutlich vor der Sporulation stehenden Individuen der Gregarinen der *Rhynchelmis* beobachtet hatte, zu vergleichen. Solche „Bläschen“ wurden einuige Male beobachtet, während der degenerierende Kern abseits erst auf den nächsten Schnitten koustatiert wurde; manchmal war er nur mehr in eine „chromatoide Wolke“ umgewandelt. Dieser Vorgang ist aber im strengeren Sinne nicht als eine Reduktion, deren Begriff doch nur mit Teilungen am indirekten Wege zu verknüpfen ist, aufzufassen, sondern könnte eher mit einer bloß spät erfolgenden Differenzierung des Kernes in einen kleineren mit — kurz ausgedrückt — kinetischen Eigenschaften ausgestatteten, teilungsfähigen Teil und in einen größeren, sonst früher irgendwie der Assimilation vorstehenden Kernteil verglichen werden. Bei den Ciliaten können wir vor der eigentlichen Konjugation auch ein Zugrundegehen des aus einer schon weitgehenden Differenzierung hervorgegangenen Arbeitskernes — des Großkernes — konstatieren, während der indirekt sich teilende Kleinkern der Reduktion unterliegt und als ein Geschlechtskern die notwendige „geschlechtliche“ Korrektur übernimmt. Bei den Gregarinen ist möglicherweise sekundär die eigentliche Reduktion unterdrückt und ihre Funktion zum Teil von einer Restkörperbildung später übernommen worden.

Auf dem nächsten, von mir aufgefundenem Stadium traten an zwei Stellen des sog. „Kleinkernes“ dunklere Substanzen aus, die bald die Gestalt von dichten, etwas färbbaren Strahlenfiguren (Fig. 1) annahmen, zwischen denen sich zunächst ein undeutliches, dunkles Streifengebilde ausspannte, das man eventuell mit einer Centralspindel vergleichen und mit dem oben erwähnten dunkleren Einschluß des Kleinkernes — einem Innenkörperrest — in Beziehung bringen könnte. Trotzdem könnte man diesen aber nicht vollends mit einem Karyosom der Coccidien homologisieren, da bei diesen die Kernteilung (nach SCHAUDINN) nach einem mehr direkten Modus verläuft und das Karyosom den Kern gleichsam zerstemmt, ohne daß es zur Ausbildung von polaren Differenzierungen und einem Spindelapparat käme.

Bezüglich der Deutung all' dieser Binnenkörper, Karyosomen, Nucleolen, Nucleocentrosomen etc. muß man, da in diesem Sinne noch ein geringes Vergleichsmaterial vorliegt, sehr vorsichtig sein; so finden wir bei 2 Flagellaten, der *Euglena* und *Polytoma*, äußer-

lich ähnliche Innenkörper, von denen aber der bei der Euglena als ein Nucleocentrosoma oder Karyosoma funktioniert, den Kern zerteilt, ohne daß eine Längsspaltung der sog. Chromosomen erfolgt wäre, während der Innenkörper der Polytoma vor der Teilung schwindet und es zu einer anfänglich innerhalb der Membran noch liegenden typischen Spindelbildung kommt, deren Pole vermutlich als eine Art von Centrosomen Teile eines anfangs intranuclearen Körnchens krönen; dieses Körnchen ist nicht allein der kernnahe Abschluß eines rhizoplastartigen Strukturfadens (DANGEARD), der von der Geißelbasis ausgeht, denn man findet ihn auch vielfach auf der Gegenseite des Kernes; vor der Teilung wandert er aus dem Kern heraus, zerteilt sich und unterliegt weiteren Modifikationen, deren Verlauf infolge seiner Kleinheit bis jetzt noch nicht genauer studiert wurde. In den polaren centrosphärenartigen Verdichtungen des sich teilenden Kernes der Gregarinen konnte ich aber nach scharfen Differenzierungen kein eigentliches Centrosom oder eine Centriole nachweisen. Die Verdichtungen entstehen durch Antritt von Kernsubstanzen, durch die dann lokal die osmotischen Verhältnisse im Plasma verändert werden und es zu einem Strahlungsphänomen kommt, wobei aus dem Gerüstwerk thatsächliche Radien ausgebildet werden, die anfangs sogar etwas gebogen sind, da der Kern auch hier wie bei den meisten Teilungen eine Drehung ansführt (vgl. Spermatogenese vor allem v. HELIX, ASTACUS etc., ferner Teilungen in den Epithelzellen der Salamanderlarve etc.); solche wirbelartige Umbiegungen der Radien kann man vor allem bei der Befruchtung der Seeigelleier beobachten, wie auch hier Centrosphären am künstlichen Wege hervorgebracht werden können (MORGAN, DOFLEIN etc. künstliche Parthenogenese). Dieses hier etwas weitläufig diskutierte Stadium des Gregarinenkernes wird sodann von einer typischen Spindelbildung abgelöst, die schon WOLTERS 1891 samt den späteren deutlicheren polaren Verdichtungen abgebildet und zum Teil beschrieben hat; den Nachweis der indirekten Kernteilung bei den Gregarinen hat zuerst HENNEGUY in einer mir leider direkt nicht zugänglichen Arbeit erbracht. Die Kernmembran schwindet erst spät, ein Verhältnis, das auch MRAZEK bei den Gregarinen der Rhynchelmis zu konstatieren die Gelegenheit besaß. Eine Folge davon ist, daß es gerade wie bei den Ciliaten hier zu einer eigentümlichen Torsion der Centralspindel kommt, die zum Teil auch durch den Widerstand und Rückstoß an dem so viele Einschlüsse bergenden Protoplasma bedingt wird (Fig. 4 u. 8).

Die Kernteilung der Gregarinen wäre demnach wieder ein Glied

jener noch nicht geschlossenen mannigfachen Kette von Übergängen, die von der direkten Kernteilung zu der indirekten führen; ohne auf weitgehende, derzeit noch unberechtigte physiologische oder vielleicht gar phylogenetische Spekulationen einzugehen, seien hier nur die uns interessierenden Entwicklungsstadien kurz charakterisiert. Zunächst zertrennt bei einzelnen Formen gleichsam ein besonderes Karyosom den Kern, dann findet wieder bei anderen Protozoen eine intranukleare Spindelausdifferenzierung mit minutiösen polaren Platten statt (Ciliaten), dann bilden sich extranukleare polare Anhäufungen, die Centrosphaeren gleichen, aus (Gregarinen), wobei die Kernmembran erst später schwindet und schließlich kommt es bei den höchsten Formen zur Entwicklung von selbständigen „kinetischen“ Apparaten, den Centrosomen und Sphaeren, die sich auch unabhängig vom Kern teilen können (in natürlichen Fällen bei der Histogenese der Spermie, ferner bei den Zerschnürungsversuchen der Seeigelleier, bei den Versuchen H. E. ZIEGLER'S sowie bei der Beeinflussung der Karyokinese durch chemische Stoffe etc.). Eine derartige Reihenaufstellung muß aber bis jetzt den Charakter des Provisorischen besitzen, da eine jede Untersuchung einer neuen Protozoenform neue Überraschungen bringen kann.

Ein eigentliches Hinüberwandern der Kerne aus dem Zellleibe des einen Syzygiten in den anderen wurde in keinem Falle beobachtet; die diesbezügliche Angabe WOLTERS', die auch nicht durch direkte Beobachtungen gestützt wird und nur auf Grund einer Kombination von mehreren Schnitten gemacht wurde, beruht wohl auf einem Irrtum. Von einer Konjugation auf diesem Stadium konnte sich auch CUÉNOT und MRÁZEK bei den Rhynehelmsgregarinen nicht überzeugen. Auch bei der von SIEDLECKI beobachteten *Lankesteria ascidia* findet auf dem analogen Stadium keine Konjugation statt, sondern es tritt nur auf den Stellen der sich berührenden sog. Pseudopodienöffnungen in den beiderseitigen Plasmen ein intensives Strahlungsphänomen auf; erst später verschmelzen je zwei Sporblasten zusammen. Auf den späteren Stadien degeneriert der alte Restkern entweder rapide oder erhält sich noch solange, bis die Mehrzahl der kleinen Spindeln aufgeteilt ist (Fig. 5), wobei die einzelnen Kugeln des zerfallenen Innenkörperrestes sich mit EH zunächst in der Art einer Spiegelfärbung tingieren. Die Körnchen chromatischer Substanz, die WOLTERS auf seinen mit der FLEMING'schen Lösung gewonnenen Präparaten sah und sie in keinerlei befriedigenden Weise deuten konnte, dürften auf Teile des zerfallenen Restkernes zurückzuführen sein. Die aktiven Kerne teilen sich in-

zwischen der Peripherie entlang an, wobei ihre Spindeln zusehends kleiner werden und immer weniger Details erkennen lassen (Fig. 5—8); an ihnen ist nur die Erscheinung bemerkenswert, daß in der Äquatorialplatte im Gegensatz zu früher die chromatoiden Bestandteile dicht, fast ringartig angeordnet sind (Fig. 6). Die Sphaeren sind dagegen undeutlich, radienärmer und auf einzelnen Stadien gar nicht zu erkennen. Die peripher, etwas tangential liegenden Spindelteilchen zulezt so, daß die Polsphaere des einen Pols immer einen Buckel verdichteten Plasmas vordrängt, in den der Kern des künftigen Sporoblasten (Gametocyten) zu ruhen kommt und schließlich durch eine eigene Stielbildung abgeschnürt wird, — ob es hier zu Zwischenkörpern und Spindelplattenbildung kommt, kann wegen der großen Kleinheit des Objektes nicht mit Sicherheit festgestellt werden. Alle aktiven Kerne befinden sich auf demselben Entwicklungsstadium, wie dies auch für die Knospenbildung der *Noctiluca* von DOFLEIN angegeben wurde, — ein Phänomen, das zum Teil auch den gleichen osmotischen Koeffizienten des peripheren, aktiven colloidalen Protoplasmas zurückzuführen ist. — Inzwischen lösten sich in dem inneren Plasmaraume der Syzygiten die Paraglykogenkörper an, und es bildeten sich hier und dort Vakuolen an, während vielfach außen an der Peripherie eigenartige kleine Körper — vermutlich weitere Stoffwechselprodukte — konstatiert werden konnten. Auf die hier nur in ihren Hauptpunkten geschilderte Weise entstehen nun die von den früheren Autoren richtig gedeuteten Sporoblasten, die um den Restkörper, der später fast ganz schwindet, angeordnet sind. Durch die ungleiche Verteilung der Spindeln an der an Substanz zunehmenden, sich verdichtenden Oberfläche sowie durch die innere „Verödung“ und Verflüssigung des Restkörpers wird dieser vielfach in eigenartiger Weise abgefurcht und eingebuchtet. Zwischen einzelnen Sporoblasten nahm ich eine Kopulation, die allerdings infolge der kleinen Elemente sich nur mit Mühe feststellen läßt, wahr; die kritischen Stadien wurden in den Fig. 11—12 abgebildet. Da die Gametocyten stellenweise eine gewisse Beweglichkeit zeigten, könnte die Copula verschiedenen Individuen angehören.

Eine Verschmelzung zweier Sporoblasten als Isogameten ist auch aus dem Grunde wahrscheinlich, daß die Sporoblasten durch die Teilungen sehr klein werden, auf dem nächsten, bald sich anreihenden Stadium, das durch eine etwas längliche Form der Sporoblasten ausgezeichnet ist, aber schon viel größer sind. Analoge Vorgänge liegen bei der *Lankesteria ascidiae* vor. Es wäre zu wünschen, daß dieser wichtige Vorgang bald an größeren Formen mit mehr Sicher-

heit überprüft würde. Hernach ist der Kern der Sporablasten deutlich sphaerisch gebaut und das Chromatin nimmt die Peripherie ein — nicht weit von ihm bemerkt man in dem hellen Protoplasma eine verdichtete Stelle, die ich auf den letzten Sphaerenrest zurückzuführen geneigt wäre (Fig. 12—13), auf manchen Kopulationsstadien kann man zwei derartige kritische Verdichtungsstellen wahrnehmen (Fig. 12b). Später nimmt dieses kleine Zellgebilde eine längliche kahnförmige Gestalt an, sein Protoplasma wird deutlicher sowie netzwabig strukturiert (Fig. 14), und indem es sich außen mit einem anfangs zarten, hernach sich stetig verdichtenden Häutchen umgibt, das polar 2 knopfartige Verdickungen führt, bildet es sich zu der Pseudonavicelle der älteren Autoren — zu der bekannten Sporocyste um. Unter der äußeren deutlich doppelt konturierten Schalenhaut kann man besonders an den Sporocysten der *Monocystis magna* noch ein feineres Häntchen konstatieren, das polar durch zwei mit EH oder mit Triacid deutlich sich färbende Präpfe verschlossen ist (Fig. 21). Der Kern teilt sich sodann am indirekten Wege durch eine Spindelbildung, die allerdings infolge ihrer Kleinheit schwer zu studieren ist, in 2 Tochterkerne, die polwärts wandern (Fig. 15) und sich hier abermals teilen, doch so, daß diesmal die „Spindel“ quergestellt ist (Fig. 16). Manchmal findet man auch Ausnahmen von dieser Achsenrichtung (Fig. 17). Schließlich teilt sich jeder Kern noch einmal, wobei die Spindel etwa um  $60^\circ$  gegen die letzte Spindelachse orientiert ist.

Der Kern vollführte derart meist von seiner ersten tangentialen Lagerung vor der Sporoblastbildung bis zu der letzten äquatorialen Anordnung in der Sporocyste eine Rotation von ungefähr  $240^\circ$ , ein Weg, den etwa auch das Centrosom bei der Spermatogenese der Weinbergschnecke während der Reifung zurücklegt. Nur selten findet man Ausnahmen dieser Polaritätsregel. Analoge Polaritätsverhältnisse dürften bei vielen cytologischen Entwicklungsvorgängen vorliegen, doch wurde bis jetzt wenig auf sie geachtet (Spermatogenese, Konjugation der Ciliaten, Polytomateilung, Noctiluca-Knospeung n. DOFFLEIN etc.).

Die derart auf jedem Pol entstandenen 4 Kerne unterliegen nun einer zunehmenden Verdichtung. Etwas mehr Schwierigkeiten setzt das folgende Stadium der Deutung entgegen, indem nun die je 4 Kerne eine längliche, hantelförmige Gestalt annehmen, oft sich in charakteristischer Weise überkreuzen, schließlich aber doch unter nachfolgenden Verkürzungen in die Äquatorebene der Sporocyste herabwandern; diese merkwürdige Erscheinung ist wohl zunächst

auf die später erfolgende Zerteilung und Segmentierung des gemeinsamen Protoplasmas in je 8 sichelförmige Protoplasten der Sporozysten, deren Kerne bei den folgenden Verlagerungen an den Polen so zerdehnt werden, zurückzuführen. Zum Schluß sind die 8 Sporozysten — die also Sporocysten entstammen, welche abermals auf eine isogame Kopulation von je zwei Sporoblasten zurückzuführen sind — nach Art der Segmente einer Orange in dem engen kahnförmigen Raume der Cyste angeordnet. Nach dieser Darstellung der Gregarinenentwicklung liegt hier eine weitgehende Analogie zu der Schizogonie bzw. Sporogonie der Coccidien vor. —

### Litteratur.

Die Arbeit von CUVÉNOT war mir leider nicht zugänglich; ich lernte ihre Hauptresultate aus dem Neapler Jahresbericht, aus LANG's Protozoen und aus dem bekannten Sammelreferat von LÜCKE kennen.

- 1) WOLTERS, MAX: Die Konjugation in Sporenbildung bei Gregarinen. Archiv f. mikroskop. Anatomie 1891. 37. Bd. p. 99 ff. Taf. V—VIII.
- 2) PFEIFFER, L.: Untersuchungen über den Krebs. Die Zellerkrankungen und die Geschwulstbildungen der Sporozoen. G. FISCHER, Jena 1893.
- 3) MAÁZEK, A.: Studia o sporozoich. Věstník král. české společnosti náuk. 1899. (Kernteilung und Sporulation bei den Gregarinen. Vorläuf. Mitteil. Die definitive Arbeit soll erst erscheinen.)
- 4) SCHAUDINN, F.: Untersuchungen über den Generationswechsel bei Coccidien. Zoolog. Jahrbücher Abteil. f. Anatomie u. Ontog. 13. Bd. 2. Heft 1900. p. 197 u. f. Taf. XIII—XVI.
- 5) DOFLEIN, F.: Studien z. Naturgeschichte d. Protozoen IV. Zur Morphologie u. Physiologie d. Kern- u. Zellteilung. Zoolog. Jahrbücher Abteil. f. Anatomie u. Ontog. 14. Bd. 1. Heft 1900. p. 1 f. F. I—IV.
- 6) LANG, A.: Protozoa. Lehrbuch d. vergl. Anatomie. FISCHER, Jena 1901.
- 7) DOFLEIN, F.: Die Protozoen als Parasiten u. Krankheitserreger. FISCHER, Jena 1901.

### Tafelerklärung.

#### Tafel IX.

Fig. 1—4. Erste Spindelstadien der gemeinsam encystierten Monocystis.

Fig. 3. „Centrosphaere“ in der Polansicht.

Fig. 5. Ein Individuum der Cyste mit zahlreichen Spindeln und dem Restkörper.

Fig. 6—8. Kleinere Spindelstadien.

Fig. 9. Deg. Kernrest.

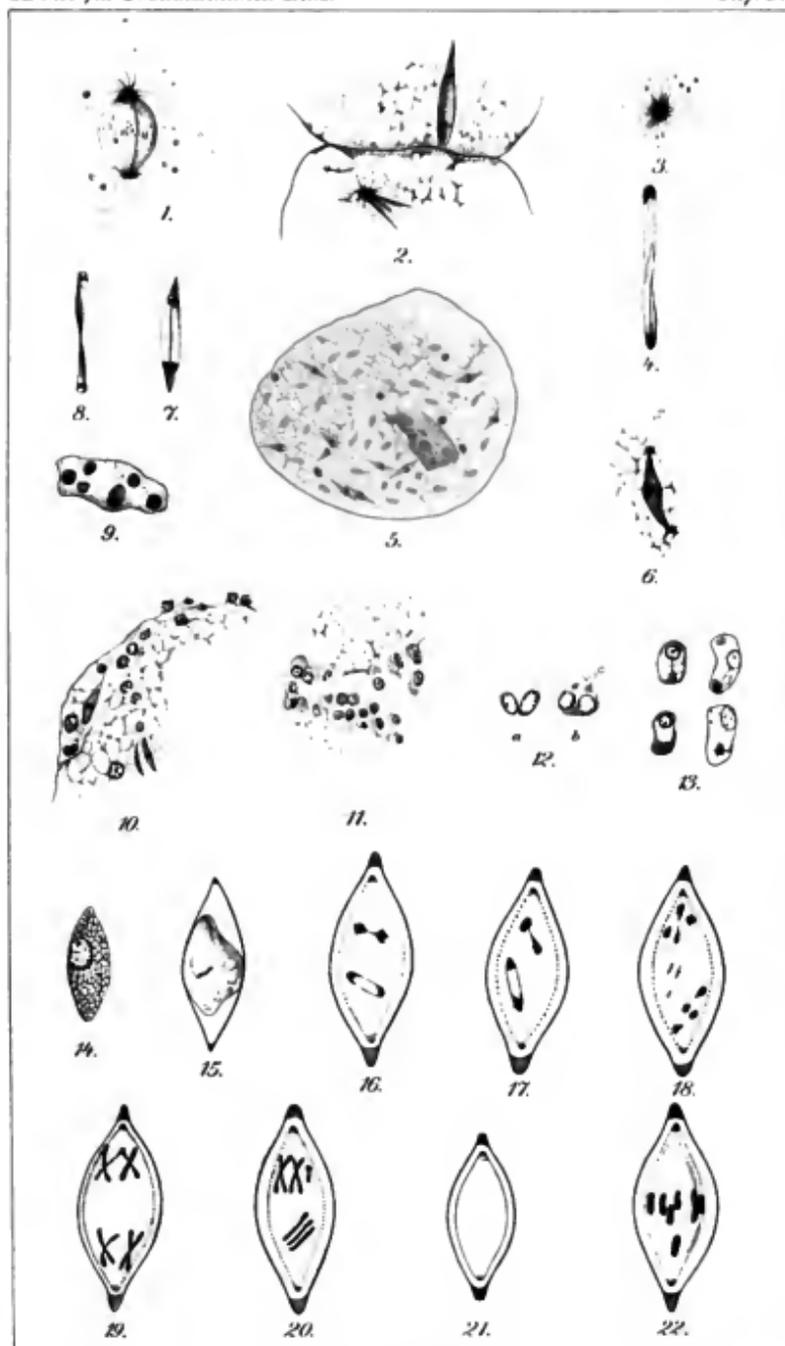
Fig. 10. Segment eines sporulierenden Individuums.

Fig. 11. Ausbildung von Sporoblasten, die des oberen Individuums sind größer, einzelne des unteren Individuums kopulieren. Die Stadien sind in Fig. 12 a u. b deutlicher abgebildet, bei b sieht man die kleinen Centrosphaeren (c).

Fig. 13. Sporoblasten (Gametocyten).

Fig. 14—22. Sporocysten mit den sich entwickelnden Sporozysten.

Fig. 21. Inneres Sporocystenhäutchen mit den terminalen „Verschlußknöpfen“.



**Nachtrag.**

Bei einer Litteratnrdurchsicht im Wiener Zoologischen Institut fand ich erst nachträglich die in vielen Punkten mit den vorliegenden Untersuchungen übereinstimmende und schon erschienene definitive Arbeit von CUENOT, Recherches sur l'évolution des Gregarines, Archives de Biologie T. XVII 1901, die mir leider bei der Abfassung der Arbeit in Frankfurt a. M. entgangen war. Im wesentlichen konnten demnach die Beobachtungen CUENOT's bestätigt werden.

Wien, 19. April 1902.

*Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

## **Beiträge zur Kenntnis der Bakterien und verwandter Organismen.**

### **I. Bacillus bütschlii n. sp.**

Von

**Fritz Schaudinn** (Rovigno).

Hierzu Tafel X.

---

#### **Inhaltsübersicht.**

Einleitung.

Material und Untersuchungsmethoden.

Gestalt und feinerer Bau der vegetativen Stadien des *Bacillus bütschlii*.

Die Teilung im vegetativen Zustande.

Die Sporenbildung.

Die Keimung der Sporen.

Über einige Kunstprodukte bei der Präparation des *Bacillus bütschlii*.

Strukturveränderungen des *Bacillus bütschlii* beim Absterben.

Über einige Entwicklungsstörungen bei der Sporenbildung des *Bacillus bütschlii*.

Deutung der Befunde.

Litteratur.

Tafelerklärung.

---

Bei meinen Untersuchungen über freilebende und parasitäre Protozoen sind mir im Laufe der Jahre auch eine Anzahl z. T. sehr interessanter Protophyten zu Gesicht gekommen. Über einige derselben, die mir besonders merkwürdig oder wichtig vorkamen, habe ich Beobachtungen und Notizen gesammelt, bei einzelnen auch systematische Untersuchungen angestellt. Ich beabsichtige diese Studien, die teils aphoristischen Charakter tragen, teils detaillierter angeführt

sind, in einer Reihe von Einzelabhandlungen allmählich zu veröffentlichen, in der Hoffnung, daß dieselben doch hier und da Anregung zu neuen Untersuchungen bieten. Sie sollen einen durchaus anspruchslosen Charakter tragen, weil ich Zoologe bin und den botanischen Fachgenossen vielleicht nicht viel Neues sagen können. Aus diesem Grunde bitte ich auch um Entschuldigung, wenn ich die ausgedehnte botanische Litteratur nicht beherrschen kann und daher in manchem zu wenig Rücksicht darauf nehmen sollte.

Die folgende Abhandlung befaßt sich mit einem Organismus aus der Gruppe der Bakterien. Derselbe wurde von mir bei Gelegenheit von Untersuchungen der parasitären Protozoen der Küchenschabe, *Periplaneta orientalis* entdeckt. Er besitzt auffallende Größe und ermöglichte daher Studien über seinen feineren Bau, seine Teilung und endogene Sporenbildung. Letztere war von besonderem Interesse, weil stets zwei Sporen in dem Stäbchen gebildet wurden. In der bakteriologischen Litteratur begegnet man Angaben über zweisporige Bazillen nur selten. Meist betrachtet man das Vorkommen von 2 Sporen als eine Anomalie. Der einzige Fall, in dem angeblich stets 2 Sporen in der Zelle gebildet werden sollen, wurde, soweit ich die Litteratur habe ermitteln können, von KERN (1881) beschrieben. Dieser Autor entdeckte bei der Untersuchung des Kefirs ein großes Bakterium, bei dem jede Zelle an beiden Polen je eine Spore bildet, weshalb er die Form *Dispora caucasica* nannte. Da aber die Kritik (cf. MIGULA 1897, p. 160) sich etwas skeptisch den Angaben KERN's gegenüber verhielt, wird man eine Nachuntersuchung seiner Befunde abwarten müssen. Ob für zweisporige Angehörige der Gattung (oder vielleicht höhere Gruppe?) *Bacillus* eine besondere Untergattung, die dann den Namen *Dispora* führen würde, aufgestellt werden kann, wage ich nicht zu entscheiden. Bei meiner Form ist die Zweisporigkeit ein konstantes Merkmal.

Die Hauptursache, weshalb ich mich veranlaßt fühle, meine Beobachtungen über diesen *Bacillus* des Schabendarms zu veröffentlichen, liegt aber in den merkwürdigen Vorgängen, die ich vor dem Auftreten der Sporen an den Zellen beobachtete. Sie bestehen in der Ansbildung einer Scheidewand in der Zelle, also Teilung des plasmatischen Inhalts und darauf folgender Verschmelzung nach Resorption der Scheidewand. Dieser Vorgang erinnerte mich lebhaft an die neuesten Entdeckungen über die Kopulation von *Actinosphaerium* (cf. R. HERTWIG 1898) unter den Protozoen. Hier teilt sich die Zelle in zwei, die dann nach Ausstoßung von Richtungskörpern wieder verschmelzen. Ich wurde durch meine Beobachtungen

an dem Schabenbacillus auch zu der Vorstellung geführt, daß die Vorgänge vor der Bildung der Sporen als eine primitive Art der Selbstbefruchtung aufzufassen sind. Ich hoffe, daß diese Beobachtungen die Diskussion über die Frage nach den ersten Anfängen der Befruchtungsvorgänge und nach dem Vorkommen derselben bei den niedersten Lebewesen, die wir kennen, anregen wird.

Von besonderem Interesse ist die Kernfrage bei den Bakterien, die, wie bekannt, noch ungelöst ist. Die schroffen Gegensätze, wie sie besonders in BÜTSCHLI'S und A. FISCHER'S Schriften uns entgegentreten, beweisen, wie schwierig diese Verhältnisse zu deuten sind. Auch in dieser Frage habe ich mir die im folgenden zu entwickelnde Ansicht selbständig gebildet, dieselbe soll zunächst nur für die vorliegende Form ausgesprochen werden. Beeinflußt wurde meine Auffassung von der diffusen Verteilung der Kernsubstanz während des vegetativen Zustandes der Bakterienzelle nur von den neuern Entdeckungen auf dem Gebiet der Protozoenkunde (cf. den Abschnitt über die Deutung der Befunde); besonders meine eigenen Beobachtungen über die multiple Kernvermehrung und die diffuse Verteilung der Kernsubstanzen bei Foraminiferen, Vorgänge, die inzwischen auch bei anderen Protozoen entdeckt wurden, haben mich hierzu geführt. In der Litteratur finde ich übrigens die Idee von der diffusen Verteilung der Kernsubstanz im Plasma der Bakterienzelle schon bei WEIGERT (1887), wahrscheinlich ist sie auch schon von anderen ausgesprochen worden. Ich bin aber weit davon entfernt, meine Einzelbeobachtungen an diesem zweifellos eigenartigen Bacillus zu verallgemeinernden Schlüssen auf andere Bakterien zu verwerthen. Ebenso wie bei den Protozoen bin ich auch hier der Ansicht, daß nichts gefährlicher ist, als bei den Einzelligen allgemeingültige Anschauungen von wenigen Einzelstudien zu abstrahieren. Die Mannigfaltigkeit und Verschiedenheit der Entwicklungsvorgänge bei den Protisten ist so groß, daß scheinbar ähnliche Organismen in ihrer Entwicklung ganz gewaltige Unterschiede aufweisen können. Das zeigen besonders deutlich die neueren Protozoenstudien (cf. z. B. Coccidien).

Schließlich sei noch erwähnt, daß der Bacillus der Küchenschabe besonders geeignet ist, um die alveoläre Plasmastruktur im Sinne BÜTSCHLI'S zu demonstrieren. Ich habe bei vielen Protozoen schon derartige Strukturen in deutlicher Weise auch am lebenden Objekt beobachtet, aber noch selten mit so vorzüglicher Klarheit ausgeprägt gefunden, wie bei diesem Spaltpilz. Ich kann denselben jedem, der an dem Vorkommen solcher Strukturen im lebenden

Plasma zweifelt und dieselben für Kunstprodukte erklärt, zum Studium empfehlen. Um meiner Verehrung gegen den Begründer und Verfechter der Anschauungen über die Alveolarstruktur des Protoplasmas Ausdruck zu verleihen, nenne ich das Objekt der folgenden Untersuchung *Bacillus bütschlii*.

### Material und Untersuchungsmethoden.

Der große zweisporige *Bacillus*, der im folgenden eingehend geschildert werden soll, lebt zusammen mit einer großen Anzahl anderer Protophyten und Protozoen im Mitteldarm der Küchenschabe, *Periplaneta orientalis*. Seine auffallende Größe und die langsame gravitatische Art seiner Bewegung sind so charakteristisch, daß es nicht schwer fällt, ihn von den fast stets in großen Mengen vorhandenen anderen Parasiten, selbst bei schwacher Vergrößerung, zu unterscheiden.

Verwechslungen mit den dort lebenden Amöben, Flagellaten, Gregarinen und sonstigen Protozoen sind ausgeschlossen; außer diesen häufigen Mitbewohnern von ähnlicher Größe, kommen die zahlreichen, viel kleineren Spaltpilze (Bazillen, Kokken und besonders reichlich Spirillen) sowie die häufig zu findenden Hefepilze gar nicht in Frage. Leider gehört der *Bacillus bütschlii* zu den selteneren Parasiten der Schabe; ich fand ihn in Berlin nur bei ca. 3% der meist aus Bäckereien stammenden Insekten. Wenn man daher reichlicheres Material haben will, muß man selbst die Infektion der Schaben vornehmen. Dies ist nicht sehr schwierig, wenn man erst die Sporen des *Bacillus* in den entleerten Fäces erkennen gelernt hat. Man braucht dann nur die Fäces mit den Sporen an die Schaben zu verfüttern, um nach 3—4 Tagen reiche Ansammlungen der Bazillen in allen Stadien der Entwicklung im Darmkanal des infizierten Tieres zu finden. Am sichersten geht man, wenn man wartet, bis die gefütterte Schabe selbst wieder Sporen entleert, dann hat man im Darm ohne Zweifel Teilungs- und Sporulationsstadien bei einander.

Bei der Untersuchung der Fäces auf Sporen muß man sich vor der Verwechslung mit Mikrosporidiensporen hüten. Fast regelmäßig finden sich die Dauerstadien eines *Nosema*, die in Größe, Gestalt und Lichtbrechungsvermögen Ähnlichkeit mit den Sporen unseres *Bacillus* haben in den Exkrementen. Am einfachsten ist die Unterscheidung, wenn die Membran des *Bacillus* noch die beiden Sporen

verbindet. Ist diese aber aufgelöst, was meistens der Fall sein dürfte, so bleibt als einziges, nicht ganz leicht zu erkennendes Unterscheidungsmerkmal, eine helle Stelle in der Sporenmembran an einem Pol der Bacillusspore (Membrandefekt der äußeren Sporenhülle, an der Stelle, an welcher der Bacillus später anskeimt), die der Nosemaspore fehlt. Letztere zeigt dafür an einem Pol die Polkapsel in der man bei stärkster Vergrößerung oft recht deutlich den spiralig aufgerollten Polfaden erkennen kann.

Für das Studium der Teilung des Bacillus muß man den Darminhalt stets schnell untersuchen; nachdem man mit schwacher Vergrößerung das Vorhandensein der Bazillen festgestellt hat, bringt man schnell ein Tröpfchen des Darminhalts auf ein mit Wachsfüßchen unterstütztes Deckglas, legt es auf den Objektträger und umrandet es mit Vaseline. Wenn man den Darminhalt längere Zeit der Luft aussetzt, wird man nur selten die Teilung beobachten können, sondern die meisten Bazillen schicken sich dann schnell zur Sporenbildung an. Die Beobachtung der letzteren bereitet daher geringere Schwierigkeiten. Die Bewegung der Stäbchen ist nicht sehr lebhaft und stört daher nicht in so hohem Maße bei der Beobachtung wie bei anderen Bakterien. Für das genauere Studium der Teilung und Sporenbildung muß man die Wachsfüßchen des Deckglases soweit herabschmelzen (mit einer heißen Nadel), daß die Bazillen gerade festgelegt werden. Natürlich muß dies mit der nötigen Vorsicht geschehen, damit keine Hemmung der normalen Entwicklung eintritt.

Die bedeutende Größe des Bacillus gestattet leicht ihn auch ganz isoliert zu beobachten. Ich habe mit einer feinen Glaskapillare die einzelnen Stäbchen aus dem Darminhalt heraus gefangen und in die feuchte Kammer übertragen. Hier wird man in der Beobachtung nicht durch die Bewegungen der anderen Mitbewohner des Darmes gestört. Als Beobachtungsmedium benutzte ich stets filtrierte Darmflüssigkeit derselben Küchenschabe, der ich den Bacillus entnahm. Dies geschieht leicht in folgender Weise: Auf ein Deckglas legt man ein Stückchen feinsten Filtrierpapiers, zieht dann den Darm aus der Schabe heraus und legt ihn auf das Filtrierpapier, um ihn der Länge nach aufzuschneiden; während man nun ein Tröpfchen des Darminhalts auf einen anderen Objektträger bringt und mit der Kapillare die Bazillen herausfischt, sickert aus dem Rest des Darminhalts so viel durch das Filtrierpapier hindurch, daß das darunter befindliche Deckglas mit einer dünnen Flüssigkeitsschicht bedeckt ist. Man entfernt nun vorsichtig das Filtrierpapier, indem man es mit dem Darminhalt

senkrecht abhebt und bläst den Inhalt der Kapillare auf die Flüssigkeitsschicht. Das Deckglas wird dann sofort auf die feuchte Kammer gelegt und untersucht. Mit einiger Übung geht die ganze Manipulation sehr schnell. Bei gut gelungenem Präparat bleiben die Bazillen oft 10—12 Stunden gut beweglich, die Teilung geht, wenn begonnen, normal weiter, ebenso die Sporenbildung.

In ähnlicher Weise verfuhr ich auch bei dem Studium der Auskeimung der Sporen. Die trockenen Fäces, in denen ich das Vorhandensein der Sporen festgestellt hatte, wurden fein gerieben und etwas von dem Pulver in die filtrierte Darmflüssigkeit gebracht. Die Auskeimung begann dann bei einzelnen Sporen meist nach 2—3 Stunden. Eine weitere Entwicklung der ausgekeimten Bazillen konnte ich aber nicht erreichen. Stets starben sie nach 8—10 Stunden ab, während bei der künstlichen Infektion des Darmkanals der lebenden Schaben stets eine lebhafte Wachstums- und Teilungsperiode der ausgekeimten Bazillen zu konstatieren war und erst nach 2—3 Tagen die Sporenbildung einsetzte. Es empfiehlt sich auch zum bequemem Studium der Auskeimung die Verfütterung der Sporen an nicht infizierte Schaben, weil im Darmkanal der Prozentsatz der auskeimenden Sporen ein größerer ist (cf. den Abschnitt über die Auskeimung der Sporen). Ebenso wenig wie in dem Darmsaft außerhalb des Körpers der Schabe, gelang mir die Zucht des *Bacillus* auf künstlichen Nährböden. Da aber die Isolierung der Stäbchen wie Beobachtung der Entwicklung derselben auch ohne Reinkulturen ohne Schwierigkeit zu bewerkstelligen war, habe ich nicht viel Zeit auf diese Experimente verwendet und verzichte daher auf eine eingehende Schilderung meiner negativen Befunde.

Die Konservierung der Bazillen und Anfertigung der Dauerpräparate erfolgte nicht nach den in der Bakteriologie üblichen Trockenmethoden, sondern nach dem in der Protozoenforschung in neuerer Zeit angewandten Verfahren, auf feuchtem Wege. Im wesentlichen bediente ich mich der Methode, welche ich bei dem Studium der parasitären Protozoen, besonders der Coccidien schon eine Reihe von Jahren mit Erfolg benutzt habe. Ich verweise auf die ausführliche Darstellung, welche ich in meiner Arbeit über *Coccidium schubergi* (Zool. Jahrb. v. 13 1900 p. 207) gegeben habe. Die Ausstriche des Darminhalts wurden in derselben Weise wie dort geschildert angefertigt. Zur Fixierung der Ausstriche wurden die verschiedensten Flüssigkeiten probiert. Am besten wirkten für die Bazillen, ebenso wie für die von mir untersuchten Protozoen, heißer Sublimatalkohol in der von mir angegebenen

Mischung (2 Teile konzentr. wässrige Sublimatlösung und 1 Teil Alkohol absolut.) und Osmiumsänredämpfe. Diese beiden Mittel ergaben weder Schrumpfung noch Quellung der ziemlich empfindlichen Bazillen. Essigsäurezusatz zu der Sublimatmischung, der für viele Organismen empfehlenswert ist, brachte bei den Bazillen störende Quellungen hervor.

Starker Alkohol führte fast regelmäßig zur Plasmolysierung des Inhalts der Bakterienzelle. Auch die sonst vorzügliche Dienste leistende HERRMANN'sche (Platinchlorid-Osmiumessigsäure) und FLEMING'sche (Chrom-Osmiumessigsäure) Lösung bewirkte Kunstprodukte an den Bakterien. Die verschiedenen Pikrinsäuremischungen wirkten durchweg schlecht. Die übliche Trockenmethode wurde nur für die Geißelfärbung nach LÖFFLER angewandt, für das feinere Studium des Inhalts der Bazillen ist sie ganz unbrauchbar.

Die mit heißem Sublimatalkohol fixierten Deckglasausstriche des Darminhalts werden in der üblichen Weise mit Jod-Alkohol ausgewaschen, die mit Osmiumsäure fixierten kurze Zeit in Wasser abgespült und beide Arten dann in Alkohol von langsam steigender Konzentration sehr allmählich gehärtet.

Als bestes Färbungsmittel für die feineren Strukturen der Bakterienzelle hat sich die HEIDENHAIN'sche Eisenhämatoxylinfärbung bewährt, die alle Abstufungen der Tinktion ermöglicht. Nächst dem gibt auch GRENACHER's Hämatoxylin, saures DELAFIELD'sches Hämatoxylin nach BÜTSCHLI's Angaben, MAYER's Hämalaun, Boraxkarmin, Fuchsin, Gentianaviolett, Kaisertinte, Methylenblau (mit und ohne Eosin) gelegentlich brauchbare Färbungen. Näheres darüber wird bei Besprechung der Einzelheiten der Strukturen angegeben werden.

Lebendfärbung mit Methylenblau wurde auch versucht, ohne Vorteile für die Beobachtung zu ergeben; eine deutliche Färbung trat erst beim Absterben der Bazillen ein. Neutralrot färbte ebenso wenig irgend welche Bestandteile der lebenden Zelle. Im allgemeinen kann ich bezüglich des vorliegenden Objektes überhaupt sagen, daß die meisten zu schildernden Strukturen schon ohne weiteres bei gutem Licht und zweckmäßiger Ablendung an der lebenden Zelle so deutlich zu erkennen waren, daß die Konservierung und Färbung, wenn sie gut gelang, im wesentlichen nur eine Bestätigung der am lebenden Objekt beobachteten Erscheinungen ergab.

Als Beobachtungsmedien oder Einschlußmittel für die fixierten und gefärbten Objekte kamen außer Wasser, Glycerin, essigsäures Kali, Nelkenöl, Cedernöl, Kanadabalsam in Anwendung.

Es wurde ein Mikroskop von ZEISS mit dem apochromatischen Obj. homog. Immersion 2 mm und den Kompensationsokularen 4, 6, 8, 12, 18 benutzt. Zum Aufsuchen und Verschieben der Objekte stand der große Kreuztisch von ZEISS zur Verfügung. Meist wurde starkes künstliches Licht (Auerlicht, Acetylen- und Zirkonlicht) benutzt, die Strukturen des lebenden Objekts sind bei künstlicher Beleuchtung deutlicher als bei Tageslicht.

### Gestalt und feinerer Bau der vegetativen Stadien des *Bacillus bütschlii*.

Die Gestalt des *Bacillus bütschlii* ist die eines langgestreckt cylindrischen Stäbchens mit halbkugelig abgerundeten Enden und kreisförmigem Querschnitt. Biegung des Stäbchens findet man äußerst selten; der Grund ist dann stets in Hemmnissen bei der Vorwärtsbewegung zu suchen, nach Überwindung derselben nimmt der Bacillus immer wieder seine grade gestreckte Gestalt an. Die abgerundeten Pole des Stabes sind mit einer Ausnahme gleich. Letztere bezieht sich, wie wir sehen werden, auf Stäbchen, welche vor kurzem erst die Teilung durchgemacht haben. Bei diesen ist der an der Durchschnürungsstelle gebildete neue Pol stets eine zeitlang weniger gewölbt als der alte (Fig. 8). Anfangs ist er sogar grade abgestutzt. Dieses ist ein ganz charakteristisches Merkmal für unseren Organismus. Die Größe der Stäbchen schwankt zwischen bedeutenden Grenzen, besonders gilt dies von der Längsausdehnung, während der Querdurchmesser konstanter ist. Die geringste gefundene Länge eines beweglichen Stäbchens betrug  $24 \mu$ , die größte  $80 \mu$ ; die Dicke schwankte nur zwischen 3 und  $6 \mu$ . Am häufigsten findet man die Stäbchen mit einer Länge von  $50-60 \mu$  und einer Breite von 4 bis  $5 \mu$ . Ein konstantes Verhältnis zwischen Länge und Dicke besteht nicht. Unsere Form gehört hiernach zu den größten Bazillen die wir kennen.

Die Größe des Spaltpilzes gestattet ihn schon mit schwacher Vergrößerung zu erkennen. Sein Lichtbrechungsvermögen im vegetativen Zustande ist nicht bedeutend. Man bemerkt aber schon bei 500facher Vergrößerung, daß er scharf und glatt konturiert ist und daß sein Inhalt nicht homogen, sondern fein und gleichmäßig granuliert erscheint. Bei Anwendung stärkerer Systeme (etwa 1000fache Vergrößerung) löst sich dies Bild der Granulierung in das eines zarten gleichmäßigen Netzwerks auf, dessen Knotenpunkte von den bei schwacher Vergrößerung allein sichtbaren stärker lichtbrechenden

Körnchen eingenommen werden. Die Figuren 1—8 zeigen dieses äußerst zierliche und regelmäßige Netzwerk, das ich für den optischen Ausdruck eines Alveolensystems im Sinne BÜTSCHLI's halte. Eine Färbung des Bacillus habe ich nicht nachweisen können, vielmehr erschien Inhalt wie Membran stets wasserhell.

Die Zelle ist umgeben von einer ziemlich derben, deutlich doppelt konturierten Membran, die ein stärkeres Lichtbrechungsvermögen besitzt als der Zellinhalt. Sie ist widerstandsfähig gegen Druck; man kann sie isoliert erhalten, wenn man den Zellinhalt ausdrückt. Bei konservierten und gefärbten Zellen gelingt es häufig auch, sie unter Anwendung quellender Mittel (z. B. Essigsäurezusatz) zur Abhebung von dem Zellinhalt zu bringen (Fig. 54, 1c). Viele Farbstoffe (besonders die Hämatoxyline und Methylenblau), die zur Anwendung kamen, färbten die Substanz der Membran etwas dunkler als den Inhalt (s. die Figuren). An der isolierten Membran (zweilen auch an der intakten) kann man mit stärksten Vergrößerungen feststellen, daß sie nicht strukturlos ist. Im optischen Längsschnitt wechseln hellere und dunklere Stellen ab (Fig. 1b, c); bei Betrachtung von der Fläche erscheint das Bild eines Netzwerks, dessen Fäden verhältnismäßig dicker, stärker lichtbrechender und stärker färbbar sind als die des Inhalts der Zelle, während die Maschenräume kleiner erscheinen (Fig. 1d). Ich vermute, daß diese Bilder ebenfalls der Ausdruck einer alveolaren Struktur sind und stelle mir vor, daß die Membran durch Verdichtung der äußersten Alveolenlage des Plasmas entsteht (daher die dickeren und dunkleren Alveolarwände). Eine ähnliche Netzstruktur der Membran hat auch BÜTSCHLI (1890, p. 8, 1896, p. 12) bei *Chromatium* und SCHEWIAKOFF (1893, p. 7) bei *Achromatium* beobachtet. Beide Autoren hatten auch die Membran ihrer Objekte durch Pressen von ihrem Inhalt entleert und sprechen dieselbe Ansicht aus wie ich.

Die Membran giebt nicht die Cellulosereaktion. Mit schwacher Jodlösung färbt sie sich gelblich. Mit MILLON's Reagens nimmt sie eine zart rosa Färbung an. In Pepsin-, Trypsinlösung und 5prozentiger Kalilauge bleibt sie erhalten, löst sich aber in konzentrierter Kalilauge und Schwefelsäure. Sie scheint demnach aus einer ähnlichen Eiweißsubstanz zu bestehen, wie es NENCKI und SCHAFFER (1899, p. 461) und andere bei einigen Bakterien, BÜTSCHLI bei *Chromatium*, SCHEWIAKOFF bei *Achromatium* ermittelt haben.

Bevor ich zur Besprechung des Inhalts der Membran übergehe, will ich das Wenige, was ich über die Bewegung und die Bewegungsorganellen, die Geißeln ermittelt habe, erwähnen. Aktive Gestaltsver-

änderungen der Zelle habe ich, wie erwähnt, nicht beobachtet; die einzigen Bewegungen, die ich finde, bestehen in ziemlich langsamem Vorwärts- und Rückwärtsgleiten in gerader Richtung. Nachdem die Zelle eine Strecke weit in einer Richtung sich langsam und stetig fortbewegt hat, steht sie momentan still und bewegt sich in entgegengesetzter Richtung zurück. Bei stärkerer Vergrößerung bemerkt man leicht, daß sie sich hierbei um ihre Längsachse dreht. Stößt sie bei der Vorwärtsbewegung auf ein Hindernis, so kommt es vor, daß das Stäbchen sich etwas krümmt, um sich nach Überwindung des Hemmnisses wieder gerade zu strecken. Häufig aber beginnt auch sofort beim Anstoßen an einen Fremdkörper wieder die Rückwärtsbewegung. Die eigentümlich zitternde und wackelnde Bewegung, welche bei manchen Bazillen beschrieben wird, habe ich bei unserem Bacillus nicht wahrgenommen. Am lebenden Objekt habe ich mich nicht sicher von dem Vorhandensein von Geißeln überzeugen können, bisweilen glaubte ich an den Polen einzelne Fäden schlagen zu sehen, kam aber nie zu einem ganz sicheren Resultat. Daß aber solche Gebilde schon im Leben vorhanden sein müssen, erkennt man deutlich an den strudelnden und tanzenden Bewegungen, in welche die kleinsten Granulationen des umgebenden Mediums rings um das Stäbchen bei seinem Vorwärtsgleiten versetzt werden. Ferner ist es leicht zu beobachten, daß diese kleinen Fremdkörper auch in Momenten der Ruhe nie bis zur Oberfläche der Membran gelangen. Die Zelle ist stets von einem ganz hellen, körnchenfreien Hofe rings umgeben.

An Trockenpräparaten, die mit Kaisertinte oder nach LÖFFLER (auch mit einfacher Fuchsinfärbung gelingt zuweilen die Darstellung der Geißeln) gefärbt sind kann man feststellen, daß die ganze Oberfläche der Zelle dicht mit langen Geißeln besetzt ist (Fig. 1a). Die einzelnen Geißeln sind scheinbar gleich lang. Bisweilen schienen mir an den Polen stärkere Geißelschöpfe vorhanden zu sein; indessen ist es möglich, daß dies Kunstprodukte sind. Die einzelnen Fäden sind im Präparat leicht geschlängelt. Sie lassen sich in ihrem Verlauf nicht ganz bis zur Membran der Zelle verfolgen, sondern scheinen in einer homogenen Hüllsubstanz, welche die ganze Zelle umgibt, ihren Ursprung zu nehmen (Fig. 1a). Diese Hülle ist auch bei anderen Bakterien bekannt, man faßt sie wohl als einen gallertig verquollenen äußeren Teil der Membran an. Hiernach weichen die Geißelverhältnisse unseres Organismus nicht von den bei anderen Bazillen festgestellten Erscheinungen ab. Einen feineren Bau der Geißeln habe ich nicht konstatieren können, muß aber gestehen, daß

ich mich mit dieser Frage wenig abgegeben und nur wenige Färbungsversuche vorgenommen habe.

Der Inhalt der Membran, den wir jetzt genauer betrachten wollen, ist wie erwähnt, nach meiner Auffassung alveolär gebaut. Optisch dokumentiert sich diese Struktur als Netzwerk. Dasselbe ist sehr fein und gleichmäßig, wenigstens bei lebensfrischen intakten Zellen, während beim Absterben größere Vakuolen auftreten (Fig. 57—59). Der Durchmesser der einzelnen Netzmaschen schwankt zwischen 0,5 und 1  $\mu$ . Die oberflächliche Alveolenlage unter der Membran ist regelmäßig radiär angeordnet; hierdurch entsteht im optischen Durchschnitt das Bild eines sogenannten „Alveolarsaumes“ (BÜTSCHLI, cf. Fig. 1—8, 1 b, 1 c u. s. w.). Auch an Stellen, wo die Membran sich abgehoben hat (Fig. 1 c), kann man oft noch den Alveolarsaum wohl erhalten finden. Innerhalb dieser regulären Alveolarschicht sind die Netzmaschen unregelmäßiger angeordnet. Im Querdurchmesser der Zelle zählt man 5—6 solcher Alveolen. Im Leben ist der Alveoleninhalt (die Maschenräume) ganz hell und augenscheinlich aus einer dünnflüssigen wasserhellen Substanz gebildet, die Wände (Netzfäden) sind etwas stärker lichtbrechend, die Ecken (Knotenpunkte) von noch stärker lichtbrechenden Körnchen eingenommen (cf. Fig. 1—8). Der regelmäßige Alveolarsaum erscheint als eine hellere die innere Alveolarmasse umgebende Zone. Er bedingt eine unscharfe Abgrenzung eines dunkleren Centralteils von einem helleren peripheren Teil. Der erstere dürfte vielleicht dem „Centralkörper“, welchen BÜTSCHLI von anderen Bakterien beschrieben hat und den er für den Kern der Bakterienzelle anspricht entsprechen. Bei meinem Objekt ist dieser innere Teil aber weder am lebenden, noch am gefärbten Objekt so scharf abgegrenzt, daß ich ihn für ein morphologisch dem Zellkern ähnliches Gebilde ansprechen könnte. Der oberflächliche Alveolarsaum setzt sich nicht schärfer vom übrigen Inhalt ab als bei vielen Protozoen.

Am gut fixierten und gefärbten Präparat tritt die Netzstruktur meist noch deutlicher hervor als am lebenden Objekt (Fig. 32). Mit allen sogenannten Kernfarbstoffen (Hämatoxylin, Karmin) färben sich die Körnchen in den Knotenpunkten des Netzwerks intensiver als die übrigen Strukturbestandteile und behalten auch die Färbung beim Ausziehen am längsten. Bei der Färbung mit DELAFIELD'schem saurem Hämatoxylin (nach BÜTSCHLI) nehmen manche derselben eine rote Färbung an, während andere violett oder blau erscheinen. Auch mit Methyleneblau (Höchst) habe ich einzelne Körnchen an absterbenden Zellen schön rot gefärbt gefunden. Mit der ROMANOWSKY-

schen Methode (Methylenblau-Eosin) wird ebenfalls nur ein Teil der Körnchen rot gefärbt, andere erscheinen violett, andere ganz blau.

Ich stehe bezüglich des färberischen Nachweises von Kernsubstanzen auf dem Standpunkt A. FISCHER'S und habe die Überzeugung, daß die Färbbarkeit des sog. Chromatin nicht ein chemischer, sondern ein physikalischer Vorgang ist. Zu dieser Anschauung dürfte jeder vorurteilslose Beobachter kommen, der sich mit den Zellkernen der Protozoen befaßt. Die Färbbarkeit der Protozoenzellkerne ist außerordentlich variabel. Farbstoffe, die bei Metazoenkernen oft reine Kernfärbung ergeben, sind bei Protozoenkernen oft wirkungslos. Meines Erachtens ist das einzige sichere Kriterium des Zellkerns das morphologische. Einen morphologisch differenzierten Zellkern kann ich aber bei dem vegetativen Stadium unseres *Bacillus* nicht nachweisen. Ob andere Spaltpilze einen solchen besitzen, muß ich zunächst aus Mangel an eigener Erfahrung dahin gestellt sein lassen. Ich muß daher auch auf eine Diskussion der Frage, ob der sog. Centrialkörper, den BÜTSCHLI von anderen Bakterien beschreibt, dem Zellkern entspricht, vorläufig verzichten.

Meine persönliche Vorstellung von den Kernverhältnissen des *Bacillus bütschlii* ist die, daß die Kernsubstanzen, welche bei anderen Zellen zu einem morphologisch differenzierten Zellkern vereinigt sind, hier im vegetativen Zustande noch diffus durch das Plasma verteilt erscheinen. Ich erinnere hierbei an die multiple Kernteilung, wo wir auch Zellstadien finden, die keinen differenzierten Kern nachweisen lassen, sondern bei denen die gesamte Kernsubstanz in unregelmäßigen Brocken und Körnchen durch das ganze Plasma zerstäubt ist. Näher komme ich auf diese Frage nach Schilderung der Sporenbildung (in dem Abschnitt über die Deutung der Befunde) zurück.

### Die Teilung im vegetativen Zustande.

Die Vermehrung des *Bacillus bütschlii* im vegetativen Zustande erfolgt wie bei allen übrigen Bakterien durch Querteilung. Ich habe den ganzen Vorgang wiederholt am lebenden Objekt verfolgt und stets in gleichartiger Weise sich abspielen sehen.

Die beiden Teilstücke, in welche die Zelle zerfällt, sind meist gleich, die Teilungsebene tritt dann in der Mitte der Zelle auf (Fig. 2—7). Bei sehr langen Stäbchen habe ich aber auch bisweilen Zerfall in ungleiche Teile gefunden (Fig. 39, 72). Nur selten bleiben die Teilzellen so lange miteinander verbunden, bis neue Teilungen

einsetzen und bilden so kurze Zeit kleine Zellverbände, wie dies ja bei anderen Bakterien häufig ist (Fig. 72). Irgend ein konstantes Verhältnis zwischen Länge des Bacillus und Eintreten der Teilung habe ich nicht gefunden; kurze und lange Stäbchen können zur Teilung schreiten.

Das erste Anzeichen, welches auf den Beginn der Teilung hinweist, ist das Auftreten eines größeren, stärker lichtbrechenden Körnchens in der späteren Teilungsebene. Dasselbe liegt stets in der Längsachse der Zelle (Fig. 2, 33). Ich habe den Eindruck gewonnen, daß dieses Körnchen seine Entstehung einer Verdichtung der Zellsubstanz verdankt. Hierfür spricht besonders, daß die Alveolen, welche dasselbe radiär umgeben, etwas größer, wie aufgebläht, erscheinen (Fig. 33), was ich mir durch Anhäufung von Flüssigkeit, bedingt durch Abgabe seitens der das Körnchen bildenden Substanz erkläre. Im gefärbten Präparat ist die letztere stets dunkler tingierbar und behält auch beim Anziehen am längsten die Färbung.

Dieses glänzende Körnchen verbreitert sich allmählich zu einer Scheibe, die senkrecht auf der Längsachse der Zelle steht (Fig. 4, 34) und wächst so lange in die Breite, bis sie die Zellmembran erreicht (Fig. 35); zugleich wird diese Platte auch dicker (0,5—1  $\mu$ ). Die Netzmaschen, welche an sie angrenzen, gruppieren sich zu einem regelmäßigen Alveolarsaum.

Dann tritt zunächst in der Mitte der Platte ein hellerer (im Präparat ungefärbter) Spaltraum auf (Fig. 5, 6, 36, 37), der sich allmählich nach der Peripherie andehnt und schließlich auch die Membran spaltet (Fig. 7, 38). Hiermit ist die Teilung beendet.

Die Tochterzellen bleiben noch kürzere oder längere Zeit miteinander verklebt, lösen sich aber während der Bewegungen des Doppelstäbchens schließlich von einander. Der Teilungspol ist auch an den freien Tochterzellen noch eine längere Zeit durch sein stärkeres Lichtbrechungsvermögen (im Präparat stärkere Färbbarkeit) und seine geringere Wölbung gegenüber dem freien Pol zu erkennen (Fig. 8). Erst allmählich wölbt er sich stärker. Ich habe die Vorstellung gewonnen, daß dies mit der Neubildung der Geißeln an diesem Pol Hand in Hand geht. Vielleicht steht die hier angehäufte stark lichtbrechende und färbbare Substanz, die mit der Ausbildung der Bewegungsorganellen allmählich verschwindet, in irgend einer Beziehung zu derselben. Ich erinnere an die Flagellaten, bei denen der Zusammenhang der Geißel mit einem stärker färbbaren Körper (der von Manchen als Centrosom gedeutet wird) in vielen Fällen nachgewiesen ist und an den Zusammenhang des sog. Zwischen-

körpers mit den Bewegungsorganellen bei der Spermatogenese der höheren Tiere.

Bei anderen Bakterien sind ähnliche Erscheinungen wie die hier geschilderten auch bekannt geworden. Das Auftreten einer Scheidewand vor dem Zerfall der Zelle ist wiederholt beobachtet worden (cf. MİĞULA, 1897, p. 138 ff.). Bei anderen Formen weichen die Vorgänge aber sehr von dem geschilderten Modus ab. BÜTSCHLI z. B. beobachtete bei verschiedenen Arten zuerst ringförmige Einschnürung der Membran. Interessant ist es, daß er an der Einschnürungsstelle auch eine stärkere Färbbarkeit nachweisen konnte. Im allgemeinen muß man aber sagen, daß die Einzelheiten der Zellteilung bei den meisten Bakterien noch wenig genau untersucht sind.

Eine Anordnung der Netzmaschen in faserige Längszüge, wie BÜTSCHLI und SCHEWIAKOFF es bei *Chromatium*, *Achromatium* und anderen Formen bei der Teilung konstatierten, habe ich bei meiner Art nicht beobachtet.

Schon früher habe ich erwähnt, daß die Teilung im Präparat, also außerhalb des natürlichen Wohnortes der Bazillen nur an solchen Zellen zu beobachten ist, welche schon mit der Ausbildung der Scheidewand (in Gestalt des glänzenden Körnchens) bei der Entnahme aus dem Darmkanal des Wirtstieres begonnen hatten. Der ganze Vorgang bis zum Zerfall der Zelle nahm im Präparat verschieden lange Zeiträume ein. Die Grenzzahlen sind 1—4 Stunden und zwar, dauerte in einem mittleren Falle die Ausbildung der Scheidewand von dem Auftreten des Körnchens bis zum Sichtbarwerden des Spalts etwa 30 Minuten, die Verbreiterung des Spaltes bis zur Membran etwas länger.

Ich vermte aber, daß der Prozeß unter günstigen Lebensbedingungen im Darm schneller vor sich geht; dafür spricht die Thatsache, daß man in den Ausstrichen sehr lange nach den einzelnen Stadien suchen muß.

### Die Sporenbildung.

Wie schon früher erwähnt wurde, findet die Sporenbildung des *Bacillus bütschlii* erst statt, nachdem eine Reihe von Generationen durch Teilung entstanden sind. Bei künstlicher Infektion des Schabendarms, vermittelt der Dauersporen, findet man in den ersten 2—3 Tagen fast nur vegetative Stadien des *Bacillus*. Er stimmt hierin also mit vielen anderen parasitären Einzelligen überein. Die Teilung dient zur Vermehrung der Individuen, zur sog.

Autoinfektion; die Sporenbildung, welche dem Wachstum und der Vermehrung ein Ende macht, steht im Dienste der Arterhaltung und vermittelt die Neuinfektion anderer Wirtstiere. Sie tritt ein, wenn die Lebensbedingungen des Organismus infolge seiner lebhaften Vermehrung oder aus anderen Gründen schlechter werden. Dies ist auch die Ursache, daß die Bazillen außerhalb des Darms, im Präparat meist schnell zur Sporenbildung schreiten, während die Teilung nur erfolgt, wenn sie schon im Darmkanal begonnen oder vorbereitet war. Die Beobachtung der Sporenbildung am lebenden Objekt ist sonach leichter als die der vegetativen Vermehrung. Erschwert wird ebenso wie dort die Verfolgung der Vorgänge durch die Bewegungen des Organismus. Unser Bacillus gehört zu den Formen, bei welchen die Geißelbewegung fast bis zur Beendigung der Sporenbildung bestehen bleibt. Man muß daher ebenso wie bei der Teilung den Organismus durch leichten Deckglasdruck festlegen, um die Vorgänge im Innern der Zelle ungestört und kontinuierlich zu verfolgen.

Die Bildung der Danersporen erfolgt bei unserem Bacillus in der für die Bakterien charakteristischen Form, auf endogene Weise, sie weicht von den meisten bisher untersuchten Objekten aber in zweifacher Hinsicht ab. Erstens dadurch, daß stets gleichzeitig 2 Sporen in dem Stäbchen angelegt werden, zweitens durch sehr merkwürdige Vorgänge, die dem Auftreten der Sporen vorangehen.

Man kann die Stäbchen, welche reif zur Sporenbildung sind, schon mit schwächerer Vergrößerung von den vegetativen Stadien unterscheiden. Während die letzteren sehr wenig lichtbrechend und zart granuliert sind, zeichnen sich die ersteren durch stärkeres Lichtbrechungsvermögen, bedingt durch Einlagerung größerer Körnchen aus. Die feinere Struktur der sporenbildenden Stäbchen ist dabei dieselbe wie bei den vegetativen. Auch bezüglich der Granulationen findet man alle Übergänge, ja man kann zuweilen unter dem Mikroskop in Verlauf einer halben Stunde das Entstehen der größeren Granulationen aus der feineren verfolgen; jedoch war es mir nicht möglich festzustellen, ob die größeren Granula der sporenbildenden Stäbchen durch Verschmelzung von kleineren entstehen, die Vergrößerung geht zu allmählich vor sich. Auch an gefärbten Präparaten fallen die sporenbildenden Stadien sofort durch ihre stärkere Färbbarkeit auf, die Menge und Größe der einzelnen färbbaren Körnchen ist aber sehr wechselnd.

Fig. 9 zeigt ein Durchschnittsbild der Granulation eines Sporenbildners, das recht scharf von dem in Fig. 1 gezeichneten vegetativen Stadium zu unterscheiden ist. Die Netzstruktur des Inhalts

ist dieselbe, nur die Körnchen in den Knotenpunkten sind viel größer. Fig. 40 stellt ein der Fig. 9 entsprechendes konserviertes Stadium dar, während Fig. 41 einen extremen Fall von grober Granulierung demonstrieren kann. Von besonderem Interesse ist das in Fig. 39 abgebildete Stadium. Es stellt einen Bacillus dar, dessen Inhalt durch eine Scheidewand in zwei ungleiche Teile zerlegt ist. Während die kleinere obere Hälfte die feinere Struktur des vegetativen Zustandes besitzt, ist die untere größere grob granuliert, ein Bild welches es wahrscheinlich macht, daß die Vorbereitungen zur Sporenbildung schon während der Teilung beginnen können.

Ich schildere nun die Bildung der Sporen nach einer kontinuierlichen Beobachtung am lebenden Objekt. Ich habe dieselbe fünfmal an festgelegten Stäbchen vollständig ausgeführt und stets in übereinstimmender Weise sich vollziehen gesehen, die Zeiträume, welche hierbei die einzelnen Entwicklungsphasen einnehmen, waren etwas verschieden, ich gebe die Durchschnittszahlen und füge gelegentlich in Klammern die abweichenden Ziffern bei. Zur Kontrolle wurden auch an frei beweglichen Stäbchen die einzelnen Phasen untersucht und übereinstimmend gefunden, sodaß der Schluß berechtigt ist, daß die Festlegung keinen bemerkenswerten schädigenden Einfluß auf die Sporenbildung ausübt.

Wenn man ein grob granuliertes Stäbchen in einem Tröpfchen Darmsaft der Küchenschabe isoliert, so bemerkt man schon nach ca. 30 Minuten (5, 10, 60) das Auftreten eines größeren glänzenden Kornes mit hellem radiären Alveolenhofe im Centrum des Stäbchens (Fig. 10). Genau so wie bei der Teilung des vegetativen Stadiums verbreitert sich dieses Körnchen und wächst in 20—40 Minuten zu einer quer gelagerten Scheidewand aus (Fig. 11), die sich am lebenden wie gefärbten Objekt (Fig. 42) in nichts von der bei der Teilung auftretenden stärker lichtbrechenden und färbbaren Platte unterscheidet.

In diesem Stadium (Fig. 11) verweilt der Bacillus längere Zeit (1—2 Stunden), irgend welche Veränderungen im Innern habe ich trotz angestrenzter Beobachtung nicht wahrgenommen. Nach dieser Zeit wird ganz allmählich die stark lichtbrechende Scheidewand schwächer lichtbrechend und dünner (Fig. 12), nach einer halben Stunde ist sie ganz verschwunden, der Bacillus sieht genau so aus wie vorher (Fig. 9).

Das Undeutlicherwerden der Scheidewand geht so allmählich vor sich, daß man nicht beobachten kann, in welcher Weise die Auflösung erfolgt. Schließlich wird ein Stadium erreicht, in welchem die

Querwand nur ganz zart als eine Reihe glänzender Körnchen wahrzunehmen ist; letztere verlieren dann auch ihre regelmäßige Anordnung in einer Linie, und der Bacillus sieht genau so aus wie vor seinem Teilungsversuch.

Bei sehr genauer Betrachtung bemerkt man alsbald, daß der Inhalt des Stäbchens sich nicht mehr in Ruhe befindet. Zeichnet man z. B. ein Körnchen mit dem Zeichenprisma, so findet man es nach einigen Minuten nicht mehr in derselben Lage, die einzelnen Granulationen werden verschoben, mit anderen Worten, es beginnt eine Plasmaströmung. Im Zeitraum einer viertel bis halben Stunde nimmt diese Bewegung an Schnelligkeit so bedeutend zu, daß man sie schon ohne Zeichenapparat, mit dem Auge erkennen und verfolgen kann. Es ist eine springbrunnenartige Längsströmung. In den centralen Teilen strömen die Körnchen in entgegengesetzter Richtung als in den peripheren; an den Polen biegen dieselben wie die Tropfen eines Springbrunnens in die entgegengesetzte Richtung um.

Bei dieser Plasmaströmung werden die Netzmaschen des Plasmas, die ich für Alveolen halte, stark in die Länge gezogen, eine Erscheinung, die wir ja von vielen Zellen, besonders durch die Untersuchungen BÜTSCHLI's schon kennen; das Stäbchen sieht im Innern längsgestreift aus, eine fibrilläre Struktur wird vorgetäuscht (Fig. 13). Nicht nur die einzelnen Alveolen werden stark in die Länge, parallel zur Längsachse des Stäbchens, gestreckt und in faserigen Längszügen aneinander gereiht, sondern auch die größeren Granulationen in den Ecken derselben nehmen längsspindelförmige Gestalt an, wie man in den gefärbten Präparaten (Fig. 43) besonders deutlich wahrnehmen kann. Der Alveolarsaum unter der Membran nimmt aber, wie mir sicher schien, nicht an der Strömung teil. Die Alveolen desselben behalten im Leben und in den Präparaten stets ihre regelmäßige Anordnung bei und werden nicht in die Länge gestreckt (Fig. 13, 43). Die Plasmaströmung nimmt, wie gesagt, ganz allmählich zu, die größte Geschwindigkeit, die ich gemessen habe, betrug  $20 \mu$  in einer Minute, d. h. ein in das Auge gefaßtes Körnchen im centralen Teil der Zelle legte die Strecke von  $20 \mu$  in einer Minute zurück.

Die Strömung hielt verschieden lange Zeit an,  $\frac{1}{2}$ — $1\frac{1}{2}$  Stunden sind etwa die Grenzzahlen, die ich beobachtet habe, ebenso langsam wie sie auftrat, nimmt sie auch ab, schließlich kann man sie wieder nur noch mit dem Zeichenapparat nachweisen; in dieser Phase ist sie jedoch nicht mehr springbrunnenartig, sondern unregelmäßig, d. h. in den verschiedenen Teilen der Zelle bemerkt man ganz ver-

schieden gerichtete Verlagerungen der Körnchen, man vermag aber keine Gesetzmäßigkeit der Bewegungen nachzuweisen. Trotzdem muß eine solche vorhanden sein, denn diese langsamen Ortsveränderungen führen ganz allmählich zu einer sehr charakteristischen Anordnung der Körnchen in der Zelle. Im Verlauf einer halben Stunde bis zu einer Stunde stauen sich nämlich die letzteren sämtlich in den centralen Teilen der Zelle dicht zusammen und nehmen die Konfiguration eines geschlängelten Bandes an, welches von Pol zu Pol zieht und wenn es fertig ausgebildet ist, durch sein stärkeres Lichtbrechungsvermögen im Leben und seine Färbbarkeit im Präparat eine außerordentlich auffallende Erscheinung ist (Fig. 14). Die peripheren Teile der Zelle, die nun ganz von den größeren Granulationen befreit sind, zeigen ein sehr blasses, wenig färbbares Netzwerk, aus dem der centrale Körnerstrang kraß hervorleuchtet. Der letztere ist stets geschlängelt, aber von verschiedener Dicke (Fig. 14, 44), je nach der Zahl und der dichteren oder weiteren Lagerung der Körnchen, die ihn zusammensetzen, an manchen Stellen besteht er nur aus einer einzigen Reihe von Granula.

Bei sehr starker Anhäufung grober Granulationen in der Zelle macht die Strukturveränderung bei der Plasmaströmung einen etwas anderen Eindruck wie bei der Norm. Fig. 63 stellt einen Teil eines solchen sehr grob granulierten Stäbchens dar, die Körnerreihen bilden hier ein Gewirr dichter, geschlängelter Fibrillen. Bei so starker Körnelung scheint es nicht zu einer Konzentration der Körnchen zu einem Faden kommen zu können. Ich habe zweimal derartige Stäbchen isoliert, sie starben beide ab.

Fig. 62 stellt ebenfalls ein abnormes nur einmal gefundenes Stadium dar; die Körnchen haben sich hier nicht zu einem einzelnen Strauge, sondern zu zahlreichen, kurzen, geschlängelten Fäden gruppiert. Ich glaube auch, daß dieses Stäbchen sich nicht normal weiter entwickelt hätte. Über die Ursachen dieser Entwicklungshemmungen vermag ich nichts auszusagen.

Zugleich mit der Konzentration der stark lichtbrechenden und stärker färbbaren Körnchen zu einem Faden oder Bande beginnen (Fig. 14, 44), die Granulationen sich an beiden Polen der Zelle anzusammeln. Diese Gruppierung der Körnchen an den Polen stellt den Beginn der Sporenbildung dar. Die Sporenanlage wächst im Verlauf einer halben bis ganzen Stunde auf Kosten des Körnerbandes, welches allmählich schmaler und kürzer wird (Fig. 15, 16, 45, 46).

Die junge Sporenanlage besitzt die größte Ähnlichkeit mit einem

alveolär gebauten Zellkern, wie wir ihn bei vielen Protozoenzellen kennen. Sie ist scharf begrenzt, die stärker färbbaren Körnchen, die früher in der ganzen Zelle verteilt waren, sind nur in ihr und in dem geschlängelten Bande lokalisiert, sie nehmen die Knotenpunkte der Netzmaschen ein und sind an der Grenze gegen den Alveolarsaum dichter gedrängt, wie bei der Kerngrenze vieler Protozoenkerne. Jemand, der ein gefärbtes Stäbchen in diesem Stadium (Fig. 16, 46) sieht, wird nicht zweifeln, dieses für eine zweikernige Zelle zu erklären. Jeder, dem ich diese Stadien demonstrierte, ohne ihm weitere Aufklärung zu geben, hat dies in der That auch gethan.

Nachdem die Sporenanlage etwa die dreifache Länge ihrer Breite erlangt hat, wächst sie nicht weiter, sondern beginnt sich zu kontrahieren. Der Körnerfaden ist hierbei bis auf eine schmale einfache Körnerreihe verbraucht; er kontrahiert sich nun ebenfalls und löst sich dabei von den Sporenanlagen los (Fig. 17, 18, 47).

Bei der Kontraktion der Sporenanlagen geben sie ihre Alveolenflüssigkeit ab; die stark lichtbrechenden Körnchen werden daher dichter aneinander gelagert und verschmelzen schließlich miteinander. Bei dem Auspressen der Flüssigkeit rückt die Sporenanlage etwas von ihrer ganz polaren Lage nach der Mitte der Zelle zu; sie wird viel kleiner aber stärker lichtbrechend wie anfangs, auch stärker färbbar (Fig. 17, 47). Bei ihrem weiteren Zusammenschrumpfen fließen schließlich alle Alveolenwände, die hauptsächlich aus der Substanz der stark lichtbrechenden Körnchen gebildet waren, zusammen, indem der Alveoleninhalt nach außen diffundiert. Schließlich, etwa eine Stunde nachdem die Sporenanlage ihre größte Ausdehnung gehabt hatte, stellt sie einen scheinbar ganz strukturlosen, äußerst stark lichtbrechenden Körper dar. Sobald man am lebenden Objekt keine Netzstruktur mehr wahrnehmen kann, nimmt auch im konservierten Präparat die Sporenanlage den Farbstoff nicht mehr leicht auf, sie wird schließlich unfärbbar (Fig. 48). Ihre Begrenzung ist während der Kontraktion immer schärfer und dunkler geworden.

Die hellen Alveolen, welche während der Kontraktion der Sporenanlage dieselbe in Form eines regulären Alveolarsaumes umgeben (Fig. 16, 17, 46, 47) fangen nun auch allmählich an, ihren Inhalt abzugeben, die Alveolarwandsubstanz kontrahiert sich und wird stärker lichtbrechend; es bildet sich auf diese Weise um die stark glänzende Sporenanlage (Fig. 18) eine sie konzentrisch umgebende homogene schwach färbbare Zone aus, deren Lichtbrechungsvermögen schwächer ist als die Substanz der Sporenanlage, aber

stärker als die übrige alveoläre Zellsubstanz. Die äußere Umgrenzung dieser Zone, die anfangs nicht scharf ist, wird schließlich deutlich und verdichtet sich zuletzt zu einer stärker lichtbrechenden, doppelt konturierten Membran. Seit dem Auftreten des Körnerfadens und der Sporenanlage sind nunmehr 2—3 Stunden vergangen.

Sobald die Membran der Sporenanlage ganz deutlich sich abhebt, ist die Lichtbrechungs-differenz zwischen der inneren und äußeren Zone der Sporenanlage meist verschwunden. Man bemerkt innerhalb der Hülle nur eine strukturlose, äußerst stark lichtbrechende Substanz. Während der Membranbildung ist an den inneren Polen der beiden Sporenanlagen abermals eine Verdichtung der alveolären Zellsubstanz aufgetreten, in Gestalt einer anfangs unregelmäßig begrenzten Anhäufung (Fig. 19, 48). Sie stellt das Material für eine zweite Hülle der Spore dar. Während sie sich ansammelt, treten gegen die Mitte der Zelle zu größere Alveolen auf, der Körnerfaden und der fein alveoläre Rest der Zellsubstanz, ziehen sich noch mehr von den Sporen nach der Mitte zurück (Fig. 19). Dieses spricht dafür, daß auch diese Substanz durch Verschmelzung der Alveolenwände unter Abgabe des Alveoleninhalts (nach der Mitte der Zelle) sich verdichtet. Im Gegensatz zu der ersten Verdichtungszone, welche die Sporenanlage umgab, ist zu erwähnen, daß die Substanz der zweiten etwas stärker lichtbrechend ist und in konserviertem Zustande leicht gefärbt werden kann (Fig. 48). Diese Substanz verbreitet sich nun allmählich dünner werdend, von dem inneren Pol der Spore nach dem äußeren und nimmt hierbei an Lichtbrechungsvermögen zu (wird also wohl dichter). Schließlich umhüllt sie die Spore fast vollständig, nur eine kleinere oder größere Zone am äußeren Pol bleibt frei davon (Fig. 20, 21, 49). Diese kleine Öffnung in der äußeren Sporenhülle bezeichnet die Stelle, an der, wie wir sehen werden, die Auskeimung erfolgt. Bei dem Dichterwerden der äußeren Hüllschicht der Spore bäß ihre Substanz allmählich auch ihre leichte Färbbarkeit ein; die ganz reife Spore läßt dann meist keinerlei Differenzierung in ihrem Innern mehr erkennen (Fig. 21). Wenn man sie aber nach der Konservierung zerdrückt und dann unter dem Deckglas färbt, kann man häufig noch ihre Zusammensetzung aus den drei ineinander geschachtelten Schichten erkennen. Fig. 53 zeigt ein solches Kunstprodukt, eine in günstiger Weise zerdrückte Spore, die deutlich die erste Sporenanlage, die helle Zone darum und die beiden Hüllen erkennen läßt.

Nachdem die äußere Hüllschicht gebildet ist, findet keine weitere Veränderung an den Sporen statt, sie sind reif. Seit dem Auftreten

der Sporenanlagen sind inzwischen 3—4 Stunden vergangen. Der Rest des Zellinhalts schrumpft immer mehr nach der Mitte zusammen, die helle Alveolenstruktur verschwindet allmählich, indem größere Vakuolen auftreten und zu noch größeren Lakunen zusammenfließen. Schließlich liegen die beiden Sporen nur noch von der zusammengefallenen Membran umhüllt; letztere kann noch längere Zeit (1—2 Tage) erhalten bleiben, um dann allmählich blaß zu werden und schließlich ganz zu verschwinden; ich vermute, daß sie unter Verquellung gelöst wird. Im lebenden Darm des Wirtstieres hingegen scheint sie schneller gelöst zu werden; man findet in den abgelegten Fäces mit seltenen Ausnahmen nur isolierte Sporen. Das Erkennungsmerkmal der freien Sporen ist, wie bereits früher erwähnt wurde, die helle Stelle an einem Pol, die durch das Fehlen der äußeren Hülle bedingt ist.

Die Geißelbewegung hört während der Sporenbildung meist in dem Zeitpunkt auf, in welchem die Sporenanlagen sich mit der ersten Membran umhüllen, bisweilen auch schon früher; einmal habe ich aber noch schwache Bewegungen bei einem Stäbchen mit ganz reifen Sporen gesehen. Nie hingegen findet man Bewegung bei Stäbchen, deren Restinhalt nicht mehr deutlich alveoläre Struktur aufweist. Wie die Figuren zeigen, befinden sich beide Sporen stets in der gleichen Entwicklungsphase, dies ist das normale Verhalten. Über Entwicklungshemmungen bei einer der Sporen, die sich gelegentlich finden, werden in einem späteren Abschnitt einige Mitteilungen gemacht.

Der ganze Prozeß der Sporenbildung von dem Auftreten der größeren Granulierung bis zur vollständigen Ausbildung der Sporen dauert etwa 8—12 Stunden, hiervon entfallen 3—6 Stunden auf die eigentliche Entwicklung der Sporenanlagen, während die übrige Zeit von den Vorbereitungen hierzu (Teilung und Verschmelzung) eingenommen wird.

Die reifen Sporen haben meist die in den Fig. 20—22 dargestellte länglich ellipsoidale Gestalt, doch finden sich nicht selten Abweichungen, von denen eine Reihe in Fig. 23—26 abgebildet ist. Man bemerkt eiförmige (Fig. 23), fast birnförmige (Fig. 24, 26) und etwas wurstförmig (Fig. 25) gekrümmte Formen. Eine Auftreibung der Membran des Stäbchens an der Stelle, wo die Spore liegt, wie bei anderen Bakterien, habe ich nie beobachtet.

Die Litteratur über die feineren Vorgänge bei der Sporenbildung der Bakterien ist nicht sehr umfangreich, meist erlaubt wohl die Kleinheit der Objekte nicht, genauere Beobachtungen über diese

interessanten Vorgänge anzustellen. MIGULA (1897) hat die Litteratur über diesen Gegenstand ausführlich zusammengestellt, da ich die meisten Einzelarbeiten mir nicht verschaffen konnte, muß ich auf seine Kritik der Sporenbildung verweisen.

Wie bereits früher erwähnt, findet man bei den meisten Bakterien nur eine Spore in den Stäbchen, ganz ansnahmsweise sollen gelegentlich zwei Sporen in derselben Zelle entstehen. Nur KERN beschreibt, wie bereits früher erwähnt, ein stets zweisporiges Bakterium, MIGULA bezweifelt aber, ob nicht dennoch eine Scheidewand zwischen den beiden Sporen existiert. Außerdem kommen bei *Bacillus inflatus* und *B. ventriculus* nach KOCH neben einsporigen Zellen nicht selten zweisporige vor, ebenso bei den grünen Kaulquappenbakterien die FRENZEL (1891) beschrieben hat. Bei unserer Form kann es nun keinem Zweifel unterliegen, daß die Zweisporigkeit ein konstantes Vorkommen ist. Wie später erwähnt werden soll, kann zwar zuweilen die eine Sporenanlage verkümmern oder nicht vollständig ausgebildet werden, angelegt werden aber stets zwei.

Bezüglich der merkwürdigen Vorgänge vor der Sporenbildung, die Teilung des Zellinhaltes und darauf folgende Wiederverschmelzung der Hälften, habe ich in der Litteratur keine ähnliche Angaben gefunden.

Dies erste Auftreten der Sporenanlagen scheint bei den von FRENZEL (1891) untersuchten grünen Bazillen des Kaulquappendarms Ähnlichkeit mit unserer Form zu haben. „Es bilden sich nämlich innerhalb des Centralkörpers oder in dem mit ihm identischen Zellraum ein oder zwei kernartige Körperchen, ungefähr von dem Umfang der künftigen Sporen“ (FRENZEL, 1891, p. 227), die Verf. für echte Zellkerne hält, eine Auffassung, die ich, wie später aneinander gesetzt werden soll, teile. Leider hat FRENZEL die Sporenbildung bei seiner Form nicht kontinuierlich verfolgt, sondern nur Stadien kombiniert. Es ist daher nicht zu entscheiden, ob das von ihm beschriebene „fadenartige Gebilde“, das bei der Sporenbildung in der Zelle auftaucht, etwas mit dem hier beschriebenen geschlängelten Körnerbande, welches die beiden Sporenanlagen verbindet, zu thun hat. Eine Nachuntersuchung sowohl dieser FRENZEL'schen Form wie der KERN'schen *Dispora* wäre sehr wünschenswert.

Das Auftreten einer gröberen Körnelung im Inhalt der Bakterienzelle vor der Sporenbildung ist schon von zahlreichen Formen bekannt (cf. MIGULA, 1897, p. 182; PRAZMOWSKI, 1880; BREFELD, 1881, p. 51 u. a.). „Später nimmt man ein etwas stärker lichtbrechendes kleines Körnchen wahr, welches meist dem einen Pole etwas genähert

erscheint und sich von den übrigen dadurch unterscheidet, daß es wächst und an Lichtbrechungsvermögen zunimmt. Mit dem Wachstum dieses Körnchens geht die Zahl der Körnchen im Plasma zurück etc.“ (MIGULA, 1897, p. 182). Bei anderen Bakterien wird aber beschrieben, daß die Körnchen zur Bildung der Spore zusammen treten. Es scheinen sonach auch bei der Sporenbildung der Bakterien die feineren Vorgänge sich in recht verschiedener Weise abzuspielen.

### Die Keimung der Sporen.

Ebenso wie die Sporen anderer Bakterien, keimen auch die des *Bacillus bütschlii* nicht in dem Medium, in dem sie gebildet werden, in unserem Falle also in dem Darmsaft desselben Wirtstieres, aus. Sie müssen erst in einen anderen Schabendarm gelangen, um sich zu entwickeln. Doch scheint es, als ob noch eine Anzahl anderer Bedingungen erfüllt sein muß, damit die Auskeimung erfolgen kann.

Ich habe wiederholt versucht, die feucht dem Darmsaft eines infizierten Tieres entnommenen Sporen im filtrierten Darmsaft einer anderen, nicht infizierten Schabe zur Auskeimung zu bringen, aber stets vergeblich, es kam nicht einmal zur Quellung der Sporen. Wenn ich hingegen sporenhaltigen flüssigen Darminhalt an nicht infizierte Tiere verfütterte, so gelang wiederholt die Infektion. Doch ist man hierbei trotz größter Vorsicht nicht sicher, ob nicht auch vegetative Stadien mit übertragen wurden; diese Versuche beweisen jedenfalls nicht die Entwicklungsfähigkeit der noch im Darm befindlichen Sporen.

Wenn man trockene Fäces mit darin enthaltenen Sporen an die nicht infizierten Schaben verfüttert, so gelingt die Infektion fast regelmäßig; schon 10–15 Stunden nach der Fütterung findet man zahlreiche vegetative Stadien des *Bacillus* im Darminhalt, zum Teil in lebhafter Vermehrung begriffen. Um die Auskeimung der Sporen in der bequemsten Weise zu beobachten, braucht man nur ein mit den trockenen Sporen gefüttertes Tier etwa eine Stunde nach der Fütterung zu töten. Man findet dann in dem Anfangsteil des Mitteldarms noch viele unversehrte Sporen an und kann nun ihre Auskeimung im gewöhnlichen Präparat verfolgen. Nicht alle Sporen keimen hierbei aus, ein Teil bleibt unverändert, jedoch entwickelt sich die Mehrzahl.

Noch geringer ist der Prozentsatz der auskeimenden Sporen, wenn man die trockenen Fäces direkt in den filtrierten Darmsaft, den man mit dem Speichel der Schabe vermischt hat, in der feuchten Kammer beobachtet. Oft keimten überhaupt keine Sporen hierbei aus, und wenn es geschah, erfolgte die Keimung viel langsamer als

bei der Verfüterung der Fäces. Die Austrocknung der Sporen in den Fäces scheint mir eine wichtige Vorbedingung für ihre Weiterentwicklung zu sein, das Alter der Spore spielt vielleicht auch eine Rolle. Durch ausgedehntere Versuche würde man wohl noch andere Faktoren, wie Temperaturdifferenzen, kürzere oder längere Speichelinwirkung etc., als Hemmnisse oder Beförderungsmittel der Auskeimung feststellen können. Mir kam es zunächst nur darauf an, die Anskeimung überhaupt zu beobachten, und dies gelingt auf den beiden angegebenen Wegen verhältnismäßig leicht.

Die ersten Veränderungen, welche die Spore bei der Keimung durchmacht, vollziehen sich so langsam und in so verschieden langen Zeiten (1—12 Stunden), daß man sie nicht direkt verfolgen kann. Sie bestehen in einer geringen Abnahme des Lichtbrechungsvermögens der Spore und in einer ebenfalls sehr geringen, wahrscheinlich durch Quellung bedingten Vergrößerung derselben. Eine so starke Flüssigkeitsaufnahme, wie sie von anderen Formen bekannt ist, wo ein Anschwellen bis auf die doppelte Größe vorkommt, findet hier nicht statt; ich vermute, daß die äußere Membran so starr ist, daß sie nur eine geringe Dehnung zuläßt. Hierfür spricht auch die Tatsache, daß sie nach der Auskeimung des Inhalts nur wenig zusammenfällt und lange erhalten bleibt.

Die erste deutliche Veränderung der Spore besteht in dem Hervortreten eines kleinen hellen Buckels an dem Pol, der durch den Defekt der äußeren Membran ausgezeichnet ist (Fig. 27). An konservierten und gefärbten Präparaten dieses Stadiums bemerkt man häufig schon im Innern einen Spalt zwischen der äußeren Hülle und dem Inhalt (Fig. 50).

Es scheint, als wenn die innere Sporenhülle an dem Keimungspol verquillt und gelöst wird. Wenigstens habe ich niemals Andeutungen eines Risses, wie bei anderen Bakterien, beobachtet; die Ränder der äußeren Hülle sind an der Austrittsstelle des Stäbchens auch stets glatt.

Im Laufe der nächsten Stunden wächst der kleine Buckel immer mehr aus der Hülle hervor (Fig. 28, 29), während am entgegengesetzten Pol der Spaltraum zwischen der äußeren Hülle und dem Inhalt der Spore deutlicher und breiter wird. Über das Schicksal des hinteren Teiles der inneren Sporenhülle bin ich wegen des starken Lichtbrechungsvermögens der äußeren Hülle nicht ganz ins Klare gekommen; sie schien mir beim Beginn des Auskeimungsprozesses noch sicher vorhanden zu sein (Fig. 29, 30, 50—52). Wenn das Stäbchen aber weiter herausgewachsen ist und die äußere Hülle anfängt zusammenzufallen (Fig. 31), konnte ich sie nicht mehr als

distinkte, doppelt konturierte Membran feststellen. Die Struktur des herauswachsenden Bacillus (Fig. 28—31) stimmt mit der des vegetativen Stadiums überein. Die Differenzierung in zwei Schichten, welche wir bei der Bildung der Spore kennen lernten, ist also verloren gegangen; wie, das entzieht sich bei der starken Lichtbrechung der Sporenhülle der Beobachtung. Die feinmaschige (alveoläre) Struktur des Inhaltes und die feine Granulierung tritt gleich beim Beginn des Auskeimens klar hervor. Bei den gefärbten Stadien finde ich regelmäßig an beiden Polen des jungen Stäbchens ein großes dunkler tingierbares Korn oder eine Verdickung der Membran, die ich merkwürdigerweise am lebenden Objekt trotz vieler Mühe nicht wahrnehmen konnte (cf. Fig. 51, 52). Über die Bedeutung dieses Gebildes habe ich nichts ermittelt. Nach einem Kunstprodukt sieht es nicht aus. Vielleicht steht es ähnlich wie die stark färbare Zwischenplatte bei den Teilungsstadien mit der Geißelbildung im Zusammenhang, denn sobald die ausgekeimten Stäbchen erst frei beweglich sind, vermisse ich es auch an den gefärbten Präparaten.

Die Bewegung des Keimlings beginnt schon, wenn er noch nicht die Sporenhülle ganz abgestreift hat; letztere wird oft dabei mit fortgetragen, fällt aber dann schließlich ab und schrumpft etwas zusammen. Jedoch habe ich sie noch 24 Stunden, nachdem das Stäbchen sie verlassen hatte, ziemlich wohl erhalten gefunden; erst nach weiteren 24 Stunden war sie in der feuchten Kammer aufgelöst.

Die hier geschilderte Art des Auskeimens des Bacillus bütschlii weicht nicht in wesentlichen Punkten von den bei anderen Bakterien beobachteten Erscheinungen ab. Wie schon erwähnt, ist meist die Flüssigkeitsaufnahme vor dem Hervortreten des Stäbchens bei anderen Bakterien stärker. Ferner läßt sich auch bei den polar auskeimenden Stäbchen meist eine Rißstelle, aus welcher der Keimling austritt, nachweisen. Doch giebt es auch Beispiele für die hier geschilderte Art der Auskeimung, wenn auch meines Wissens eine besonders differenzierte, schon vorher sichtbare Austrittsstelle noch nicht beschrieben ist. Nach PRAZMOWSKI (1880) erscheint bei Bacillus amylobacter VAN TIEGHEM bei dem Beginn der Keimung die bis dahin gleichmäßig doppelt konturierte Membran der Spore an einem Pol unterbrochen, „als ob ein kleines Stückchen derselben an dieser Stelle resorbiert wäre“. Hier wölbt sich dann auch eine zarte Papille hervor, wie bei unserem Bacillus. Ebenso wie bei Bacillus bütschlii zieht sich bei dieser Form während des Hervorwachsens des Stäbchens auch das hintere Ende etwas hervor, so daß man einen Spaltraum zwischen der Sporenmembran und dem hinteren Pol des

Bacillus erkennt. Die Hülle wird hier auch oft erst während der Bewegung abgestreift. Auch bleibt dieselbe bei dieser Form gut erhalten; ein weiteres Beispiel hierfür bietet ferner *Bacillus subtilis*, während bei anderen Arten die Membran schnell verschwindet oder stark schrumpft. Diese Verschiedenheiten sprechen für eine große Mannigfaltigkeit im feineren Bau der Sporenhülle, worauf schon MIGULA (1887 p. 196) hingewiesen hat.

Bei *Bacterium petroselini* findet sich nach BURCHARD (citiert nach MIGULA, 1897 p. 196) ähnlich wie bei unserer Form eine doppelte Hülle, eine äußere dunklere und eine innere hellere, doch werden hier bei der Keimung beide nach einander abgeworfen.

Die Eigenschaft, daß die Sporen unserer Form sehr ungleichmäßig keimen, teilt derselbe mit manchen anderen Bakterien. Es kommt vor, daß „die Nachkommen der einen Spore schon wieder Sporen gebildet haben, während die einer anderen erst beginnen auszukeimen“ (MIGULA 1897 p. 197).

### Über einige Kunstprodukte bei der Präparation des *Bacillus bütschlii*.

Schon in dem Abschnitt über die Untersuchungsmethoden habe ich erwähnt, daß man bei nicht geeigneten Fixierungsmitteln oder unvorsichtiger Härtung der Bazillen häufig Kunstprodukte hervorbringt und daß nur wenige Konservierungsmittel stets gute Resultate ergeben.

Ich will hier noch einige besonders häufig wiederkehrende Figuren aus schlecht gelungenen Präparaten besprechen.

Alle Veränderungen der Bakterien bei schlechter Konservierung sind auf die beiden Erscheinungen der Quellung und Schrumpfung zurückzuführen, und zwar können beide sich auf den ganzen Körper des Stäbchens oder nur auf einzelne Bestandteile desselben erstrecken.

Quellung wurde bei meinen Konservierungsmitteln hauptsächlich bei Essigsäurezusatz erreicht, Schrumpfung bei plötzlicher Anwendung zu starken Alkohols, also bei zu schneller Entwässerung.

Sehr häufig tritt Quellung einzelner Teile der Membran ein, es kommt dann zu buckelförmigen Abhebungen, wie Fig. 54 es zeigt. Der Inhalt der Bakterienzelle hat in diesem Falle wenig gelitten. Selbst der Alveolarsaum ist noch sehr gut erhalten (Fig. 1c), ein Zeichen, daß die Deformation sich in der That nur auf die Membran erstreckt hat. Oft findet man ringförmige Auftreibungen der Membran, die auch durch lokale Quellung bedingt sein dürfte. Läßt man auf derart deformierte Stäbchen Alkohol, also ein wasserentziehendes

Mittel einwirken, so schrumpfen die ringförmigen Buckel zu scharfen Falten zusammen. Fig. 55 stellt ein solches mit fünf Membranfalten versehenes Stäbchen dar. Der nicht merkbar veränderte Inhalt ist hier nicht eingezeichnet. Derartige Kunstprodukte finde ich besonders häufig in den mit Platinchlorid-Osmium-Essigsäure (HERRMANN'sche Lösung) fixierten, dann mit Alkohol entwässerten Ansstrichen, aber auch bei Anwendung der FLEMMING'schen Lösung habe ich sie beobachtet.

Im Gegensatz zu diesen auf die Membran beschränkten Veränderungen stehen solche, bei denen der Inhalt allein deformiert ist. Für eine Strukturveränderung, bedingt durch einseitige geringe Quellung, halte ich das in Fig. 56 dargestellte Kunstprodukt. Hier sind die Plasmaalveolen in der linken Hälfte des Stäbchens sehr vergrößert, in der rechten verkleinert. Derartige Formen finde ich ebenfalls in Präparaten, die mit HERRMANN'scher Lösung behandelt wurden; jedoch nur bei solchen, die unter dem Deckglas fixiert wurden. Ich erkläre mir die einseitige Quellung dadurch, daß die Fixierungsflüssigkeit bei Zusatz unter dem Deckglas zuerst von einer Seite in stärkerer Konzentration heratrat. Man erhält in solchen Präparaten eine große Fülle ähnlicher Kunstprodukte, je nachdem die Quellung erst einen Pol ergriff oder die Mitte u. s. w.

Wenn der ganze Inhalt der Membran sich durch Schrumpfung von derselben löst, spricht man wohl von Plasmolyse, ein Vorgang, der in den Arbeiten A. FISCHER's, besonders in seiner Polemik gegen BÜTSCHLI eine große Rolle spielt.

Bei meinen Fixierungsversuchen habe ich die vollständige Lösung des Inhalts von der Membran, bei Anwendung starken Alkohols auch ohne spätere Einwirkung von Verdauungsflüssigkeiten sehr häufig beobachtet; man erhält auch hierbei eine Fülle verschiedener Bilder, auf die ich aber nicht näher eingehen will. Fig. 61 stellt als Beispiel ein plasmolysiertes vegetatives Stadium dar. Hier ist die Kontraktion des Inhalts nicht gleichmäßig erfolgt; teilweise haben sich einzelne Stücke besonders abgelöst, man begegnet da oft den merkwürdigsten Figuren; Kernspindeln, Centrosomen und manches andere kann bei schwächerer Vergrößerung vorgetäuscht werden.

Fig. 67 stellt ein Stäbchen dar, welches gerade im Beginn der Sporenbildung stand. Bei der Kontraktion haben sich die Sporenanlagen von dem Restkörper getrennt.

Von besonderem Interesse ist die Einwirkung der Plasmolyse auf die beinahe reifen Sporen, wie Fig. 71 es darstellt. Hier ist durch die Kontraktion die Zusammensetzung der Spore aus den drei

verschiedenen Schichten besonders deutlich geworden. Ganz reife Sporen wurden hingegen gar nicht verändert.

Noch stärkere Kontraktionen des Inhalts der Zelle als die hier abgebildeten erhält man nach Anwendung künstlicher Verdauung. Ich neige zu der Ansicht von A. FISCHER, daß hierbei infolge Lösung der leichter verdaulichen Substanzen der Rest noch stärker kollabiert. Bei längerer Verdauung bleibt oft nur ein dünner Faden in der Mitte der Zelle übrig, der aus stärker färbbaren Körnchen zusammengesetzt ist.

### Strukturveränderungen des *Bacillus bütschlii* beim Absterben.

Sehr mannigfaltige Bilder erhält man, wenn man die Bazillen außerhalb des Darmkanals ihres Wirtes langsam absterben läßt, indem man sie z. B. längere Zeit der Luft aussetzt oder den Darminhalt stark mit Wasser verdünnt. Die Bewegungen der Stäbchen werden dann allmählich langsamer, um schließlich ganz aufzuhören; erst dann treten Veränderungen der inneren Struktur ein. Sie bestehen zumeist in dem Auftreten größerer Vakuolen. Es ist wohl anzunehmen, daß dieselben durch Zusammenfließen der kleineren Alveolen entstehen.

Fig. 57 zeigt den Beginn einer solchen Vakuolisierung; hier ist noch streckenweise die feinere Alveolenstruktur zu erkennen. In Fig. 58 sind noch größere Lakunen aufgetreten, welche das Stäbchen wie gliedert erscheinen lassen, weil sie die ganze Breite desselben einnehmen. Die Zellsubstanz ist zu kleinen, stärker lichtbrechenden, also wohl dichteren Verbindungsbrücken zusammengedrängt.

Während in vielen Fällen beim Absterben die stärker färbbaren Körnchen diffus verteilt bleiben, kommt es zuweilen zu eigenartigen Gruppierungen derselben. Beispiele hierfür bilden Fig. 59, 60. Ersteres betrifft ein vegetatives Stadium. Hier sind die färbbaren Granulationen zu größeren Kugeln zusammengetreten, die innerhalb von größeren Vakuolen liegen. Ich stelle mir vor, daß bei der Dekomposition der Plasmastruktur eine Anzahl der kleinen Alveolen zu größeren zusammengefloßen ist und hierbei die wohl schwerere Substanz der stark färbbaren Granulationen auf den Boden der großen Lakune sank und hier zu einem größeren Klümpchen zusammenfloß.

Fig. 60 stellt ein im Absterben begriffenes Stäbchen dar, welches in Vorbereitung zur Sporulation die größeren Körnchen schon gebildet hatte. Hier nehmen die großen Vakuolen die peripheren Teile der Zelle ein, während die Körner zu einem mittleren Strange

zusammengezogen sind. Man überzeugt sich oft an günstig gelegenen Stäbchen, daß dieser Körnerstrang nicht in der Längsachse der Zelle liegt, sondern an der Wand, in unserer Figur also an der unteren Wand. Ich vermute auch hierbei, daß die Körnerchen infolge der Schwere zusammensinken, nachdem ihr geordneter Zusammenhang mit der alveolären Struktur gelöst war. Das merkwürdige in Fig. 65 dargestellte Stadium erklärt sich leicht als Absterbeerscheinung bei einem Stäbchen, das schon den Körnerfaden für die Sporenbildung angelegt hatte, es entspricht etwa in dem Grade der Vakuolenbildung dem in Fig. 58 dargestellten vegetativen Stadium.

Fraglich ist mir geblieben, ob die in Fig. 66 gezeichnete gröbere Vakuolisierung der Sporenanlage auch eine Absterbeerscheinung ist, ich habe dieses Bild nur einmal beobachtet.

### **Über einige Entwicklungsstörungen bei der Sporenbildung des *Bacillus bütschlii*.**

Bei der Durchmusterung zahlreicher Ausstriche des Darminhalts der Küchenschabe habe ich eine ganze Reihe von Bildern der Sporentwicklung gefunden, die von den normalen abweichen. Einige, die mir interessanter erscheinen, habe ich auf der Tafel abgebildet und will sie hier kurz besprechen.

Zunächst Fig. 73; sie stellt einen abnorm langen Bacillus dar, der augenscheinlich sich gerade zur Sporenbildung anschickte. Der granulierten Faden ist schon deutlich zu erkennen, eine typische Sporenanlage scheint aber nur am unteren Pol angelegt zu sein, am oberen ist nur ein kleines Endknötchen des Körnerfadens zu entdecken; dafür haben sich aber im Verlaufe des Fadens fünf größere Ansammlungen von Körnern, wie sie sich bei der ersten Anlage der Sporen gruppieren, ausgebildet. Ich habe dieses Stadium nur einmal beobachtet. Die Vorstellung, die ich mir von diesem abnormen Stäbchen gebildet habe, ist die, daß wegen der zu großen Länge des Bacillus hier der Versuch gemacht wurde, mehrere Sporenanlagen, die dann rudimentär blieben, auszubilden. Eine Möglichkeit zur Prüfung der Richtigkeit dieser Idee hatte ich nicht, da ich am lebenden Objekt ein solches Stadium nicht auffand. Diese Abnormität erinnert an den abnormen Teilungszustand eines sehr langen vegetativen Zustandes, wie er in Fig. 72 abgebildet ist.

Die in Fig. 64 dargestellte Abnormität habe ich nicht selten beobachtet, auch am lebenden Objekt; hierbei konnte ich feststellen, daß eine Weiterentwicklung nicht stattfindet. In diesem Stäbchen sind die Sporenanlagen begonnen, es ist aber nicht zur Ausbildung

eines Körnerfadens gekommen. Die etwa zur Hälfte entwickelten Sporenanlagen sind durch eine deutliche Scheidewand von dem übrigen grobkörnigen Inhalt des Stäbchens abgesondert. Interessanterweise konnte ich einmal bei einem absterbenden derartigen Bacillus die Abspaltung dieser dunklen Polkappen von dem Mittelstück beobachten; letzteres war schon grob vakuolisiert und ging dann ebenso wie die kleinen abgeteilten Kappen bald zu Grunde.

Nicht selten erstreckt sich die Entwicklungshemmung nur auf eine Sporenanlage, während die andere normal ausgebildet wird. Beispiele hierfür stellen die Fig. 68—70 dar. In allen drei Stadien ist die obere Spore regelrecht fertiggestellt, während die untere trotz des gut entwickelten Körnerfadens rudimentär geblieben ist. In Fig. 68 finden sich an Stelle der Sporenanlage nur einzelne größere färbare Körner, in Fig. 69 ist außer diesen Körnern noch eine diffus färbare, sie verbindende Substanz (die mich an Plastin erinnerte) zu bemerken. Besonders interessant ist die Fig. 70, wo die in der Entwicklung zurückgebliebene Sporenanlage sich nur von der normalen dadurch unterscheidet, daß die drei bei letzterer in einander geschachtelten Substanzen hier neben einander gelagert sind.

Über die Ursachen aller dieser Entwicklungshemmungen, die wohl innere sein dürften, vermag ich nichts auszusagen.

### Deutung der Befunde.

Obwohl ich schon früher erwähnt habe, daß es verfehlt wäre, von der hier beschriebenen zweifellos eigenartigen Bakterienform allgemeine Schlüsse auf den Bau und die Fortpflanzungsvorgänge der Bakterien im allgemeinen zu ziehen, sei es mir doch gestattet, hier meine persönlichen, subjektiven Ansichten über die bei dieser Form geschilderten Erscheinungen kurz zur Diskussion zu stellen. Ich betone ausdrücklich, daß ich weit davon entfernt bin, ihre Gültigkeit für alle Bakterien behaupten zu wollen. Da ich bisher nur wenige Formen untersuchen konnte, muß ich auch auf eine Beteiligung an der Diskussion der Kernfrage im allgemeinen, wie sie von BÜTSCHLI und A. FISCHER in neuerer Zeit geführt wird, vorläufig verzichten. Meine Auffassung der Kernverhältnisse bezieht sich zunächst nur auf die vorliegende Form.

Ich habe die Vorstellung, daß die Kernsubstanzen, welche schon bei höheren Mikroorganismen (vielleicht auch bei anderen Bakterien im Centrialkörper BÜTSCHLI's) in einem morphologisch differenzierten Gebilde, dem Zellkern, eine bestimmte Gruppierung und Organisation angenommen haben, bei unserem Bacillus während des größten Teiles

seines Lebens diffus durch das ganze Plasma verteilt sind; nur bei der Sporenbildung kommt es zur Ausbildung eines den echten Zellkernen der höheren Organismen vergleichbaren Gebildes; ich meine die erste Anlage der Spore, die morphologisch einem einfachen Zellkern, wie wir ihn von vielen Protozoen kennen, außerordentlich ähnlich ist. Also nur für eine kurze Lebensperiode kommt es zur morphologischen Sonderung von Kernsubstanz (in Form eines Zellkerns) und Protoplasma. Die Spore läßt während ihrer Entwicklung deutlich die Zusammensetzung aus Kern, Protoplasma und zwei Hüllschichten erkennen. Während des Sporenruhe geht diese Differenzierung (wie, das wissen wir leider nicht) wieder verloren, der junge Keimling läßt keine Sonderung in Kern und Protoplasma erkennen. Vor wenigen Jahren wäre diese Vorstellung von der diffusen Verteilung der Kernsubstanzen kaum möglich gewesen; die neuere Protozoenforschung hat uns aber in der multiplen Kernteilung bei zahlreichen Formen die Thatsache gelehrt, daß die morphologische Differenzierung eines Zellkerns nicht ein notwendiges Postulat für das Leben der Zelle ist. Ich erlaube mir hier nur an ein einziges Beispiel aus eigener Erfahrung zu erinnern. Bei den Foraminiferen ist die multiple Kernvermehrung in zahlreichen Modifikationen und in allen Abstufungen, die ihre Ableitung von der einfachen Kerndurchschnürung ermöglicht, zu finden. Während bei manchen Formen (*Patellina*, SCHAUDINN 1895) der Mutterkern bald in zwei, bald in drei und mehrere große Tochterkerne zerfällt, kommt es bei der höchst differenzierten Art, bei *Polystomella*, zu einer Zerstäubung der Kernbestandteile in viele Hunderte winziger Körnchen und Brocken, die das ganze Plasma der Zelle genau so dicht erfüllen, wie die Körnchen in den Ecken der Alveolen unseres *Bacillus*. Bei manchen Protozoen ist dieser Zustand der diffusen Verteilung der Kernsubstanzen nur von kurzer Dauer, es kommt bald wieder zur Zusammengruppierung derselben, aus den anfangs lockeren Körnergruppen entwickeln sich allmählich morphologisch schärfer differenzierte, komplizierte Zellkerne. [Viele Foraminiferen, z. B. *Calcituba*, *Saccamina*, *Stotophaera* (SCHAUDINN, RHUMBLER), Radiolarien (BRANDT), Gregarinen (CAILLERY und MESNIL), Coccidien (SCHAUDINN, SIEBLECKI), Hämosporeidien (GRASSI, SCHAUDINN), Myxosporeidien (DOFLEIN). Bei *Polystomella* hingegen bleibt dieser Zustand sehr lange bestehen. Es sei mir gestattet, die Angaben über diese Verhältnisse aus meiner früheren Mitteilung (SCHAUDINN 1895 p. 93) zu wiederholen. Es handelt sich um die mikrosphärische Form, die sich durch Schizogonie (Conitomie, LANG) fortpflanzt. „Wenn die reproduktive

Periode beginnt, so wird die Membran der bläschenförmigen, mit zahlreichen Chromatinkörpern erfüllten Kerne aufgelöst und die Chromatinbrocken treten frei in das Plasma; durch die lebhaften Strömungen im Plasma werden sie allmählich überall hin verstreut und auch in der Gestalt verändert und verzogen, so daß die größeren unter ihnen oft amöboide Stränge bilden.“ Dieser Zustand beginnt schon während des Wachstums und hält bis zur Bildung der Tochterzellen an. Postulieren wir einen morphologisch differenzierten Zellkern, so ist die Foraminifere in diesem Zustand kernlos, eine Monere. Ebenso ihre jüngeren Sprößlinge. Denn wenn das Plasma mit den unregelmäßigen Chromatinkörnchen ziemlich gleichmäßig vermischt und erfüllt ist, fließt es aus der Schale heraus und teilt sich unter lebhafter Pseudopodienbildung in zahlreiche Stücke, die sich abrunden, Schale absondern und nun sich zu den jungen Polystomellen der zweiten, megalosphärischen Generation ausbilden. Aber auch bei den jungen 1—3kammerigen Tieren findet man noch dieselbe diffuse Verteilung der Kernsubstanzen, wie beim Muttertier. Erst beim weiteren Wachstum, oft erst nach mehreren Tagen, wird ein Teil der Chromatinbrocken zu einem größeren Körper vereinigt, der ganz ähnliche Konfiguration und Entstehung aufweist, wie die junge Sporenanlage bei unserem Bacillus, und sich dann zu dem typischen Zellkern der Foraminifere entwickelt.

Ich bin zwar der Ansicht, daß diese Vorgänge<sup>1)</sup> bei Polystomella nicht primärer Natur sind, sondern erst sekundär durch Anpassung an die eigenartigen Schalenverhältnisse entstanden (der Inhalt der Schale muß letztere durch zahlreiche feine Öffnungen verlassen, ein solider Zellkern könnte nicht hindurch, daher die Zerspaltung in viele kleine Fragmente). Indessen beweisen dieselben doch, daß eine Zelle auch ohne morphologisch differenzierten Kern lebensfähig ist und sich sogar fortpflanzt, eine Tatsache, welche der Auffassung von der diffusen Verteilung der Kernsubstanzen in unserem Bacillus ermöglichte. Ich weiß auch nicht, ob dieser Zustand der diffusen Verteilung bei unseren Bazillen ein primärer ist, wie ich überhaupt die Ansicht für diskutierbar halte, daß die Einfachheit der Organisation und der Fortpflanzung der Bakterienzellen eher durch Rückbildung herbeigeführt ist und daß sie von höher organisierten Wesen abstammen (Flagellaten?). Verlockend ist freilich die Idee, daß die ersten Lebewesen noch keine Sonderung in Kern und Plasma auf-

<sup>1)</sup> Ebenso wie die multiple Kernteilung überhaupt, die ich ja selbst von der direktesten abgeleitet habe (SCHAUINSCHNIG 1895).

weisen, aber die komplizierten Vorgänge bei der Sporenbildung der Bakterien führen mich immer wieder zu der Vorstellung, daß darin noch Reste einer von den Vorfahren ererbten, aber zum Teil durch parasitische oder saprophytische Anpassung unterdrückten höheren Organisation stecken. Als einen solchen Rest betrachte ich auch die eigentümlichen Vorgänge vor der Sporenbildung.

Bei vielen Protozoen kennen wir schon Geschlechtsgvorgänge; während sie bei manchen von ihnen mit dem Ruhestadium verknüpft sind, treten sie bei anderen in Verbindung mit der Vermehrung auf. Dass der geschlechtliche Dimorphismus schon bei den Einzelligen aufgetreten ist, dürfte als bewiesen gelten. Seine allmähliche Entwicklung aus der Isogamie ist wahrscheinlich. Während bei den meisten Fällen von Isogamie zwei zwar gleichartige, aber doch schon seit längerer Zeit entstandene Zellen verschmelzen, haben wir durch die bedeutenden Entdeckungen R. HERTWIG's über die Befruchtung bei *Actinosphaerium* vor kurzem auch bei Protozoen einen Fall kennen gelernt, wo die direkten Abkömmlinge derselben Zelle mit einander kopulieren, also der höchste bisher bekannte Grad der Selbstbefruchtung.<sup>1)</sup> Als einen ähnlichen Vorgang fasse ich Teilung und darauf folgende Verschmelzung des Inhalts unseres Bacillus vor der Sporenbildung auf und erblicke ebenso wie HERTWIG den Zweck dieser primitivsten Art der Kopulation in Verbindung mit den Vorgängen der Sporenbildung in einer Reorganisation der durch anhaltende Teilung geschwächten vitalen Funktionen der Zelle.

Während bei der *Actinosphaerium*zelle die vielleicht im Dienste der Reorganisation stehende Reduktion der Kern- und Zell(?)substanz vor der Verschmelzung der Kopulanten durch Ausstoßung zweier Reduktionskörper erfolgt, tritt bei unserem Bacillus die Absonderung der zu Grunde gehenden Substanzen nach der Kopulation, vor der Sporenbildung ein (Restmasse bestehend aus Plasma und Körnerfaden). Die weitere Forschung muß lehren, ob sich derartige Vorgänge auch noch bei anderen Mikroorganismen vorfinden und ob sie primäre Erscheinungen sind oder nur Etappen eines Rückbildungsvorganges darstellen, die nur noch schwache Zeugen des allmählichen

<sup>1)</sup> HERTWIG führt außer diesem bisher im Tierreich einzig dastehenden Fall noch zwei ähnliche aus dem Pflanzenreich an (1898 p. 93). Erstens *Desmidiaceen*, bei denen nach DE BARY die Zellen, welche sich zur Bildung der Dauerspore vereinigen, aus der Teilung einer Mutterzelle hervorgegangen sind, zweitens die Diatomee *Achnanthes brevipes*, bei der nach KARSTEN dasselbe der Fall sein soll. In einer späteren Arbeit hoffe ich für diese Erscheinung auch weitere Beispiele aus der Gruppe der Protozoen bringen zu können.

Verlustes der geschlechtlichen Vorgänge bei diesen einfachen oder einfacher gewordenen Lebewesen sind. Hierzu anzuregen war der Zweck dieser Zeilen.

### Nachschrift.

Nach Fertigstellung dieser Arbeit erschien die ideenreiche Abhandlung von R. HERTWIG „Die Protozoen und die Zelltheorie“ (diese Zeitschrift Heft 1 p. 1). Verfasser kommt auf Grund der Entdeckung eines diffus verteilten Netzes von Kernsubstanzen bei Rhizopoden, das er Chromidialnetz nennt, zu ganz ähnlichen Vorstellungen über die Kernverhältnisse der Bakterien wie ich, ohne dieselben selbst untersucht zu haben. Gerade die Polythalamien, bei welchen dies Chromidialnetz eine besonders hervorragende Rolle spielt und schon lange bekannt war (er hätte sie sehr zur Stütze seiner Ansicht verwerten können), hat er leider wenig berücksichtigt. Bezüglich der Bakterien spricht er sich folgendermaßen an: „Den Bakterien und Oscillatorien möchte ich auf Grund der Untersuchungen anderer, besonders BÜTSCHLI'S, ein von einem Chromidialnetz durchsetztes achromatisches Protoplasma zuschreiben, einen Zustand des Weichkörpers, der in mancher Hinsicht an die von HAECKEL für die Moneren postulierte Organisation erinnert, insofern also in der That ein zu einem besonderen Zellorgan differenzierter Kern noch fehlen würde.“

### Litteratur.

- BREFELD, A. (1881): Botanische Studien über Schimmelpilze. v. 4 1881 p. 51.  
 BÜTSCHLI, O. (1890): Über den Bau der Bakterien und verwandter Organismen. Leipzig (Engelmann) 1890.  
 Derselbe (1892): Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma. Leipzig (Engelmann) 1892.  
 Derselbe (1896): Weitere Ausführungen über den Bau der Cyanophyceen und Bakterien. Leipzig (Engelmann) 1896.  
 ERNST, P. (1888): Über den Bacillus xerosis und seine Sporenbildung. In: Zeitschrift f. Hygiene u. Infekt.-Kr. v. 4 p. 36 1888.  
 Derselbe (1889): Über Kern- und Sporenbildung bei Bakterien. In: Zeitschr. f. Hygiene u. Infekt.-Kr. v. 5 p. 428 1889.  
 FISCHER, A. (1891): Die Plasmolyse der Bakterien. In: Berichte der k. sächsischen Ges. d. Wissensch. Math.-physik. Kl. 1891 p. 52—74.  
 Derselbe (1894): Untersuchungen über Bakterien. In: Jahrb. f. wiss. Botanik. v. 27 1894 Heft 1.

- Derselbe (1897): Untersuchungen über den Bau der Cyanophyceen und Bakterien. Jena (Gustav Fischer) 1897.
- FLÜGGER, C. (1896): Die Mikroorganismen. Leipzig (Vogel) 1896.
- FRENZEL, J. (1891): Über den Bau und die Sporenbildung grüner Kaulquappenbazillen. Ein Beitrag zur Kenntnis der Bakterien. In: Zeitschr. f. Hygiene u. Infekt.-Kr. v. 11 p. 207 1891.
- Derselbe (1891a): Der Zellkern und die Bakterienspore. In: Biolog. Centralbl. v. 9 No. 24 1891.
- HERTWIG, R. (1898): Über Kernteilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung von Actinosphaerium Eichhorni. In: Abh. Akad. München, II. Kl. v. 29 Abt. III 1898.
- KERN (1881): Über ein neues Milchferment aus dem Kaukasus. In: Bull. Soc. natur. Moscon. 1881 No. 3.
- MIGULA, W. (1897): System der Bakterien. Handbuch der Morphologie, Entwicklungsgeschichte und Systematik der Bakterien. I. Bd. Allgemeiner Teil. Jena (Gustav Fischer) 1897.
- NENCKI, M. u. SCHAFFER, F. (1879): Über die chemische Zusammensetzung der Fäulnisbakterien. In: Journ. f. prakt. Chemie. N. F. v. 20 1879 p. 461—463.
- PRAZMOWSKI (1880): Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte und Fermentbildung einiger Bakterienarten. Leipzig 1880.
- SCHAUDINN, F. (1895): Über den Dimorphismus der Foraminiferen. In: Sitzungsber. Ges. naturf. Fr. Berlin. 1895 No. 5 p. 87.
- Derselbe (1895): Untersuchungen an Foraminiferen. I. Calcitula polymorpha Roboz. In: Zeitschr. f. wiss. Zool. v. 59 1895 p. 191.
- Derselbe (1895): Über Plastogamie bei Foraminiferen. In: Sitzungsber. Ges. naturf. Fr. Berlin. 1895 No. 10 p. 179.
- Derselbe (1896): Über die Kopulation von Actinophrys sol EHRNG. In: Sitzungsber. Akad. Wiss. Berlin. 1896 v. 2 p. 83.
- Derselbe (1900): Untersuchungen über den Generationswechsel bei Coccidien. In: Zool. Jahrb. Abt. Anat. v. 13 Heft 2 1900 p. 198.
- SCHWIAKOFF, W. (1893): Über einen neuen bakterienähnlichen Organismus des Süßwassers. In: Verh. d. naturh.-medic. Vereins Heidelberg. N. F. v. 5 1893 p. 44.
- WEIGERT, C. (1887): Neuere Vererhungstheorien. In: Schmidt's Jahrbücher der gesamten Medicin. 1887 No. 215 p. 89f.

## Tafelerklärung.

### Tafel 10.

Alle Figuren beziehen sich auf *Bacillus hütschlii* aus dem Darm von *Periplaneta orientalis*.

Fig. 1—31 sind nach dem lebenden Objekt gezeichnet, die Umrisse und groben Strukturen wurden hierbei mit Hilfe des Abbé'schen Zeichenapparates nachgezogen. Alle übrigen Figuren sind nach Präparaten, die in verschiedener Weise fixiert und, wo nicht anders angegeben, mit Eisenalaun-Hämatoxylin gefärbt waren, mit Hilfe des Zeichenapparates entworfen.

Vergrößerungen: Fig. 1—31, 1 a, 39, 50—52, 54—61, 68, 72, 73 ca.  $\frac{1000}{\mu}$ .

Fig. 1 b—1 d, 32—38, 40—49, 53 ca.  $\frac{2000}{\mu}$ .

Fig. 62—67, 69—71 ca.  $\frac{1750}{\mu}$ .

Fig. 1—8. Querteilungsstadien des Stäbchens.

Fig. 1 a. Bacillus mit Geißeln; Trockenpräparat, LÖFFLER'sche Färbung.

Fig. 1 b. Kleiner Teil eines Längsschnittes, um die Struktur der Membran zu zeigen; Osmiumsäuredämpfe.

Fig. 1 c. Dasselbe, aber die Membran hat sich von dem Alveolarsaum des Plasmas, wahrscheinlich infolge Quellung, abgehoben. Sublimat-Alkohol-Eisessig-Eisenhämatoxylin.

Fig. 1 d. Kleines Stück von der Oberfläche der Membran von einem leeren (nach Bildung der Sporen) Bacillus. Osmiumsäuredämpfe. Kaisertinte.

Fig. 9—21. Stadien der Sporenbildung des Stäbchens.

Fig. 9. Man bemerkt die gröbere Granulierung des Alveolensystems gegenüber den gewöhnlichen, vegetativen Stadien (Fig. 1—8).

Fig. 10—11. Auftreten der stärker lichtbrechenden Scheidewand.

Fig. 12. Die Scheidewand verschwindet wieder allmählich.

Fig. 13. Plasmaströmung veranlaßt eine längsfaserige Anordnung der Alveolen und Granula.

Fig. 14. Ansammlung der größeren Granulationen zu einem geschlängelten Bande in der Mitte der Zelle und Beginn der Anhäufung der Körnchen an den beiden Polen.

Fig. 15. Weiter vorgeschrittenes Stadium dieses Vorganges.

Fig. 16. Die Sporenanlagen haben ihre größte Ausdehnung erreicht.

Fig. 17. Die Sporenanlagen schrumpfen stark zusammen, wobei sie Flüssigkeit abgeben und daher stärker lichtbrechend werden, ihre alveolär-körnige Struktur wird undeutlicher.

Fig. 18. Die Sporenanlagen sind noch stärker kontrahiert, um dieselben macht sich eine schwächer lichtbrechende, hyaline Zone bemerkbar; das granuliert Band in der Mitte der Zelle hat sich von den Sporenanlagen gelöst.

Fig. 19. Die Sporenanlagen haben sich mit einer Membran umhüllt, die beiden Bestandteile des Sporeninhalts sind noch zu erkennen, an den inneren Polen der Sporen sammelt sich eine stärker lichtbrechende Substanz an, während der Rest des Zellinhalts sich nach der Mitte der Zelle zu kontrahiert.

Fig. 20. Die stärker lichtbrechende Substanz an den inneren Polen der Sporen hat sich kappenartig über die letzteren ausgebreitet und läßt nur einen kleinen Teil des äußeren Pols der Sporen frei. Die Spore ist so stark lichtbrechend geworden, daß man in ihrem Innern keinerlei Strukturen mehr erkennen kann.

Fig. 21. Sporen fertig ausgebildet.

Fig. 22—26. Verschiedene Formen der Sporen, die sich frei, nach Zerfall der Mutterzellen, in den Fäces von *Periplaneta* finden.

Fig. 27—31. Auskeimung der Spore im Darmsaft von *Periplaneta*.

Fig. 32. Teil eines vegetativen Stäbchens, um die feinere Plasmastruktur und die feine Granulation dieser Stadien zu zeigen. Osmiumsäuredämpfe, Eisenhämatoxylin.

Fig. 33—38. Die Bildung der Scheidewand und ihre Spaltung bei der Teilung der Zelle. Sublimat-Alkohol, Eisenhämatoxylin.

Fig. 39. Ein in Querteilung befindliches Stäbchen, bei welchem der kleinere obere Teil die feine Granulierung der vegetativen Zellen, die größere untere die grobe Körnelung der Sporenbildenden Zellen zeigt. Sublimat-Alkohol, Eisenhämatoxylin.

Fig. 40—41. Stücke von Zellen mit grober Körnelung. Die beiden Figuren stellen etwa die beiden Extreme des Vorkommens dar. Sublimat-Alkohol, GREENACHER'S Hämatoxylin.

Fig. 42. Partie um die Scheidewand in einer grob granulierten Zelle. Osmiumsäuredämpfe, Eisenhämatoxylin.

Fig. 43. Stäbchen, welches während der Plasmaströmung fixiert wurde; entspricht etwa Fig. 13. Osmiumsäuredämpfe, Eisenhämatoxylin.

Fig. 44—49 entsprechen etwa den Fig. 15—20 und stellen sechs aufeinander folgende Stadien der Sporenbildung dar, wobei wegen des Raummangels nur die Hälfte der Zelle gezeichnet wurde. Sublimat-Alkohol, Eisenhämatoxylin.

Fig. 50—52. Drei Stadien der Ankeimung der Spore. Sublimat-Alkohol, Eisenhämatoxylin.

Fig. 53. Eine reife, mit Sublimat-Alkohol fixierte Spore wurde unter dem Deckglas zerdrückt und mit GREENACHER'S Hämatoxylin gefärbt.

Alle übrigen Figuren der Tafel stellen Kunstprodukte, die bei der Präparation entstanden sind, oder abnorme Entwicklungsstadien des Facillus dar.

Fig. 54. Buckelförmige Abhebung der Membran infolge von Quellung. Sublimat-Alkohol-Essigsäure, GREENACHER'S Hämatoxylin.

Fig. 55. Ringförmige Faltenbildung der zuerst gequollenen, dann geschrumpften Membran. Platinchlorid-Osmium-Essigsäure, Alkohol in steigender Konzentration.

Fig. 56. Zelle, deren Plasma an der linken Hälfte gequollen, rechts geschrumpft ist. Dieses Kunstprodukt ist wahrscheinlich dadurch entstanden, daß das Fixierungsmittel (HERMANN'SCHE Lösung), das unter dem Deckglas zugesetzt wurde, von einer Seite an das Objekt herantrat.

Fig. 57—60. Strukturveränderungen der Zellen beim Absterben (cf. Text).

Fig. 61. Plasmolyse des Zellinhalts. Alkohol absolutus, dann getrocknet.

Fig. 62. Abnorme Aneinanderreihung der stärker färbaren Körnchen im Plasma zu groben Fäden und Balken.

Fig. 63. Plasmaströmung in einer Zelle mit abnormer Körnelung.

Fig. 64. Entwicklungshemmung während des Beginnes der Sporenbildung es unterblieb die Bildung des geschlängelten Fadens, die Zelle hat die Sporenanlagen durch dunkler färbare Querwände von dem übrigen Inhalt getrennt.

Fig. 65. Zelle, die während des Beginnes der Sporenbildung (das Körnerband war schon gebildet) unter Vakuolenbildung abstarb.

Fig. 66. Abnorme Vakuolenbildung (?) in einer jungen Sporenanlage.

Fig. 67. Plasmolyse eines in Sporenbildung begriffenen Stäbchens; fixiert mit Alkohol absolutus, dann getrocknet.

Fig. 68. Entwicklungshemmung bei einer Spore; während die obere regelrecht ausgebildet ist, finden sich an Stelle der unteren nur einige grobe, stark färbare Körner. Sublimat-Alkohol, Eisenhämatoxylin.

Fig. 69. Ähnliches Stadium; die untere Sporenanlage zeigt aber außer den Körnern noch eine sie teilweise verbindende, diffus färbare strukturlose Substanz. Sublimat-Alkohol, Eisenhämatoxylin.





Fig. 70. Die untere Sporenanlage zeigt ahnormerweise die drei bei der normalen Spore in einander geschachtelten Teile neben einander. Sublimat-Alkohol, Eisenhämatoxylin.

Fig. 71. Plasmolyse bei einem Stäbchen, dessen Sporen heinahe fertig waren; fixiert mit Alkohol absolntns, dann getrocknet.

Fig. 72. Abnormes Teilungsstadium bei einem sehr langen Stäbchen; zwei Scheidewände fertig, von den zwei mittleren sind die Anlagen zu erkennen. Sublimat-Alkohol, Eisenhämatoxylin.

Fig. 73. Abnorme Bildung des Sporenfadens bei einem sehr langen Stäbchen. Sublimat-Alkohol, Eisenhämatoxylin.



*Nachdruck verboten,  
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

## **Der gegenwärtige Stand unserer Kenntnisse von den flagellaten Blutparasiten.**

Zusammenfassende Übersicht

von

**Dr. G. Senn,**

Privatdozent der Botanik an der Universität Basel.

---

Seit meiner in Verbindung mit Dr. VON WASIELEWSKI (1900) veröffentlichten Arbeit über die Blutparasiten der Ratten ist auf diesem Gebiete, besonders von französischen Forschern, so rege gearbeitet worden, daß manche Fragen morphologischer und entwicklungsgeschichtlicher Natur zum Teil beantwortet, zum Teil ihrer Beantwortung näher gerückt sind. Es lohnt sich darum wohl, die Resultate der zerstreuten Publikationen zu einem umfassenden Bilde zusammen zu stellen, um so mehr, als die wichtigsten derselben erst nach dem zusammenfassenden Werke DOFLEIN's (1901) erschienen sind.

Die flagellaten Blutparasiten können in zwei gut definierten Gattungen untergebracht werden, von einigen weniger bekannten abgesehen, die nachträglich noch sollen erwähnt werden. Gut unterrichtet sind wir über die Morphologie von *Trypanosoma*; auch die Entwicklungsgeschichte einiger Arten dieser Gattung ist ziemlich vollständig bekannt. Die zweite Gattung, *Trypanoplasma*, ist gut definiert, dagegen morphologisch noch nicht genügend, entwicklungsgeschichtlich gar nicht untersucht.

---

## I. Trypanosoma.

### a) Morphologie und Entwicklungsgeschichte.

In die Gattung *Trypanosoma* muß *Herpetomonas* Lewis<sup>1)</sup> Kent einbezogen werden,<sup>1)</sup> da durch die Untersuchungen LAVERAN et MESNIL's (1901, c) über die Froschparasiten festgestellt wurde, daß jene Organismen wie die Rattenparasiten mit einer Geißelwurzel ausgerüstet sind, wodurch jegliches Unterscheidungsmerkmal zwischen diesen beiden Gattungen dahinfällt.

Über den Periplast wurden keine neueren Beobachtungen gemacht. LAVERAN et MESNIL (1901, c) sprechen von demselben als einer „surface chromatique“, wohl infolge ihrer Färbbarkeit, die derjenigen des Kernes ähnlich ist. Da aber eine Übereinstimmung in dieser Beziehung keinen Beweis für die gleiche chemische Beschaffenheit, sondern nur für eine ähnliche Dichtigkeit liefert, ist eine solche Bezeichnung nicht gerechtfertigt. Diese Thatsache muß dagegen bei der Deutung der Geißelwurzel berücksichtigt werden, was bisher zu wenig geschehen ist.

Die Geißelwurzel wurde für sämtliche acht Arten durch Färbung nachgewiesen, nur sind die Ansichten über ihren morphologischen Wert immer noch geteilt. LAVERAN et MESNIL (1901, b) bezeichnen dieselbe schlankweg als Centrosom, indem sie sich auf die Analogie mit den tierischen Spermatozoen berufen, bei denen die Achsenfäden von Centrosomen ausgehen, welche bei der Kernteilung als Attraktionssphären fungieren. STASSANO (1901, b) will den fraglichen Körper wieder, wie PLIMMER u. BRADFORD (1899) als Mikronukleus ansprechen, was er nach SCHAUDINN's Befunden an *Parameoeba Eilhardi* mit der Ansicht LAVERAN et MESNIL's nicht so ganz unvereinbar hält. Trotz den Argumenten letzterer Autoren muß ich an meiner früheren Auffassung festhalten, wonach die Geißelwurzel nicht als Centrosom, sondern als ein vom Kern unabhängiger, zum Periplast gehörender Blepharoblast aufzufassen ist, da sie sich wie der Periplast färben und samt diesem vom übrigen Plasma trennen

<sup>1)</sup> Die Gattung *Herpetomonas* (nicht *Herpetosoma*, wie DOBLEIN 1901 schreibt) bleibt trotzdem bestehen zur Aufnahme des Parasiten der Stubenfliege (BURNETT) und des *Trilobus* (BÜTSCHLI), die ich (1900), von der BÜTSCHLI'schen Nomenklatur abweichend, zu *Leptomonas* stellte, welche Gattung KENT für den Parasiten des *Trilobus* geschaffen hatte. Es ist deshalb die Gattung *Leptomonas* zu streichen. Vgl. LÉGER, Comptes Rendus Acad. Sciences. 17. März 1902. vol. 134 p. 666 ff.

läßt, was von einem Centrosom nicht erwartet werden dürfte. Ich „betrachte“ (LAVERAN et MESNIL 1900, p. 976) die Geißelwurzel somit nicht als Verdickung des Periplasten; sie ist eine solche.

Bei allen Blutparasiten wurde festgestellt, daß die Geißel resp. der verdickte Saum der undulierenden Membran vom Blepharoplast ansieht, sich längs. des Zelleibes hinzieht und als freie Geißel austritt. Dieses geißeltragende Ende wurde fast allgemein als das Vorderende bezeichnet, während SCHNEIDER et BUFFARD (1900) dasselbe aus nicht ersichtlichen Gründen bei *Trypanosoma equiperdum* Doflein das hintere nennen.

Am Protoplasma wurde übereinstimmend eine feinkörnige Struktur beobachtet. Bei *Tr. Brucei* wurden von LAVERAN et MESNIL (1901, a) im Vorderende Körnchen festgestellt, die sich wie der Kern und der Blepharoplast färben ließen. Über die Bedeutung derselben sprechen sie sich nicht aus; wir haben es wohl mit dichteren Plasmabestandteilen, vielleicht auch mit Exkretkörnchen zu thun.

Der Kern aller *Trypanosomen* wird als eiförmig und mehr oder weniger feinkörnig beschrieben.

Über die Art der Vermehrung gehen die Ansichten etwas mehr auseinander. Es ist jedoch hervorzuheben, daß LAVERAN et MESNIL (1900) meine, in Verbindung mit Dr. von WASIELEWSKI gewonnenen Resultate am Rattenparasiten in allen Punkten bestätigten und auch für die anderen Arten, bei denen die Fortpflanzung überhaupt zur Beobachtung kam, als einzige Vermehrungsart die Längsteilung im beweglichen Zustand festgestellt wurde; so bei *Tr. Lewisi*, *Brucei*, *equiperdum* und wahrscheinlich auch *Evansi*, während Teilungsstadien von *Tr. sanguinis*, *Theileri*, *Remaki* und *Soleae* noch nicht zur Beobachtung gelangten. Die rasche Vermehrung, die zur Bildung von rosettenartigen Colonien führt, wurde von LAVERAN et MESNIL (1900) für *Trypanosoma Lewisi* ebenfalls nachgewiesen und von SCHNEIDER et BUFFARD (1900) auch für *Tr. equiperdum* angegeben, während solche bei *Tr. Brucei* nach den Untersuchungen LAVERAN et MESNIL's (1901, a) nicht vorzukommen scheinen. Jedenfalls bestätigten sich in keinem Falle die früheren Angaben einer Querteilung oder einer Segmentation, weder für *Tr. Lewisi* (RABINOWITSCH u. KEMPNER 1899) noch für *Tr. Brucei* (PLIMMER and BRADFORD 1899).

Was, wie DOFLEIN (1901 p. 63) meint, in einigen Figuren von RABINOWITSCH u. KEMPNER für das Vorhandensein einer Kopulation resp. Sexualität sprechen soll, ist mir nicht klar, besonders da die fraglichen Bilder offenbar nicht nach den besten Präparaten an-

gefertigt sind. Auch die sehr positiven Angaben BRADFORD and PLIMMER'S (1902) über Kopulation bei *Trypanosoma Brucei* sind nicht einwandfrei, da sie nicht auf fortgesetzter Beobachtung bestimmter Individuen, sondern auf Kombination von Beobachtungen an verschiedenen Individuen beruhen. Die immerhin auffällige Aneinanderlagerung zweier bis mehrerer Parasiten mit dem Hinterende wurde von LAVERAN et MESNIL (1902) als Agglutination erkannt, die bei ungünstigen Verhältnissen eintritt und oft der Vorbote des Todes, also nicht der Beginn eines neuen Entwicklungszyklus ist.

Über das Verhalten der einzelnen Zellbestandteile während der Teilung ist folgendes bekannt geworden:

Sowohl bei *Tr. Lewisi*, als *equiperdum* (?) und *Brucei* wurde direkte Kernteilung nachgewiesen, die der Teilung der Geißelwurzel bald (bei *Brucei* immer) vorausgehen, bald derselben folgen kann. Auch letztere vermehrt sich durch Teilung, die wohl in einer Durchschnürung besteht. Während bei *Tr. Lewisi* kann ein basales Stück der Geißel auf das Tochterindividuum übergeht, spaltet sich dieselbe nach LAVERAN et MESNIL (1902) in ihrer ganzen Länge. Dadurch ist ein Teilungsmodus der Geißel bekannt geworden, wie er bei freilebenden Flagellaten noch nie einwandfrei nachgewiesen wurde. Dauerstadien von *Trypanosomen* kamen noch nie zur Beobachtung.

#### b) Artssystematik.

Eine Artssystematik der *Trypanosomen* wird ganz verschieden ausfallen, je nachdem sie vorwiegend auf der Morphologie oder auf physiologischen Eigenschaften beruht. Vom Standpunkt des Systematikers sollte allein die Morphologie entscheiden; es hat sich jedoch herangestellt, daß ein und derselbe Parasit seine Gestalt oft mit dem Wirt etwas wechselt. Da aber die Grenzen, innerhalb deren die Form der *Trypanosomen* schwankt, auch nicht genau festgestellt sind, muß man vorläufig bei der systematischen Einteilung die physiologischen Eigenschaften mehr in den Vordergrund treten lassen, als es vielleicht später gerechtfertigt erscheinen wird.

Vorläufig müssen wir ca. acht sichere Arten aufführen, die mehr oder weniger gut von einander unterschieden werden können. Über ihre gegenseitige engere oder entferntere Verwandtschaft kann nichts Genaueres angegeben werden. Morphologisch nahe verwandt scheinen die Arten *Tr. Lewisi*, *equiperdum*, *Evansi* und *Theileri* zu sein, da sie alle durch ein spitzes Hinterende ausgezeichnet sind.

1. *Trypanosoma sanguinis* GRUBY.

Syn.: *Paramaecium loricatum* oder *costatum* MAYER 1843.

*Amoeba rotatoria* MAYER 1843.

*Undulina ranarum* RAY LANKESTER 1871.

*Paramaecioides costatus* GRASSI 1882.

*Trypanosoma rotatorium* (MAYER) LAVERAN et MESNIL 1901.

Wirte: Frösche: *Rana esculenta*, temporaria; *Hyla arborea*; auch in deren Larven.

Größe: Länge 40—80  $\mu$ .

Breite 5—10  $\mu$ .

Geißellänge 10—12  $\mu$ .

Zelle lanzettlich, zuweilen halbmondförmig. Periplast häufig mit Längsstreifen. Geißelwurzel etwa am Ende des hinteren Körperdrittels gelegen. Undulierende Membran breit. Unter ungünstigen Verhältnissen Körper oft breit oval (*Paramaecioides* Grassi).

Art der Vermehrung und der Übertragung auf die Wirte unbekannt. Noch keine pathogenen Wirkungen beobachtet.

2. *Trypanosoma Soleae* LAVERAN et MESNIL (1901, f).

Wirt: *Solea vulgaris* aus dem Kanal La Manche.

Größe: Zelllänge 32  $\mu$ .

Geißellänge 8  $\mu$ .

Zelle lineal-lanzett. Periplast gestreift, Geißelwurzel relativ groß, nahe dem spitzen Hinterende gelegen. Kern weit davon entfernt, etwa in der Körpermitte. Undulierende Membran deutlich. Geißel relativ kurz.

Vermehrung, Übertragung und pathogene Wirkungen noch nicht bekannt.

3. *Trypanosoma Remaki* LAVERAN et MESNIL (1901, f).

REMAK in Cannstadts Jahresbericht 1842 p. 10.

Wirt: Hecht.

Größe: *Forma parva*: Länge 14—15  $\mu$ .

Breite 1,4  $\mu$ .

Geißel 14  $\mu$ .

*Forma magna*: Länge 26—28  $\mu$ .

Breite 2—2½  $\mu$ .

Geißel 17—19  $\mu$ .

Körper lang zugespitzt, besonders vorn. Periplast glatt. Geißelwurzel im Hinterende gelegen. Undulierende Membran schwach entwickelt. Kern am Anfang des vorderen Körperdrittels gelegen. Die beiden Formen vielleicht zwei Arten.

Vermehrung, Übertragung und pathogene Wirkungen unbekannt.

4. *Trypanosoma Lewisi* (KENT) LAVERAN et MESNIL 1900.

Syn.: *Herpetomonas Lewisi* Kent.

Wirte: *Mus decumanus*, *Mus rattus*, *rufescens*, und im Hamster, *Cricetus arvalis*.

Größe: Länge 8—30  $\mu$  incl. Geißel.

Breite 2—3  $\mu$ .

Zelle schmal lanzettlich. Hinterende ausgezogen. Periplast glatt. Geißelwurzel als kurz stabförmiger Körper quer zur Längsachse der Zelle im Hinterende

liegend. Kern im vegetativen Stadium meist im vorderen Körperdrittel gelegen. Undulierende Membran deutlich.

Vermehrung durch rasch wiederholte Längsteilung, wobei Kern oder Geißelwurzel sich zuerst teilen. Durch Aneinanderhaften der Tochterindividuen entstehen häufig rosettenförmige Kolonien, in denen die Mutterzelle häufig noch durch ihre beträchtliche Größe erkennbar ist. An den jüngsten Individuen noch keine undulierende Membran erkennbar.

Übertragung von Wirt zu Wirt wohl durch Läuse und Flöhe.

Pathogene Wirkungen zuweilen beobachtet (Tod geimpfter Tiere). Infizierte wilde Ratten befinden sich anscheinend wohl. Der morphologisch nicht unterscheidbare Parasit des Hamsters nicht auf die Ratten übertragbar ebenso wenig der Rattenparasit auf den Hamster. Innerhalb dieser Art somit zwei physiologisch verschiedene Rassen ausgebildet.

5. *Trypanosoma equiperdum* DOFLEIN (1901).

Syn.: *T. Rongeti* LAVERAN et MESNIL (1901, d).

Wirte: Equiden, besonders Pferde und Esel; auch auf Hunde, Kaninchen, Ratten, weiße Mäuse durch Impfung übertragbar, nicht auf Wiederkäuer (NOCARD 1901).

Größe: Länge 25–30  $\mu$  ohne Geißel.

Breite 1–5  $\mu$ .

Hinterende schnabelförmig mit der Geißelwurzel; im Vorderende der Kern. Undulierende Membran deutlich.

Vermehrung durch Längsteilung, die nach SCHNEIDER et BUFFARD (1900) von hinten und vorne zugleich ausgehen soll. Vorher Annäherung des Kerns an die Geißelwurzel. Rosettenbildung durch Aneinanderhaften der Tochterzellen. Übertragung bei den Equiden beim Coitus. Die besonders bei Pferden tödliche Beschälkrankheit oder Dourine erzeugend. Die Esel scheinen widerstandsfähiger zu sein.

6. *Trypanosoma Evansi* STEEL.

Wirte: Pferde, Kamele, Elefanten, Büffel; die Parasiten sollen auch auf Hunde und Affen übertragen werden können.

Größe: Länge 20–30  $\mu$ .

Breite 1–2  $\mu$ .

Hinterende zugespitzt.<sup>1)</sup> Lage von Blepharoplast und Kern nicht bekannt. Undulierende Membran deutlich.

Vermehrung wohl auch durch Längsteilung, wobei auch Rosettenbildung vorkommt. Übertragung wohl durch Fliegen.

Pathogene Wirkung. In Indien die Surrakrankheit erzeugend, die sich in recurrentem Fieber und Zerstörung der roten Blutkörperchen äußert.

7. *Trypanosoma Theileri* LAVERAN (1902).

Wirte: Ausschließlich Boviden.

Größe: Länge 50  $\mu$  incl. Geißel.

Breite 3–5  $\mu$ .

<sup>1)</sup> Spricht gegen die oft behauptete Identität mit dem Parasiten der Nagana, *T. Brucei*, der ein stumpfes Hinterende hat. Die Frage harret noch einer definitiven Beantwortung.

Hinterende lang ausgezogen mit rundlicher Geißelwurzel. Kern in der Körpermitte. Plasma mit vielen „Chromatin“-Körnern. Undulierende Membran breit. Freier Teil der Geißel etwa  $\frac{1}{4}$  der ganzen Körperlänge ausmachend.

Vermehrung und Art der Übertragung nicht bekannt.

Pathogene Wirkung: Anämie mit oder ohne Fieber, seltener perniziöse Anämie und rascher Tod. In Südafrika.

#### 8. *Trypanosoma Brucei* PLIMMER and BRADFORD.

Wirte: Rinder, Büffel, Pferde, Esel, Kamele, Ziegen, Antilopen, Schweine, Hunde, Hyänen.

Größe: Länge 25—30  $\mu$  incl. Geißel.

Breite 1,5—2,5  $\mu$ .

Zelle ziemlich breit; Hinterende stumpf; in demselben liegt der Blepharoplast. Undulierende Membran breit. Kern etwa in der Mitte des Körpers. Im Vorderende rot färbbare Körperchen.

Vermehrung durch Längsteilung. Zuerst teilt sich der Blepharoplast. Die Geißel spaltet sich vom Blepharoplast ausgehend bis nach dem Vorderende. Rasch sich folgende, zur Rosettenbildung führende Längstellungen hier nicht beobachtet.

Übertragung durch die Tsetse-Fliege (*Glossina morsitans*). In Afrika die Nagana oder Tsetse-Fliegenkrankheit erzeugend, die mit raschem oder langsamem Verlauf meist tödlich ausgeht.

Der Erreger des Mal de caderas, Kruppen-Krankheit der Equiden im Centrum von Südamerika, scheint morphologisch mit *Tr. Brucei* identisch zu sein (LAVERAN et MESNIL 1902).

### Ungenügend bekannte, vielleicht auch zu *Trypanosoma* gehörende Blutparasiten.

Außer diesen mehr oder weniger gut bekannten Arten sind noch verschiedene eingeißlige Blutparasiten zur Gattung *Trypanosoma* gerechnet worden, die aber zum Teil sicher nicht dazu gehören (*Tr. Balbianii* Certes LAVERAN et MESNIL 1901, g), oder noch so mangelhaft bekannt sind, daß eine Einreihung derselben vorläufig noch unmöglich ist.

So wurde ein *Trypanosoma* im Blute malariakranker Menschen von NEPVEU (1898) gefunden, ebenso von Dr. CUTTON (bei LAVERAN 1902 angegeben). Genaueres über seine Morphologie und sonstigen Eigenschaften ist aber noch nicht bekannt.

Außerdem zählt DOFLEIN (1901) die beiden von MITROPHANOW (1884) beschriebenen Arten von *Haematomonas* zu *Trypanosoma*, wovon die eine im Blute des Schlammpeizgers, *Cobitis fossilis*, die andere in der Karausche, *Carassius vulgaris*, vorkommt. Beide sind mit einer undulierenden Membran und einer Geißel versehen, so daß die Parasiten, besonders *H. carassii*, einem *Trypanosoma* sehr ähnlich sind. Bevor jedoch die Kern- und Geißel-

verhältnisse aufgeklärt sind, erscheint eine Einbeziehung der beiden Parasiten verfrüht.

Die Befunde DANILEWSKI'S (1886 u. 1889) bedürfen ebenfalls noch dringend der Nachuntersuchung und der Sichtung. Die wenigsten der von ihm beschriebenen Trypanosomen können identifiziert werden. Die große Zahl der Tiere, bei denen DANILEWSKI solche fand, ist jedoch bemerkenswert; er beobachtete Trypanosomen im Blute von *Cyprinus carpio*, *Tinca vulgaris*, *Cobitis fossilis*, *C. barbatula*, *Esox lucius*, *Perca fluviatilis* und *Carassius vulgaris*. Einige seiner Parasiten dürften mit den Hämatomonaden MITROPHANOW'S identisch sein.

Trotz der regen Thätigkeit, die in den letzten Jahren auf diesem Gebiete entfaltet wurde, sind somit viele Fragen rein morphologischer und systematischer Natur noch keineswegs beantwortet.

## II. Trypanoplasma.

Die zweite zu den Blutparasiten gehörende, gut definierte Gattung ist *Trypanoplasma* (LAVERAN et MESNIL 1901, f), von der allerdings nur die Morphologie bekannt ist, während Angaben über die Teilung, deren Kenntnis besonders bei dieser Gattung wertvoll wäre, noch völlig fehlen. Der Besitz von zwei Geißeln unterscheidet sie von *Trypanosoma*, die nicht von einem kleinen Blepharoplasten ausgehen, sondern von einem größeren, eiförmigen Körper, dem gegenüber ein zweiter, gleich großer und leichter färbbarer liegt und der nach LAVERAN et MESNIL als der eigentliche Kern anzusprechen ist, während der andere Körper von denselben Forschern als Centrosom aufgefaßt wird. Ob diese Deutung richtig ist, bedarf noch sehr der Nachprüfung, da aus der Beschreibung nicht hervorgeht, ob beide kernartigen Körper im Plasma eingebettet sind, oder ob der eine derselben, speziell der als „Centrosom“ gedeutete, ein echter Blepharoplast, also ein Organ des Periplasten ist. Wegen der Vernachlässigung einer Untersuchung in dieser Richtung steht LAVERAN et MESNIL'S Vermutung einer Analogie mit *Amoeba binucleata* auf schwachen Füßen. Wäre die Natur des an der Insertionsstelle der Geißeln gelegenen Körpers bekannt, so könnte die von DOFLEIN (1901 p. 54—55) entwickelte Hypothese über die Entstehung der undulierenden Membran bei *Trypanosoma* auf ihre Richtigkeit geprüft werden. Angenommen, die undulierende Membran sei, wie DOFLEIN annimmt, aus einer Schleppgeißel entstanden, so müßte erst noch die Frage beantwortet werden, weshalb dann die undulierende Membran nicht bis ans hintere Körperende verläuft und weshalb

der Blepharoblast am hinteren Ende der undulierenden Membran und nicht an irgend einer anderen Stelle derselben liegt. Sowohl aus den morphologischen Verhältnissen bei *Trypanosoma*, als auch bei *Trypanoplasma* geht vielmehr hervor, daß die undulierende Membran ein einheitliches Organ ist.

Die eine der ans besagtem kernartigen Körper entspringenden Geißeln bildet den Saum der undulierenden Membran, die sich bis an das vordere Ende fortsetzt, während dort der verdickte Saum als freie Geißel antritt. Das zweite Bewegungsorgan entspringt ebenfalls an dem kernartigen Körper, läuft vielleicht als Saum einer allerdings nur schwach entwickelten undulierenden Membran um das stumpfe Hinterende des Körpers herum, um dann unter scharfer Rückwärtsbiegung auszutreten und sich als freie Geißel nach hinten zu richten.

Die einzige, genauer bekannte Art dieser Gattung ist:

*Trypanoplasma Borreli* LAVERAN et MESNIL (1901, f.).

Wirt: *Scardinius erythrophthalmus*.

Größe: Länge excl. Geißeln 20  $\mu$ .

Freie Teile der Geißeln je 15  $\mu$ .

Körper zusammengedrückt, oft sichelförmig gebogen. Vorderende spitz, Hinterende stumpf. Gegen das hintere Drittel des Körpers hin zwei längliche, rot färbbare Körper gelegen; der der konkaven Seite anliegende vielleicht als Kern, der der konvexen Seite anliegende vielleicht als Blepharoblast aufzufassen; aus letzterem entspringen beide Geißeln.

Ungenügend bekannte, vielleicht auch zu *Trypanoplasma* gehörende Blutparasiten.

Zweigeißelige Blutparasiten der Fische wurden schon von CHALACHNIKOW (1888) erwähnt und ihre Vermehrung durch Längsteilung beobachtet.

Vielleicht gehört auch der zweigeißelige Blutparasit LABBÉ's *Trypanomonas Danilewskyi* (LABBÉ 1891) hierher, der ebenfalls eine undulierende Membran besitzt, welche aber wohl den ganzen Körper entlang läuft. Da bei diesem Organismus wie bei den von CHALACHNIKOW beobachteten über die Kernverhältnisse etc. nichts bekannt ist, ist eine Einreihung derselben zur Zeit noch nicht möglich.

### III. Systematische Stellung von *Trypanosoma* und *Trypanoplasma*.

Die flagellaten Blutparasiten *Trypanosoma* und *Trypanoplasma* bilden wohl eine physiologisch, aber keine morphologisch einheitliche Gruppe. Die verschiedene Anzahl von Geißeln spricht

des bestimmtesten dagegen, wenn auch der gemeinsame Besitz einer undulierenden Membran an eine nähere Verwandtschaft denken ließe. Da jedoch die ebenfalls parasitische, 4geißlige *Trichomonas* auch eine undulierende Membran besitzt, muß das parasitische Leben in einer mehr oder weniger zähen Flüssigkeit als Ursache der Ausbildung einer solchen angesehen werden. Dies vorausgesetzt, erscheint *Trypanosoma* als eine parasitisch modifizierte *Oicomonadacee*, *Trypanoplasma* als eine aus denselben Ursachen veränderte *Bodonacee*, während *Trichomonas* eine entsprechend angepaßte *Tetramitacee* ist. Die ähnliche Organisation dieser Organismen wäre somit als eine Konvergenzerscheinung aufzufassen.

Wo, innerhalb der *Oicomonadaceen*, *Trypanosoma* am besten untergebracht wird, kann noch nicht festgestellt werden. Vielleicht zeigen die beiden Arten der parasitischen Gattung *Herpetomonas*, bei der es aber noch nicht zur Ausbildung einer undulierenden Membran gekommen ist, Ähnlichkeit der inneren Organisation (Kernstruktur?), sodaß sie einen Übergang von der freilebenden *Oicomonas* zum obligat parasitischen *Trypanosoma* bildete. *Trypanoplasma* läßt sich bei den *Bodonaceen* nicht an eine bestimmte Form näher anschließen; sie ist als speziell differenzierte Gattung neben *Bodo* zu stellen.

#### IV. Impfversuche, Immunität.

Über die große Anzahl von Publikationen über Impfversuche der verschiedenen, speziell pathogenen Parasiten auf verschiedene Wirte und die Erzielung aktiver oder passiver Immunität zu berichten, liegt außerhalb des Rahmens dieses Berichtes. Die Arbeiten LAVERAN et MESNIL's in den *Annales de l'Institut Pasteur* (1901 und 1902) enthalten die wichtigsten Thatsachen und verweisen auf die einschlägige Litteratur.

Basel, Botanisches Institut, 16. April 1902.

#### Litteraturverzeichnis.

- BRADFORD, J. R., PLIMMER, H. G. (1902): The *Trypanosoma Brucei*, the Organism found in Nagana or Tsetse Fly Disease. *Quart. Journ. Microscop. Science.* vol. 45.
- CHALACHNIKOW (1888): Recherches sur les parasites du sang. Charkow.
- DANILEWSKI (1886): Biologisches Centralblatt Bd. 5.
- Derselbe (1889): Parasitologie comparée du sang. Charkow.

- DOPLER (1901): Die Protozoen als Parasiten und Krankheitserreger. Jena.
- LABBÉ (1891): Bulletin de la Société Zool. de France.
- LAYERAN, A. (1902): Sur un nouveau Trypanosome des bovidés. Comptes Rend. Acad. Sciences. vol. 134 p. 512—514. 3. März.
- LAYERAN, A., et MESNIL, F. (1900): Sur le mode de multiplication du trypanosome du rat. Compt. Rend. hebdom. Soc. Biologie p. 976—980. 17. Nov.
- Dieselben (1901a): Sur le mode de reproduction du Trypanosome du Nagana. Compt. Rend. hebdom. Soc. Biol. p. 326—329. 23. März.
- Dieselben (1901b): Sur la nature centrosomique du corpuscule chromatique postérieur des trypanosomes. Compt. Rend. hebdom. Soc. Biol. p. 329—331. 23. März.
- Dieselben (1901c): Sur la structure du Trypanosome des grenouilles et sur l'extension du genre Trypanosoma Gruhy. Compt. Rend. hebdom. Soc. Biol. p. 678—680. 23. Juni.
- Dieselben (1901d): Sur la morphologie et la systématique des Flagellés à membrane ondulante. Compt. Rend. Acad. Sciences vol. 133 p. 131—137. 15. Juli.
- Dieselben (1901e): Recherches morphologiques et expérimentales sur le Trypanosome des rats. Annales de l'Institut Pasteur vol. 15 p. 673 ff.
- Dieselben (1901f): Sur les Flagellés à membrane ondulante des Poissons. Compt. Rend. Acad. Sciences vol. 133 p. 670—675. Oktober.
- Dieselben (1901g): Sur la nature bactérienne du prétendu Trypanosome des Huitres. Compt. Rend. hebdom. Soc. Biol. p. 883—885. 31. Oktober.
- Dieselben (1902): Recherches morphologiques et expérimentales sur le Trypanosome du Nagana etc. Annales de l'Institut Pasteur vol. 16 p. 1—55.
- LÉGER, L. (1902): Sur la systématique des Cercomonadines acinlées sans membrane ondulante. Compt. Rend. Acad. Sciences vol. 134 p. 665—667.
- MITROPHANOW (1884): Biolog. Centralblatt p. 35.
- NEPVEU, G. (1898): Sur un Trypanosome dans le sang de l'homme. Compt. Rend. hebdom. Soc. Biol. p. 1172 ff.
- NOCARD (1901): Sur les rapports, qui existent entre la dourine et le surra ou le nagana. Compt. Rend. hebdom. Soc. Biol. p. 464—466.
- PLIMMER, H. G., BRADFORD, J. R. (1899): Vorläufige Notiz über die Morphologie und Verbreitung des in der Tsetsekrankheit gefundenen Parasiten. Centralblatt für Bakteriologie und Parasitenkunde. I. Aht. 1899 Bd. 26 p. 440.
- RABINOWITSCH, L. und KEMPNER (1899): Beitrag zur Kenntnis der Blutparasiten, speziell der Rattentrypanosomen. Zeitschr. f. Hygiene und Infektionskrankheiten Bd. 30.
- SCHNEIDER, G., BUFFARD, M. (1900): Le trypanosome de la Dourine. Archives de Parasitologie Tome III p. 124.
- SENN, G. (1900): Flagellata in ENGLER u. PRANTL, Natürliche Pflanzenfamilien.
- STASSANO, H. (1901a): Contribution à l'étude du Trypanosome. Compt. Rend. hebdom. Soc. Biol. Tome 53 No. 1. 5. Jan.
- Dieselbe (1901b): Sur la fonction de relation du petit noyau des trypanosomes. Compt. Rend. hebdom. Soc. Biol. Tome 53 No. 16.
- WASIELEWSKI und SENN (1900): Beiträge zur Kenntnis der Flagellaten des Rattenblutes. Zeitschr. f. Hygiene und Infektionskrankheiten Bd. 33 p. 444 ff.

## **Studies on the Life-History of Protozoa.**

### **II. The effect of stimuli on the Life-Cycle of *Paramœcium caudatum*.**

By

**G. N. Calkins and C. C. Lieb.**

(Hierzu 5 Textfiguren.)

---

Stimuli of different kinds are used with such marked effects upon the human organism and undoubtedly play such an important role in the economy of nature that specific experiments upon protoplasm in less highly differentiated forms i. e. upon the single-celled organisms, cannot fail to give important results. Higher, many-celled animals are so complicated that the direct effect of stimuli upon those processes which we are wont to look upon as the „mysterious vital forces“ are difficult to analyze; with unicellular animals on the other hand, these processes while still difficult of analysis, approach at least, the limits of possible explanations. Thus *Paramœcium caudatum* on a hay-infusion diet divides on an average, once in twenty-four hours. This rate however, is not constant, for, at times, it divides twice or more in one day, while at other times, only one division occurs during two or three days. These differences in the rate of division may be due to temperature changes, to the amount of food, or, these factors being eliminated, to the condition of the organisms which may be expressed by the term „general vitality“. The effect of temperature changes or supply of food, is to induce a temporary rise or fall in the division-rate; but the effect of the condition of the organisms or general vitality is expressed quite independently of these other conditions either by a constantly decreasing division-rate, if the general vitality is running down, or by an increasing rate if the reverse. The rate of division then is a very good index of the general vitality and any foreign or novel change in the environment of *Para-*

mœcium that can affect the division-rate permanently, must act upon the general vitality. The effect therefore, of different substances when added to the usual food supply can be interpreted with a fair degree of accuracy, and with the division-rate as an index, the beneficial or evil influence of a chemical can be readily determined. By this means also, it may be possible ultimately, to obtain a much clearer insight into the nature of the „vital forces“ than we have at the present time.

In the present paper we wish to give the general results of a few preliminary experiments of a purely tentative nature with chemical stimuli <sup>1)</sup> of different kinds upon *Paramœcium caudatum*.

It has recently been shown <sup>2)</sup> that *Paramœcium caudatum*, when fed upon the same hay-infusion diet passes through more or less regular cycles of vigor and depression, the former indicated by a higher rate of division, the latter by a constantly decreasing rate until the line ultimately dies from what Manpas <sup>3)</sup> described as senile degeneration. In nature it is possible that the period of depression may be ended or avoided altogether by the union of two individuals in conjugation. Such union, when successful, results in the renewal of vigor or in the „rejuvenescence“ of the individuals. Conjugation therefore, like fertilization of the egg, results in the stimulation to development, or as Hertwig <sup>4)</sup> expresses it in „the liberation of an inhibited development“, or, as we may now express it, in the renewal of the potential of vitality.

The study of the life-cycle of *Paramœcium* has shown that the effect of conjugation is probably analogous to that of a chemical stimulus, and further, it has led to the belief that „rejuvenescence“ may be due to the presence of a new chemical compound in the form of a nucleus derived in equal parts from two individuals having had different surroundings. <sup>5)</sup> This supposition is supported by the fact that „rejuvenescence“ can be brought about in a weakened *Paramœcium* by chemical stimuli, the chemical in this case taking the place of the other half nucleus. In the following pages we shall describe some further experiments in this direction.

<sup>1)</sup> The term „stimulus“ is used throughout in its general sense and not in the way defined by Loeb, 1900.

<sup>2)</sup> G. N. CALKINS, Studies on the Life-History of Protozoa. I. The Life-Cycle of *Paramœcium caudatum*. Archiv f. Entw. 1902.

<sup>3)</sup> Arch. d. Zoolog. Expér. et Générale. 1889. (2). VII, pp. 149-517.

<sup>4)</sup> Abh. d. K. bayr. Akad. d. Wiss. München. II. Kl. XIX pp. 1-104.

<sup>5)</sup> CALKINS loc. cit.

### I. The effect of artificial stimuli upon weakened *Paramœcium*.

In the first of these Studies, it was shown that *Paramœcium* at the low period of a cycle may be revived to new activity by simply changing the medium from hay-infusion to beef-extract.<sup>1)</sup> This was done repeatedly until the number of generations far exceeded what may be considered the ordinary life cycle (about 170 generations).<sup>2)</sup> In all probability the effect of the beef-extract is not due to the small percentage of proteid matter contained in it, nor to the bacteria which develop there, but, as Liebig long since pointed out, probably to the extractives from the beef which it contains. Some of the most important of these are the so-called „earthy phosphates“ including salts of potassium, sodium and magnesium. Up to the present time only potassium phosphate ( $K_2HPO_4$ ) has been used with *Paramœcium* in periods of depression.

#### A. Experiments with potassium phosphate.

At intervals throughout the year isolated individuals of *Paramœcium* have been treated with potassium phosphate. The animals were placed in a solution of 1 pt. to 1000 of the di-basic salt for variable periods, the longest not exceeding one hour and twenty minutes. In every case where treatment was given at periods of depression, the result was a marked increase in the rate of division and continued life, whereas the sister-cells, continued on hay-infusion, invariably died. The following experiment gives a correct illustration of the action of this salt upon the general vitality of the organism.

March 20th, one of the daughter-cells of  $A_2$ ,<sup>3)</sup> was treated for 30 minutes with potassium phosphate diluted 1 to 1000. Another daughter-cell was treated with beef-extract at the same time. At this period the race as a whole was on a decline and the lines  $A_3$  and  $A_4$ , fed exclusively on hay-infusion, died out shortly after.  $A_1$  and  $A_2$  had been stimulated with beef-extract on the 28th of February, and were not as weak as their sister-cells  $A_3$  and  $A_4$  which had not had beef-extract since December 15th.

<sup>1)</sup> CALKINS loc. cit.

<sup>2)</sup> At the present time (June 1902) the A series has reached the 605th and the B series the 568th generation.

<sup>3)</sup>  $A_2$  is one of the four lines of *Paramœcium* ( $A_1 A_2 A_3 A_4$ ) kept in culture since the original A was isolated in February 1901. There are four lines of B also ( $B_1 B_2 B_3 B_4$ ) descendants of the original B isolated Feb. 1, 1901.

The immediate effect of the salt was to cause a rapid backward movement across the slide, then the animal righted itself and moved swiftly around the cell in which it was confined. This lasted for about three minutes after which it became quiet and behaved in a normal manner. At the expiration of a half hour the same performance was repeated when the Paramœcium was transferred to hay-infusion. On the following day it had divided once and twice again on the day after. The comparative rate of division can be seen very clearly in Diagram 1. The number of divisions per day are averaged for seven-day periods.

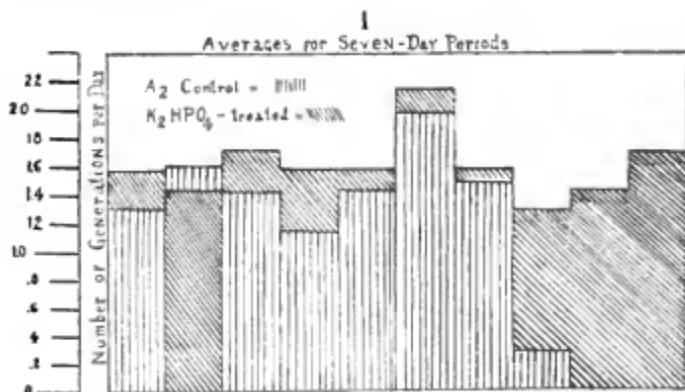


Diagram I.

Two sister-cells, one of which was treated for 30 minutes with  $K_2HPO_4$ , while the other was treated as usual with hay-infusion. In only one period does the latter exceed the former.

This diagram indicates that not only does the chemically-stimulated form divide more often than the beef-stimulated one, but it also shows that fluctuations are less noticeable. The beef-fed  $A_2$  line died out on the 12th of May after 69 generations while the other one at that period was in its 88th generation and is now (June 1st) living in the 117th without showing any evidence of depression.

## II. The effect of stimuli in preventing periods of depression and in sustaining the general vitality.

Here we have to do with stimuli which are applied at regular intervals while in the preceding case we dealt with an initial stimulus

which was not renewed. The stimuli used have been of many different kinds but we shall limit the description here to experiments with beef-extract, alcohol and strychnine.

### A. The effect of beef-extract applied at regular intervals.

From December to the middle of April certain lines ( $A_1, A_2, B_1, B_2$ ) of *Paramœcium* were stimulated regularly (that is once per week for

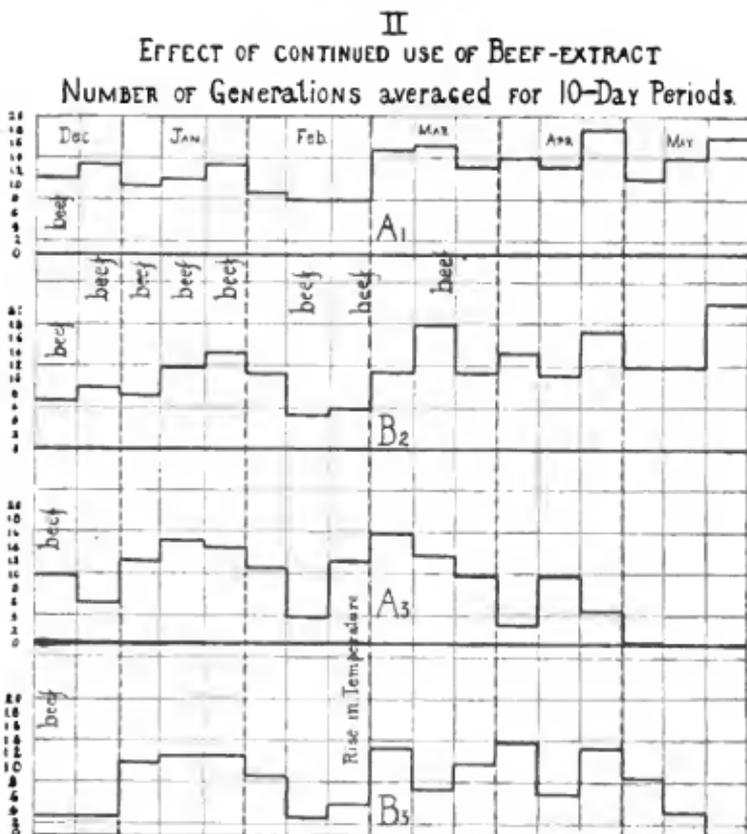


Diagram II.

Two lines of *Paramœcium caudatum*,  $A_1$  and  $B_2$ , were treated at weekly intervals with beef-extract; while two sister-cells were continued on hay-infusion ( $A_3$  and  $B_3$ ).

twenty-four hours) with beef-extract while the other lines ( $A_3 A_4$  and  $B_3 B_4$ ) after an initial stimulus in December, were fed constantly upon hay-infusion. The following curves show the history of the general vitality of each, much more clearly than would a description. The hay-fed  $A_3$  and  $A_4$  died out May 5th after 139 and 108 generations; the hay-fed  $B_3$  and  $B_4$  lines died out on the 24th of May after 138 and 164 generations respectively. All lines of beef-fed individuals are still living.

Beef-extract is not a food in the ordinary sense and *Paramœcium* does not divide as rapidly in it as in hay-infusion. The effect of the use of beef upon  $A_1 A_2$  and  $B_1 B_2$  may be seen in the fact that the total numbers of generations of the beef-fed lines at first fell behind those of the hay-fed ones. The more rapid division of the hay-fed forms and the total number of generations of the beef-fed lines soon overtook and passed those of the hay-fed. The following table illustrates this important fact for the A series ( $A_1$  beef-fed once per week,  $A_3$  hay-fed):

Date	Total number of Generations		Difference between $A_1$ and $A_3$
	$A_1$ (Beef)	$A_3$ (Hay)	
Dec. 15th	379	379	0
" 24th	389	389	0
Jan. 6th	404	404	0
" 15th	417	419	2-
" 25th	431	435	4-
Febr. 5th	440	447	7-
" 15th	449	463	14-
" 25th	457	466	9-
March 7th	473	476	3-
" 17th	488	491	3-
" 27th	501	505	4-
April 7th	516	519	3-
" 10th	520	521	1-
" 15th	526	526	0
" 18th	530	528	2+
" 28th	547	540	7+
" 3rd	554	542	12+

Both  $A_1$  and  $A_3$  were stimulated with beef on December 15th. The stimulus was repeated at weekly intervals upon  $A_1$  until the latter part of March.  $A_3$  was not stimulated again. Both were given the same food at the same time except during the periods of stimulation. The effect of the initial stimulus of  $A_3$  is seen in the period of vigor when the total number of generations increased more rapidly than for  $A_1$  which was retarded at stated intervals by the

beef-extract. Notwithstanding this retardation, the general vitality of  $A_1$  continued to be far stronger than that of  $A_3$  and although the weekly stimulus was stopped at the end of March, the potential of vitality of  $A_1$  was so much greater than that of  $A_3$  at the same time, that when the latter died out (stock and all decendants of  $A_3$  died May 6th) the former was dividing at a high rate which still continues (June 1st).

The same results were obtained with the B series under similar treatment (See curves for  $B_2$  beef-fed, and  $B_3$  hay-fed).

The experiment indicates that an initial stimulus with beef-extract (and the same explanation applies to the effect of potassium phosphate) imparts to the organism some potential power which cannot be derived from the usual food, and by which the metabolic activities are enabled to continue for a more or less definite period, after which, if the stimulus is not renewed, the activities become more and more feeble and the individuals die from what Maupas called "old age". Old age or the sinking of the general vitality in these forms at least can thus be prevented by a very simple expedient.

Not only beef-extract with its salts, but other substances as well are capable of bringing about similar results. Thus alcohol, which some observers regard as a food, others as merely a stimulus in the sense used above, will enable the organisms to maintain a high rate of division throughout periods of depression of sister-cells not thus stimulated. Strychnine also has the same general effect. The results are given in more detail below.

#### B. The Effect of Continued Stimulation with Alcohol.<sup>1)</sup>

For these experiments solutions of alcohol of different strength were used; and a variable number of drops of each strength were added to the usual hay-infusion medium, thus ensuring the regular food and a stimulant at the same time. This was repeated every day. For convenience the experiments may be grouped in series, according to the strength of the alcohol. The following table gives a general review of the results.

---

<sup>1)</sup> The following experiments were worked out entirely by C. C. LIEB upon *Paramecium* from G. N. CALKINS' cultures.



Table I.

Date	Control. No Stimu- lus. B <sub>2</sub>	Series I. 1 pt absolute Alcohol to 10000 of Water				Series II. 1 pt absolute Alcohol to 1000 of Water				Series III. 1 pt absolute Alcohol to 500 of Water			
		Hay Alcohol 1 "	Hay Alcohol 2 "	Hay Alcohol 3 "	Hay Alcohol 4 "	Hay Alcohol 1 "	Hay Alcohol 2 "	Hay Alcohol 3 "	Hay Alcohol 4 "	Hay Alcohol 1 "	Hay Alcohol 2 "	Hay Alcohol 3 "	Hay Alcohol 4 "
		December	12					63				58	
"	14					65				60			
"	16					67				63			
"	18					70				66			
"	20					72				68			
"	23					75				71			
"	25					78				74			
"	28					82				78			
"	30					84				80			
January	1					86				83			
"	3					88				85			
"	4					89				86			
"	6					90				88			
"	8					92				90			
"	11					94				93			
"	14					97				95			
"	16					100				97			
"	18					102				99			
"	20					105				101			
"	22					108				103			
"	24					111				107			
"	26					112				108			
"	27					114				111			
"	30					117				114			
February	1					118				116			
"	3					121				119			
"	5					123				122			
"	7					124				125			
"	8					125				126			
"	10					125				127			
"	12					128				130			
"	14					130				133			
"	15					132				134			
"	17					134				137			
"	20									141			
"	23									145			
"	25									148			
"	27									150			
March	1									153			
"	3									156			
"	5									159			
"	7									162			
"	8									163			
"	10									164			
"	12									167			
"	15									169			
"	17									171			
"	19									174			
"	21									176			
"	24									179			

This table indicates that alcohol has no effect when taken in too weak doses (series I) and too powerful an effect when taken in overstrong doses (series III). It further indicates, however, that when a medium dose is given (for example 3 pts. of  $\frac{1}{1000}$  to 2 of hay or 1 pt.  $\frac{1}{500}$  to 4 parts of hay) the effect is a continued stimulus which sustains the high rate of division even during periods of depression of the control series (series II). The effect can more readily be seen with the aid of diagrams.

### III EFFECT OF CONTINUED USE OF ALCOHOL

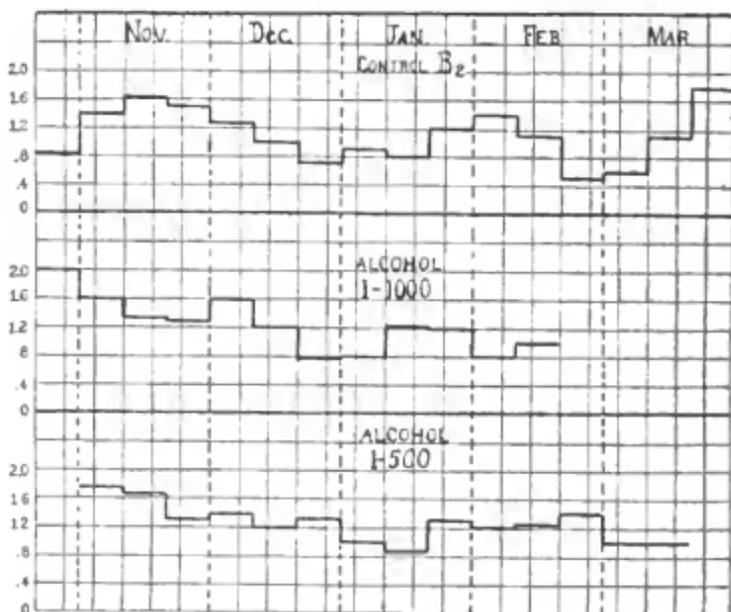


Diagram III.

Two sister-individuals were treated with alcohol of different strength; one with one part to one thousand; the other with one part to five hundred. Another individual was carried along at the same time upon hay-infusion (control). The one in the weaker alcohol died near the middle of February; the other alcohol-treated one was discontinued after the middle of March.

Analysis of these curves shows an interesting fact, viz. that there is the same tendency to regular decrease of the division-rate

as in the control, indicating that the underlying factor, — decreasing vitality, — is operating in each case, but the stimulated forms receive something from the alcohol which enables them to live at a more rapid rate; (Series  $\frac{1}{1000}$  [see diagram] increased at a rate of 15% higher than A, while series  $\frac{1}{500}$  went 33% higher). Thus, during the December period of depression, in the regular series Control B<sub>2</sub>, the hay-fed individuals all died and the line was continued with some individuals that had been stimulated with beef-extract about the middle of December; the same depression, however, is noted in the curves representing the stimulated individuals, although the period of depression does not end in death. In the case of one of the experiments, (1—500) the depression continued a month after recovery of the control and its recovery did not take place until the control was nearly on the verge of a second period of depression (Feb.). This recovery however, was not perfect and the division-rate never again rose to the height reached after the initial stimulus. The experiments were discontinued in March and it remains to be shown whether the continued use of alcohol of this strength, will, like the beef-extract, keep up the general vitality indefinitely. There is no doubt that for a time at least, alcohol will prevent death during periods of depression, whether it acts like the beef-extract cannot be stated with certainty. From these curves, there is evidence to show that it does not, and that the general vitality would decrease under the constant stimulus as it does under the treatment with hay-infusion alone, although much more slowly.

There is no doubt that the presence of alcohol in the food of *Paramœcium* makes these organisms far more lively than when in hay-infusion alone, and this combined with the higher rate of increase, indicates much more rapid metabolic processes. Notwithstanding the more rapid living, the general vitality does not seem to be affected badly by the alcohol. To test this point, some of the alcohol-treated *Paramœcium* were kept in clear hay-infusion without alcohol. The results are given in the following table on page 366.

While the control *Paramœcium* ran down in the February period of depression, the others retained the usual rate of division and showed no signs of decreasing vitality. From this result it may be concluded that the alcohol exacts no physiological usury during the period of treatment, but it cannot be inferred from these experiments alone, that alcohol like beef-extract, restores the high potential of vitality. Further experiments, carried out for much longer periods, must be undertaken before this point can be finally determined.

Date	Control B <sub>2</sub>		Alcohol 1-1000		Alcohol 1-500		1-1000 was one from Series II. 1-500 was from Series III.  Only enough of the records are given to show the general results.  Comp. Diagram III.
	Genera-tions	Division rate	Genera-tions	Division rate	Genera-tions	Division rate	
January 23	1		1		1		
" 27	7	1.4	8	1.6	5	1.0	
February 1	13	1.2	13	1.0	10	1.0	
" 6	19	1.2	20	1.3	17	1.3	
" 11	23	0.8	24	0.9	21	0.9	
" 16	26	0.6	30	1.3	28	1.4	
" 21	27	0.2	37	1.3	34	1.1	
" 26	29	0.4	43	1.1	39	1.0	

### C. The effect of continued stimulation with Strychnine.

Experiments with strychnine were conducted in the same way as those with alcohol. The control was one of the A<sub>2</sub> series, fed constantly (except when necessary for recovery during periods of depression) with hay-infusion. The stimulant was used in various proportions; in Series I. there was one part of strychnine to 30000 parts of water, and in Series II. there was 1 to 40000. As with alcohol the stimulant was given daily. The following table gives the records in condensed form:

Table II.

Date	Control No Stimulus A <sub>1</sub>	Series I. 1 pt Strychnine to 30000 of Water				Series II. 1 pt Strychnine to 40000 of Water			
		Hay 4 pt Strych. 1 "	Hay 3 pt Strych. 2 "	Hay 2 pt Strych. 3 "	Hay 1 pt Strych. 4 "	Hay 4 pt Strych. 1 "	Hay 3 pt Strych. 2 "	Hay 2 pt Strych. 3 "	Hay 1 pt Strych. 4 "
November 28	1	1	1	1	1	1	1	1	
" 29	2	2	2	2	2	2	2	2	
December 1	3	3	3	3	3	3	3	3	
" 2	5	5	5	4	5	5	5	3	
" 3	6	6	7	6	8	8	8	4	
" 5	8	9	9	8	10	9	9	4	
" 6	8	10	10	8	13	10	10	4	
" 7	8	12	12	10	13	12	12	4	
" 9	10	12	13	11	15	15	15	4	
" 12	11	14	16	14	19	19	19	4	
" 14	11	18	18	15	21	21	22	6	
" 16	12	22	20	17	24	23	24	7	
" 18	13	23	21	18	26	25	26	10	
" 20	13	24	21	18	27	27	29	12	
" 23	14	27	21	19	30	30	31	14	
" 25	15	30	22	21	33	32	33	16	

Date	Control No Stimulus A <sub>1</sub>	Series I. 1 pt Strychnine to 30000 of Water				Series II. 1 pt Strychnine to 40000 of Water				
		4 pt Strych. 1 "	3 pt Strych. 2 "	2 pt Strych. 3 "	1 pt Strych. 4 "	4 pt Strych. 1 "	3 pt Strych. 2 "	2 pt Strych. 3 "	1 pt Strych. 4 "	
		Hay	Hay	Hay	Hay	Hay	Hay	Hay	Hay	
December	28	19	34	22	22	16	36	36	35	17
"	30	20	35	22	23	17	37	37	37	19
January	1	22	37	22	25	17	40	40	40	21
"	3	24	39	22	27	19	42	42	42	23
"	4	25	39		28	20	43	43	43	24
"	6	27	40		30	21	44	45	45	26
"	8	29	43		32	23	47	47	47	29
"	11	33	46		34	24	51	50	50	30
"	14	35	48		36	25	54	52	52	33
"	16	37	50		37	26	55	53	53	35
"	18	40	52		39	28	58	56	55	37
"	20	43	55		41	29	61	59	58	40
"	22	46	58		43	30	63	62	60	41
"	24	49	60		45	31	66	63	62	43
"	25	51	61		47	32	67	65	63	44
"	27	53	63		47	33	69	67	65	46
"	30	56	66		48	34	72	70	69	47
February	1	58	68		50	36	74	72	68	48
"	3	60	70		51	37	76	74	70	50
"	5	62	72		53	38	79	76	71	51
"	7	65	75		55	39	80	77	72	53
"	8	66	76		56	40	82	79	74	54
"	10	68	77		57	41	83	80	75	55
"	12	68	79		59	42	84	81	76	57
"	14	70	81		60	43	87	84		59
"	15	71	82		61	44	90	86		60
"	17	73	85		63	46	91	87		62
"	20	76	88		65	46	94	90		63
"	23	79	91		68	48	97	92		65
"	25	80	93		69	48	100	94		65
"	27	80	95		71	49	102	96		66
March	1	80	97		73	49	105	98		67
"	3	81	99		74	50	108	101		68
"	5	83	101		75	50	109	103		69
"	7	84	102		76	51	112	104		69
"	8	85	103		76	51	114	105		70
"	10	88	104		77	52	115	107		72
"	12	90	106		77	52	117	109		73
"	15	93	106		77	54	119	112		75
"	17	95	107		78	54	123	114		76
"	19	96	109		78	55	125	116		77
"	21	98	108		79	55	127	117		78
"	24	101	108		79	56	129	120		

With the stronger solutions of strychnine the general effect was to reduce the rate of division. This may be due, in part at least but not entirely, to the exclusion of the normal food medium (i. e. g. 4 parts of strychnine solution to one of hay-infusion leaves compa-

ratively little food). (See diagrams.) With weaker solutions of the drug, e. g. one part in 40 000, the effect is more striking. (See diagram IV.) The division-rate on the whole is higher than that for the control and the periods of depression so characteristic of the regular control series (Dec. and Feb.) are conspicuous by their absence. The entire curve is very regular.

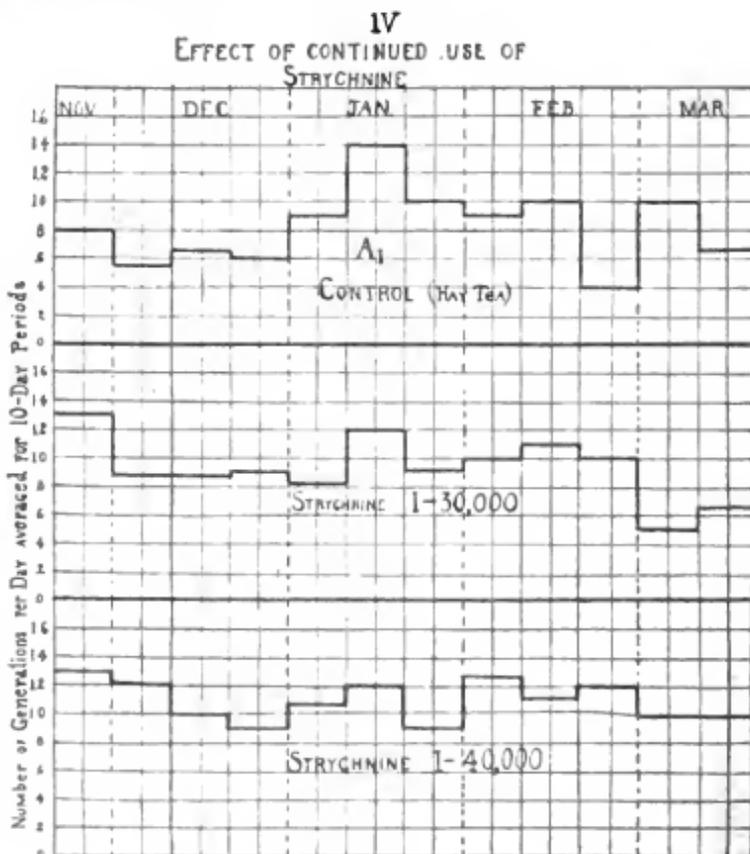


Diagram IV.

Two sister individuals were treated daily with strychnine of different strength; one part in thirty thousand parts of water; and one part in forty thousand parts of water. Both showed an initial stimulus and a more regular division-rate than the control which was continued on hay-infusion.

The stimulus is not lasting, that is, there is no renewal of vitality after an initial stimulation with strychnine as there is, for example, after beef-extract. Individuals if removed from the strychnine medium to clear hay-infusion, rapidly decrease in the rate of their division and soon die. This is shown by the following diagram.

It may be pointed out here that during the period represented above, the sister-cell that had been continued in the strychnine medium, did not exhibit the same decrease and final death. (Cf. Diagram IV.)

There is undoubtedly some action in *Paramecium* induced by strychnine. When first immersed in it the organisms show considerable irritability and dart about the slide in a very restless manner. This ceases after a short time and the organisms look and act like the normal. In the division-rate there is an invariable initial stimulus after which it becomes fairly regular and uniform with the control save for the fact that the characteristic periods of depression are omitted. After the stimulant is stopped and the organisms are placed in the hay-infusion, the division-rate rapidly falls and the individuals soon die. We cannot clearly interpret this result at the present time. If, as LOEB (1901) supposes, there is a specific mortal process at work in living organisms, which can be checked by the use of certain drugs, then we might suggest that strychnine has such an effect on *Paramecium*. It certainly does not act like beef-extract, nor indeed, like alcohol. for there is

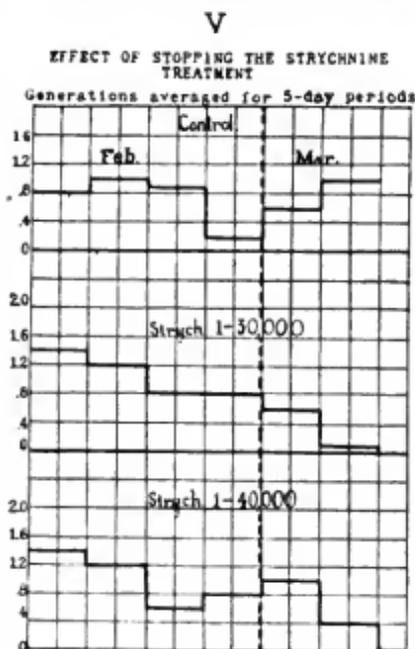


Diagram V.

One individual from each set of the strychnine experiments was given fresh hay-infusion daily without strychnine. The result in each case was a more or less rapid decrease in the division-rate and final death, while the sister-cells, treated continuously with strychnine, maintained the high rate of division (see Diagram IV).

no renewal of vitality nor increase in constructive metabolic activity, and when the stimulant is withdrawn the animals die. Like the effect of potassium cyanide on sea-urchin eggs, its effect appears to be to prevent or to postpone death, but this conclusion is expressed only as an assumption.

#### General Conclusions.

The „vital forces“ of *Paramoecium caudatum*, especially those involved in the functions of general metabolism, growth and reproduction, are subject to periodic sequences of vigor and depression. A couple of hundred generations, more or less, uses up the potential of vitality, whereupon, unless the potential is renewed, the race dies out with some indications of protoplasmic old age. During the cycle, however, the single mass of protoplasm of the original organism by virtue of these „vital forces“ is capable of growing and dividing again and again until the progeny might reach an inconceivable number (2 to the 170th power) and tons upon tons of protoplasm might be formed. The potential for all of this is apparently bound up in the one minute ancestral cell and becomes weakened as the generations multiply. The organism may be compared with a storage battery which gradually runs down as its charge is used. Like the battery, the infusorian cell is capable of being re-charged and of inaugurating a new cycle of generations.

One natural way in which the weakened descendant may be restored to new vigor is by conjugation with another individual (of the same or of a different race) which has had a different environment.<sup>1)</sup>

Another way is by stimulation with chemicals. The experiments described above show that an initial treatment with beef-extract will completely restore the vitality of weakened forms; also, that a simple mineral salt acting only for 30 minutes, has a similar effect.

Other experiments with alcohol, strychnine, etc., show that, upon continued stimulation the tendency to become worn out is partly overcome and the „sinking of the life activities“ is prevented. The effect of the alcohol appears to be different from that of strychnine and both effects are different from that of the potassium salt. The latter appears to act upon the organism as a whole,<sup>2)</sup> i. e. upon the „general

<sup>1)</sup> cf. Studies etc., I.

<sup>2)</sup> There is considerable morphological evidence to show that this chemical affects the nucleus directly. G. N. C.

vitality“; the alcohol, apparently, as in man, upon the secreting activities, while the strychnine seems to perform a negative role by, possibly, preventing oxidative-processes and postponing death. If these interpretations are correct we must distinguish between the secreting activities, those that underlie all activities and which may be expressed by the „general vitality“; and again those that are expressed by destructive metabolism. The above experiments appear to indicate that each of these may be reached more or less independently of the others by stimuli of different kinds, and all such stimuli appear to affect the entire organism and to prolong its life.

Another conclusion which may be drawn from these experiments is that, in all probability, *Paramœcium* is not entirely dependent upon conjugation for renewal of vitality. In nature the environment of these forms must be constantly changing; every rain-fall washes new materials into the ponds and pools, and not only new food material, but with it salts of various kinds. Even a slight trace of sodium chloride, magnesium chloride, potassium phosphate or chloride is sufficient to renew the activity of weakened forms.<sup>1)</sup> It is a question furthermore whether the organisms are ever in a weakened state in nature. The artificial conditions of the laboratory are undoubtedly just suited to a limited cycle of generations, while stimuli, introduced periodically, prevent it. In nature, with a more or less constant change in environment, it is not at all improbable that *Paramœcium* retains a fairly regular division-rate, varying only with the temperature and amount of food and only slightly because of changes in the „general vitality“.

---

<sup>1)</sup> Experiments with these salts have been tried in the laboratory and all give positive results.

Columbia University New York City, June 1, 1902.

*Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

## Notes on Suctoria.

By

Marcus Hartog, M. A., D. Sc.,

Professor of Natural History in Queen's College, Cork.

### 1. Preliminary note on the „*Acineta ferrum-equinum*“ of Zenker.

ZENKER described under the above name (in Vol. II of the *Archiv für Mikroskopische Anatomie* 1866) a Suctorian epizoic on *Cyclops*, characterised by tentacles which were of exceptional calibre, up to  $20\ \mu$  in diameter with a lumen of as much as  $7\ \mu$ , expanding at the apex into open funnels of five times their width. His figures show clearly that it is widely different from the short and thick-stemmed species called by that name by EHRENBERG, and figured by CLAPARÈDE and LACHMANN from specimens which had been certified as true by him. BÜTSCHLI removed ZENKER's form from EHRENBERG's species but unfortunately transferred it to *Acineta cothurnata* WEISSE which has a short ovoid pedicel, while ZENKER's has a long cylindrical one expanded at either end into a disc. I found the same form in the same habitat as ZENKER in 1881; and described it in ignorance of his work as a new species, which I referred doubtfully to *Podophrya* (to which the two preceding species had been transferred) under the name of *P. (?) infundibulifera* (in *Proc. Lit. Phil. Soc. Manch.* Vol. 19). It occurs on or about the mouthparts of several species of *Cyclops*, and only expands its funnels when there is the debris of fresh-killed animals in the neighbourhood, as by the *Cyclops* dismembering its prey, or by the observer crushing the *Cyclops*, or dissecting it, as ZENKER evidently did: I was able to see in the unstimulated Protist that the tentacles are obtusely truncate with a constriction a little below the apex, and that the nucleus is

spheroidal, while Z. describes it erroneously (without figuring it) as horseshoe-shaped.

Z. saw the escape of the internal gemmule, which he describes and figures as ciliated all over; and also the nipple-shaped opening (or 'birth-pore') that persists for some time after its escape.

I have recently made a careful study of this species (both alive, and cut into serial sections and stained) which is still incomplete: but I think that the following facts which I have ascertained deserve early publication. The tentacles were seen by Z., to be spirally constricted: the screw so formed is, double-threaded. I think, the constrictions are continued along the internal prolongation of the tentacle into the body: as it is inconceivable that such a structure should lie free in the endosarc, it would seem that in this species, where the structure is obvious, the tentacle must arise from the deep invagination of the external pellicle, which is prolonged into the cell to form a sheath, and closely applied therein to its own reflection upward along the whole length of the tentacle, and, moreover, as is easily seen, lining its lumen. So that here at least, neither do the tentacles pierce the pellicle, as asserted by R. HERTWIG, nor is the extension into the endoplasm a mere prolongation of the lumen, as suggested by BÜTSCHLI. It is probable that the structure is the same in every Suctorian where the tentacle is traceable within the cell. Again, there is no torsion of the tentacle in extension and retraction: this is easily seen when debris or bacteria adhere to the outside of the tube: they move merely backwards and forwards. Probably this too applies all through this order.

The embryo is ovoid with a median transverse constriction and bears four transverse bands of long fine cilia (or perhaps a continuous spiral of 4 turns?). In the brood-cavity they appear to cover nearly the whole body, except the poles, on account of their great length, and the little room for their free play; as was correctly figured, but wrongly interpreted, by Z.

As the character of the tentacles has been utilised for the distinction of such a genus as *Ephelota* Strehl. Wright, we must erect this into a new genus, to which I give the name of *Choanophrya*, from the wide funnels of the ends of the tentacles when active.

Careful examination shows that food particles are sucked into the open funnel from a short distance away; the sucking action is probably a diffusion current due to the secretion within the cell of substances of high osmotic value. Possibly this hold good for all Suctorina except the aberrant *Podophrya* Troid.

## 2. On the Reproduction of *Rhyncheta* Zenker.

This genus was founded by ZENKER on a single species, named *R. Cyclopum* from its occurring on *Cyclops coronatus*, and was described by him in the same paper as the preceding species. It is distinguished by possessing a very long single tentacle dilated at the tip, capable of as free a movement as an elephant's trunk, or indeed a much freer one, as it is so much more slender in proportion. I repeatedly found it on *C. gigas* in Manchester, in the same position as ZENKER describes, on the couplers („Bauchwirbel“ of Z.) of the swimming feet. It would appear not to have been noted or described by any subsequent observer; for neither BÜTSCHLI, SAVILE KENT, nor RENÉ SAND do more than quote ZENKER. A few weeks ago I found a specimen on *C. gigas*, which, from its different position and shape, may possibly be a distinct second species, and which was in the act of parturition. The Protist was on the fourth thoracic sternum, just within the pleural fold. The gemmule was internal, oval, and contained a contractile vacuole. While I was looking at it and making a sketch, the little larva forced its way out through a circular birth-pore before my eyes, and swam off, before I could note its characters. But I am nearly sure that it was peritrichous like that of *Podophrya* and *Choanophrya*. The mother was apparently obconical, with the tentacle proceeding from the base near one of the two blunt angles of the optical section, while the birth-pore was just at the other angle: the apex of the cone was the seat of the insertion of the pedicel. ZENKER's species was oblong-conical, sessile, attached by the wide base, and tapering to the attachment of the single distal tentacle. If this should prove to be a new species, I propose the name *R. obconica*, defining it by its position on the host, its tapering base, and its broad anterior face.

*Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

## **Beitrag zur Kenntnis der im Darne der Larve von Tenebrio molitor lebenden Gregarinen.**

Von

**Dr. phil. Arthur Berndt.**

(Aus dem zoologischen Institut in Berlin.)

(Hierzu Tafel XI—XIII.)

### **Einleitung.**

Seit den zwanziger Jahren des 19. Jahrhunderts ist die zoologische Forschung bemüht, einen Einblick in die Bau- und Fortpflanzungsverhältnisse der Gregarinen zu gewinnen. Infolge des zunehmenden Interesses, das man in neuerer Zeit der Sporozoenforschung entgegenbrachte, erschienen besonders in den letzten Jahrzehnten auf diesem Gebiete zahlreiche Arbeiten. Hierdurch und durch die Vervollkommnung der Technik ist unsere Kenntnis über diese kleinen Parasiten schnell gewachsen. Bei der großen Empfindlichkeit und Feinheit der Objekte konnte es jedoch nicht ausbleiben, daß häufig die widersprechendsten Ansichten auftraten. So kommt es, daß man auch über manche einfach erscheinende und häufig vorkommende Verhältnisse noch immer nicht sicher unterrichtet ist. Es gilt dies z. B. für die paarig mit den ungleichnamigen Körperenden verbundenen Polycystiden, ein Zustand, von dem man nicht weiß, ob er allgemein oder doch in größerer Verbreitung als Konjugation aufzufassen ist. Noch unsicherer ist man bezüglich der in den Cysten derselben sich abspielenden Vorgänge. Das Erwähnte kann speziell für die im Mehlwurmdarme (der Larve von *Tenebrio molitor*) vorkommenden Gregarinen gelten, von denen bis heute noch nicht einmal die systematische Stellung durch unanfechtbare Untersuchungen klargestellt ist, obwohl dieselben doch ein bequemes und häufiges Beobachtungsmaterial für den Zoologen abgeben.

Diese Unsicherheit zu beseitigen, sowie einen Beitrag zur Entwicklung und Fortpflanzung der betreffenden Gregarinen zu liefern, ist Zweck der vorliegenden Arbeit.

### Geschichte der wichtigsten Forschungen über Gregarinen.

Die erste sichere Nachricht vom Auffinden einer Gregarine stammt von CAVOLINI aus dem Jahre 1787.

Genauer veröffentlichte LÉON DUFOUR (1826) über das Vorkommen von „Eingeweidewürmern“ im Darmsystem verschiedener Käfer. Erst zwei Jahre später wagte er es, die Parasiten mit dem Namen Gregarinen zu belegen. Er unterschied zwei Arten und brachte auf seinen Zeichnungen einzelne Sporonten und ein mit den ungleichnamigen Körperenden zusammenhängendes Tierpaar seiner Gregarina ovata. Hierzu bemerkte er: „C'est peut-être un accomplément“. Er schrieb den Tieren eine Mundöffnung und einen Rüssel zu.

1835 fand HENLE im Regenwurmhoden Bläschen mit kleinen Körpern, die er Navicellen nannte. Sie schienen ihm pflanzlicher Natur zu sein.

Mit HAMMERSCHMIDT (1838) wurde eine Periode der erfolgreichsten Thätigkeit auf dem Gebiete der Gregarinenforschung begonnen, die bis zum Jahre 1854 dauerte. Dieser Forscher entdeckte eine ganze Reihe neuer Gregarinen-species, unter ihnen auch die des Mehlwurmes.

V. SIEBOLD (1839) vermutete wahrscheinlich einen Zusammenhang zwischen Gregarinen-cysten und Navicellen, da er sie auf derselben Tafel zeichnete, doch gab er keine Erklärung.

Die darauf erscheinenden Arbeiten von MECKEL (1844) und KÖLLIKER (1845) bedeuteten keinen Fortschritt.

Dagegen fand v. FRANTZ (1846) in vielen Insekten Gregarinen und mit ihnen „Pseudonavicellenbehälter“.

Ferner entdeckte HENLE (1845) die Monocystis des Regenwurms und deren Paarung mit den gleichnamigen Körperenden.

1847 erkannte KÖLLIKER, daß die Gregarinen einzellige Wesen und bei den wirbellosen Tieren sehr häufig vorkommende Parasiten seien.

Im folgenden Jahre erschien STEIN'S Arbeit „Über die Natur der Gregarinen“, welche als die wichtigste Förderung der bisherigen Gregarinenforschung anzusehen war. In derselben bestritt er die Ansicht DUFOUR'S, daß bald einzelne, bald paarige Tiere von derselben

Art vorkämen. Hierauf, sowie auf etwaige Segmentierung und das Vorhandensein eines Haftapparates bante er ein System mit folgenden drei Familien auf:

1. Monocystideen; „ungegliederte“ oder „kopflöse“ Gregarinen.
2. Gregarinarien; der Körper zerfällt in „Kopf und Leib“.
3. Didymophyideen; der Körper setzt sich aus „Kopf, Vorder- und Hinterleib“ zusammen.

Auf diese drei Familien verteilte er sieben Gattungen. Zur zweiten zählte er das Genus *Gregarina*; Tiere immer gepaart. Er erkannte mit v. FRANTZIUS die Kernnatur des bis dahin als Bläschen bezeichneten Gebildes. Seine wichtigste Entdeckung betrifft die Fortpflanzung der Gregarinen. Er bewies, was bis dahin nur vermutet wurde, daß die Pseudonavicellenbehälter das Produkt von Gregarinen sind. Nach seiner Darstellung legen sich immer zwei Gregarinen zum Zwecke der Fortpflanzung mit den gleichnamigen Körperenden an einander, runden sich ab und bilden eine „Cyste“. Daran verschmelzen die konjugierten Tiere mit einander und die Kerne werden unsichtbar. Es treten dann auf der Oberfläche helle, plasmatische Kugeln, die „Keimkörner“, auf, aus denen in einem geeigneten Wirt die Gregarinen hervorschlüpfen.

1855 erschien die bekannte Veröffentlichung von LIEBERKÜHN, nach der aus dem Inhalte der Pseudonavicellen von Monocystiden Amöben entstehen, die sich in Gregarinen umwandeln.

Seiner Behauptung schloß sich E. VAN BENEDE (1871) an. Derselbe entdeckte auch im folgenden Jahre das Myocit.

1873 beobachtete AL. SCHNEIDER solitäre Encystierung von *Gregarina ovata*. Ferner studiert er das Ausstoßen von Sporen durch die „Sporodukte“ im Wasser.

Zwei Jahre später unterzieht derselbe in einer sehr ausführlichen Abhandlung das bis dahin über Gregarinen Bekannte an der Hand von eigenen Untersuchungen einer exakten, kritischen Bearbeitung und fügt eine Reihe neuer Befunde hinzu. Seine Arbeit umfaßt den größten Teil unserer heutigen Kenntnisse über jene Tiere.

1881 macht BÜRSCHLI an den mit den ungleichnamigen Körperenden zusammenhängenden Tierpaaren von *Clepsidrina blattarum* durch fortlaufende Beobachtung die wichtige Entdeckung, daß dieselben sich encystieren. Seine Befunde deuten an, daß die Pseudonavicellen durch Knospung auf der gesamten inneren Oberfläche der Cysten entstehen. Erst nach deren Bildung beobachtete er Verschmelzung der Tiere. Er verfütterte, und zwar mit Erfolg, wie er

annimmt, reife Cysten an Schaben, die „fast völlig frei“ von Gregarinen waren.

Im folgenden Jahre stellt derselbe Forscher alles bis dahin über Gregarinen Bekannte in „BRONN'S Klassen und Ordnungen“ zusammen und schließt sich dem System von SCHNEIDER an, welches das Hauptgewicht auf die Form der Sporen legt.

Der letztere Forscher (1882 und 1886) vervollständigt seine früheren Angaben über den Bau, die Entwicklung und Fortpflanzung der Gregarinen.

1886 entdeckte ROBOZ in *Salpa bicaudata* Konjugation von Tierpaaren einer neuen Gregarinenart. Es werden Polzellen ausgestoßen und ein neuer Kern gebildet, an dem dann weitere Teilungen erfolgen.

L. PFEIFFER (1891) hält die Konjugation der Polycystiden für eine mechanische Verklebung von Tieren, welche dieselbe Wirtszelle bewohnten. Die Sporulation erfolgt nach seinen Untersuchungen bei den Syzygiten getrennt. Die Encystierung der *Clepsidrina* in *Chrysomela violacea* geschieht meist isoliert und bei sehr verschiedener Größe.

Auf Irrtümern scheinen die Angaben von WOLTERS (1891) zu beruhen, nach denen die Kerne der zu zweien encystierten Monocystiden des Regenwurmhodens nach Abschnürung von Richtungskörpern miteinander verschmelzen. An dem so entstandenen Kopulationskerne tritt dann Zweiteilung ein, so daß nun für jeden Syzygiten ein Kern vorhanden ist, der durch mitotische Teilung in Kerne für die Sporoblasten zerfällt.

Seine und MARSCHALL'S (1893) Untersuchungen von *Clepsidrina blattarum* ergeben, daß die Fortpflanzung an jedem Syzygiten für sich durch einfache Knospungs- und Teilungserscheinungen vor sich geht.

LÉGER (1892) beschreibt in einer umfassenden Abhandlung mehrere neue Arten. Bei *Ceratospora mirabilis* entwickeln sich die Sporen ohne Encystierung direkt in den beiden konjugierten Individuen. In den Sporen aller Gregarinen werden nach seinen Beobachtungen bis höchstens acht Sporozoiten gebildet, nur bei *Porospora* entwickelt sich eine große Zahl Sporozoite ohne Sporenhülle. Der Autor stellt nach der Beschaffenheit der Sporen ein System auf, welches gymnospore und angiospore Gregarinen unterscheidet. Die Sporen der ersteren sind nackt, die der letzteren dagegen mit einer Hülle versehen. Zu den Gymnosporeen gehören nur die *Gymnosporidae*. Die Angiosporeen zerfallen, je nachdem die Sporenpole gleich oder ungleich

sind, in zwei Gruppen und diese wieder hauptsächlich nach der Form der Sporen in Familien.

Wichtig ist die Beobachtung von SCHEWIAKOFF (1893), welcher feststellt, daß die Bewegung der Gregarinen durch Ausscheiden eines Gallertcyllinders erfolgt.

In demselben Jahre bestätigt CLARKE die Befunde von WOLTERS, welche aber von CUÉNOT (1899 und 1901) bestritten werden.<sup>1)</sup> Nach den sehr eingehenden und sorgfältigen Untersuchungen des letzteren kommen in den Samenblasen des Regenwurms sieben oder acht Arten von Monocystiden vor, von welchen nur der Kern von *Monocystis magna* bei erwachsenen Wirtstieren Nucleolen von verschiedener Größe und Zahl einschließt. Dagegen besitzen die ganz jungen Parasiten nur einen Nucleolus, welcher sich mit dem Wachstum der Tiere teilt. Die übrigen Monocystidenarten haben immer nur einen Kern. Zur Fortpflanzung nehmen die Nucleolen an Umfang ab und teilen sich sogar zuweilen in kleine Körner, von welchen sich wenigstens ein Teil im Kernsaft auflöst. Es erscheinen dann in diesem ohne bemerkbare Beziehung zum Nucleolus im Häufchen zusammengelagerte Körner oder Fäden. Es wird dicht am Kern eine Centrosphäre sichtbar, welche sich wahrscheinlich in zwei Teile teilt. Sie bilden eine Spindel, welche den Kern überschreitet und das Chromatin durch Mitose teilt. Auch die weiteren Kernteilungen erfolgen durch Mitose. Fast immer wurde beobachtet, daß der eine Syzygit dem anderen in der Entwicklung etwas voraus war, was beweist, daß jeder seine Individualität erhalten hat. Während der Kernteilungen lösen sich die Nucleolen langsam unthätig auf. Nach Bildung der Sporoblasten findet deren Paarung und Verschmelzung nach ähnlichem Vorgange statt, wie ihn SIEDLECKI zuerst an *Monocystis ascidia* beobachtete. In derselben Arbeit unterscheidet CUÉNOT zwei in der Leibeshöhle

<sup>1)</sup> Dieser Forscher, welcher mit Recht die Monocystiden des Regenwurms für sehr günstige Untersuchungsobjekte erachtet, machte seine Studien wie WOLTERS an Serienschnitten von ganzen, ungeöffneten Samenbläschen des Regenwurms und hält die im Mai und Juni gewonnenen für am geeignetsten. Demgegenüber muß ich betonen, daß ich bei meinen vergleichenden Untersuchungen zwar auch in den erwähnten Monaten viele Cysten fand, daß diese aber meist ansgeriffen waren. Bei weitem das beste Material fand ich im Spätherbst. CUÉNOT'S Fixierungsart mit 70% Alkohol habe auch ich vorzüglich befunden. Zur sicheren Kontrolle verwandte ich mit Vorteil bei Serienschnitten nur vorher aus geöffneten Hoden untersuchtes Material. Außerdem konnte ich durch Abschwemmen in Kochsalzlösung viele unnütz aufbauschende Samenflüssigkeit entfernen. Was das später erscheinende Ergebnis meiner Untersuchungen anbelangt, so scheint es in der Hauptsache auf eine Bestätigung der Angaben CUÉNOT'S hinauszuweisen.

von *Gryllus domesticus* vorkommende *Diplocystis*-Arten, von welchen er feststellt, daß sie nach Erreichung einer gewissen Größe nur zu Paaren vorkommen, während er es für sicher hält, daß die einzeln gebliebenen Tiere absterben. Auch hier vermutet er Kopulation der Sporoblasten.

1896 giebt v. WASIELEWSKI in seiner „Sporozoenkunde“ eine Übersicht der Sporozoen und folgt in der Einteilung der Gregarinen dem System von LÉGER.

Ein Jahr später beobachtet LÉGER, daß sich die einzelnen Tiere von *Lithocystis schneideri encystieren* können.

Eine sehr wichtige Entdeckung macht im Jahre 1899 SIEDLECKI an *Monocystis ascidia*. Zur Encystierung legen sich zwei gleich große Tiere mit den Vorderenden so an einander, daß die hier vorhandenen kleinen Pseudozodienöffnungen sich gegenüber befinden. Obwohl sich jetzt das nackte Plasma der Syzygiten berührt, so erfolgt doch nur Strahlung desselben, aber kein bemerkbarer Austausch von Kernbestandteilen. Während der weiteren Fortpflanzungsvorgänge schiebt der eine Syzygit einen zapfenförmigen Fortsatz tief in den Körper des anderen. Die Kerne zerfallen, und es bilden sich aus einigen größeren Chromatinbrocken kleine neue Kerne, die sich durch Mitose mit Centrosomen fortgesetzt vermehren. Der Rest des Kernes und das Karyosom gehen zu Grunde. Sehr auffällig ist die Kopulation, die durch paarige Vereinigung der sich bewegenden Sporoblasten erfolgt. Nicht kopulierte Sporoblasten zerfallen. Von ihnen beweist SIEDLECKI, daß sie zur Fortpflanzung von verschiedenen Individuen stammen müssen. Jene Bewegungen bestehen darin, daß die Sporoblasten um ihre eigene Achse halbe Umdrehungen nach links und rechts ausführen und schließlich in der Cyste eine lebhaftere Wallung derselben erfolgt. Die Mechanik dieses Vorganges ist ihm unbekannt. Aus den gepaarten Sporoblasten entsteht durch Verschmelzung ein rundlicher Körper, die Sporocyste. Dieselbe besitzt nur einen Kern, der durch Mitose in acht Kerne für die Sporoziten geteilt wird.

LÉGER (1901) giebt in einer kurzen Notiz das Vorhandensein von länglichen Geschlechtselementen bei *Stylorhynchus* bekannt, welche vorn mit einer hellen Spitze versehen sind und einen kompakten Kern besitzen. Am hinteren Ende ist eine lange Geißel vorhanden. Unter dem Kern befindet sich ein Centrosoma.

Bei Fortsetzung des Studiums dieser mit Geißeln versehenen Gameten macht jener Autor die wichtige Beobachtung, daß gleichzeitig mit ihnen in der Cyste ähnliche, aber kugelige Elemente entstehen. Die ersteren Elemente sind Spermatozoiden von typischer

Form, die letzteren die Eier. Alle Spermatozoiden sind gebildet von einer der encystierten Gregarinen und alle Eier von der andern. Es giebt also, so folgert LÉGER, in einer normalen Cyste eine männliche und eine weibliche Gregarine. Zur Fortpflanzung erscheinen auf der Oberfläche der beiden encystierten Gregarinen helle Protoplasmavorsprünge, welche noch keine geschlechtliche Differenz aufweisen. Auf der Oberfläche der „weiblichen“ Gregarine ändern sich die entstandenen Kugeln in ihrer Form nicht mehr, sondern nehmen nur etwas an Umfang zu. Jede dieser Kugeln ist ein Ei. Dagegen verlängern sich die auf der Oberfläche der „männlichen“ Gregarine gebildeten Kügelchen und werden kleine cylindrische Körper, welche Bewegungen ausführen und sich schließlich vom Mutterkörper als Spermatozoiden ablösen. Jene Bewegungen werden immer lebhafter, was als Vorspiel der Kopulation anzusehen ist. Die Spermatozoiden wenden sich bald mit großer Sicherheit gegen die weiblichen Elemente und dringen in sie ein, wodurch eine Kopula entsteht. Die Kopulationen erfolgen nicht auf einmal, weil die männlichen Gameten nicht gleichzeitig reifen. Die nicht kopulierten Gameten zerfallen.

CAULLERY und MESNIL (1898) finden, daß die Entwicklung von *Gonospora longissima*, einer Monocystide in *Dodecaceria concharum* parallel derjenigen dieses Tieres läuft. Vor der Metamorphose werden kleine Parasiten von verschiedener Größe im Epithel beobachtet, welche als die verschiedenen intracellulären Entwicklungsstadien jener Gregarinenart ausgelegt werden. Ihre Ähnlichkeit mit den EIMER'schen Coccidienformen fällt auf. Die Autoren glauben, daß ein ähnlicher Vorgang der bis dahin unbekannt, intracellulären Entwicklung der Leibeshöhlengregarinen auch bei anderen Arten vorkommt.

LAVERAN und MESNIL (1900) studieren in den Larven von *Attagenus pelliö*, einen Polycystiden, welcher durch seinen Parasitismus in der Darmepithelzelle anfangs Hypertrophie dieser und ihres Kernes, später aber Atrophie hervorruft.

Bemerkenswerte und zusammenhängende Beobachtungen bezüglich der Sporulation macht MRÁZEK (1899) an einer *Monocystis* in *Rhynchelmis*. Nach seinen Untersuchungen erfolgt keine Konjugation zwischen den syzygierten Tieren. Die durch eine Art Mitose gebildeten Teilungskerne entstehen nicht aus dem großen von Anfang an im Gregarinenkörper bemerkbaren Kerne, sondern sie bilden sich von einer Centrosphäre aus, die außerhalb des Kernes auftritt. Cystenbildung erfolgt nicht: auch verbleiben die Teilungskerne bei

der Sporenbildung im Körperinnern, wo sich dann die Sporoblasten gruppenweise bilden.

Über die sexuelle Fortpflanzung von *Ophryocystis* stellt LÉGER (1900) Untersuchungen an. Wie schon SCHNEIDER an *Ophryocystis* bütschlii, so findet auch der erstere Autor bei mehreren neuen *Ophryocystis*-arten, daß zur Sporogonie je zwei Sporoblasten kopulieren, daß aber auch der einzelne Sporoblast imstande ist, eine Sporocyste zu bilden.

Ferner findet LÉGER, daß bei *Schizocystis gregarinoides* Schizogonie, wie sie auch bei *Siedleckia* beobachtet wurde, und Sporogonie wie bei *Monocystis* stattfindet. Aus jedem Sporoblasten entstehen mehrere Sporocysten. Obige Tierart vereinigt der bedeutende Sporozoenkennner zur Gruppe der Schizogregarinen, d. h. Gregarinen mit Schizogonie im Gegensatz zu den Eugregarinen, worunter er Gregarinen ohne Schizogonie versteht.

LÉGER und DUBOSCQ (1901) kommen beim Studium der ersten Entwicklungszustände von Polycystiden zu dem Endergebnis, daß die Actinocephaliden, Dactylophoridae und Clepsidriniden keine intracellulären Stadien besitzen, daß sie sich dadurch also von den Darmmonocystiden unterscheiden, deren Jugendstadien nach CAULLERY und MESNIL sowie nach SIEDLECKI in der Epithelzelle aufwachsen.

LÉGER und DUBOSCQ (1900) bestreiten CUÉNOT'S Angaben, nach welchen die Sporozoiten von *Diplocystis* bei *Gryllus domesticus* sich ganz im Epithel des Darmes einlagern sollen. Vielmehr durchbohren die Sporozoiten das Darmepithel, überschreiten dieses aber ohne Anfechtung und setzen sich in dem darunter gelegenen subepithelialen Bindegewebe fest, wo sie heranwachsen, um später die Leibeshöhle zu gewinnen.

SIEDLECKI (1901) stellt Untersuchungen über die Einwirkung der in die Epithelzelle eindringenden jungen Gregarine an und findet, wie auch LAVERAN und MESNIL, daß in dem Maße, in welchem die Gregarine wächst, Hypertrophie der Zelle eintritt. Auf die Hypertrophie folgt mit dem weiteren Wachstum des Parasiten Atrophie. Erstere führt er nicht auf eine mechanische Tätigkeit, sondern auf die Einflüsse der Exkretionsprodukte zurück.

In sehr eingehender Weise studierte derselbe Forscher (1901) die Befestigungsart und die Beziehungen zu der Wirtszelle von *Monocystis ascidia* und *Pteroccephalus*. Der Sporozoit der ersteren dringt in die Epithelzelle ein und veranlaßt Hypertrophie und hierauf Zerfall derselben. Bezüglich der Befestigungsart von *Pteroccephalus* stellt SIEDLECKI, wie es vor ihm schon LÉGER beobachtete,

fest, daß die fadenförmigen Verlängerungen der Gregarine sich in der Regel zwischen den Epithelzellen ansetzen, daß aber durch diese Form weder Hypertrophie noch Atrophie der Wirtszelle hervorgerufen wird.

### Die bisherigen Forschungen über die Gregarinen des Mehlwurmdarmes.

HAMMERSCHMIDT (1838) war der erste, welcher sich mit den Gregarinen des Mehlwurmdarmes beschäftigte und sie unter dem Namen *Clepsidrina polymorpha* zu einer Species zusammenfaßte. Die Gattung *Clepsidrina* stellte er in dem Glauben auf, daß die Syzygien einzelne Individuen seien.

Ebenso wie HAMMERSCHMIDT behandelte v. FRANTZIUS (1846) die im Mehlwurmdarme vorkommenden Gregarinen als eine Art und nannte sie *Gregarina polymorpha*.

Eingehender als seine beiden Vorgänger beschäftigte sich STEIN (1848) mit denselben Parasiten. Er stellte zwei Gattungen mit drei Species an. Die Gattung *Gregarina* mit den Species *Gregarina cuneata* und *Gregarina polymorpha* sollte dadurch gekennzeichnet sein, daß die Tiere niemals einzeln, sondern immer nur mit den ungleichnamigen Körperenden gepaart vorkämen. Dagegen sollte die dritte Species *Stylorhynchus ovalis* stets einzeln auftreten und einen besonderen Haftapparat besitzen. Alle drei Species fand er oft in einem Wirte vor. Neben diesen drei beweglichen Zuständen fand er zweierlei Cysten, nämlich kugelrunde von  $\frac{1}{9}$ — $\frac{1}{7}$ ''' (0,24—0,31 mm) Durchmesser, und ovale, die  $\frac{1}{14}$ — $\frac{1}{12}$ ''' (0,16—0,18 mm) lang und  $\frac{1}{20}$ — $\frac{1}{18}$ ''' (0,11—0,12 mm) breit waren. Die letzteren rührten, wie er annahm, von *Stylorhynchus ovalis* her, die runden von *Gregarina cuneata* oder *Gregarina polymorpha*. Dazu bemerkte er: „Zu welcher dieser beiden Arten eine runde Cyste gehöre, das läßt sich bei der großen Ähnlichkeit jener nicht bestimmen.“

Noch in demselben Jahre trat v. FRANTZIUS der Ansicht STEIN'S über obige Einteilung in drei Species bei.

1873 findet SCHNEIDER im Mehlwurmkote kleine runde und große eiförmige Cysten von *Gregarina cuneata*. Er vermutet, daß die ersteren von der Encystierung einzelner Tiere herrühren; die letzteren sollen von Syzygien stammen. Er nimmt an, daß auch hier, wie er es bei *Gregarina ovata* fand, je nachdem sich einzelne oder gepaarte Tiere encystieren, Mikro- und Makrosporen entstehen.

Zwei Jahre später hält derselbe Forscher die Gregarinen im Mehlwurmdarme für Varietäten und unterscheidet: *Clepsidrina mimosa*,

*Clepsidrina cuneata* und *Clepsidrina polymorpha*. Der von STEIN angegebene *Stylorhynchus* soll der Cephalont einer der Varietäten sein. Nach seiner Meinung wäre es bei der Schwierigkeit der Unterscheidung am besten, die *Species Gregarina cuneata* und *Gregarina polymorpha* nach STEIN nicht zuzulassen. Darauf fährt er an dieser Stelle fort: „On trouve à chaque instant dans le tube digestif de la larve du *Tenebrio* des couples dont le primate appartient à l'espèce *Cuneata* et le satellite à la *Polymorpha*“; hierzu Fig. 11 Taf. XX. Um aber die Zahl der von ihm so aufgefaßten Varietäten nicht zu vermehren, läßt er die beiden Formen gelten.

1881 will BÜTSCHLI nicht mit gleicher Sicherheit wie von *Clepsidrina blattarum* behaupten, daß die mit den ungleichnamigen Körperenden zusammenhängenden Tiere von *Clepsidrina polymorpha* zur Encystierung schreiten, weil er den Vorgang nicht an demselben Tierpaare fortlaufend beobachtete.

Derselbe (1882) nimmt an den SCHNEIDER'schen Varietäten in BRONN's Klassen und Ordnungen keine Änderung vor.

Eigentümliche Mitteilungen über *Clepsidrina polymorpha* macht BRASS (1883/84). Er unterscheidet an derselben „Kopf und Körper“. Ersterer soll vorstreckbar sein und hierdurch die Anheftung an das Darmepithel erfolgen. Er nimmt einen Kern im Protomerit an. Bei vielen Tieren fand er im Deutomerit neben dem ursprünglichen noch einen zweiten Kern, welcher in das durch Sprossung am Körperende neu entstehende Individuum rücken soll. Nach seiner hierzu gegebenen Zeichnung Fig. 8 Taf. VI scheint es sich um einen Sporonten zu handeln, dessen hinteres Leibesende durch die Präparation um seine Längsachse verdreht ist, wie ich dies auch zuweilen in meinen Präparaten gefunden habe. Der in der Nähe der Umschlagstelle gezeichnete Kern kann durch Granulationen vorgetäuscht worden sein, welche durch obigen Vorgang zusammengeschoben wurden.

LABBÉ (1899) unterscheidet in seinen „Sporozoa“ so viel Unterarten von *Gregarina polymorpha*, wie SCHNEIDER Varietäten aufstellt, nämlich *Gregarina polymorpha (typica)*, *Gregarina polymorpha cuneata* und *Gregarina mimosa*.

### Systematik.

Nach meinen Untersuchungen befluden sich im Mehlwurmdarme drei Arten von Gregarinen, welche zur Gattung *Gregarina* gehören. Jede derselben hat ihre charakteristische Form und bildet gewöhnlich leicht zu unterscheidende Cysten, aus denen sich bei Fütterung dieselben Tierformen entwickeln, von welchen sie gebildet wurden.

Zunächst unterscheidet ich entgegen der Ansicht SCHNEIDER's mit STEIN die beiden Species *Gregarina cuneata* und *Gregarina polymorpha*. Zwar war HAMMERSCHMIDT der erste, der unsere Gregarinen sah und sie *Clepsidrina polymorpha* nannte, doch wußte er nicht, daß schon vor ihm DUFUR das Richtige erkannt und den Namen *Gregarina* eingesetzt hatte. Auch ist es schwer, die sehr kleinen Zeichnungen jenes Forschers, die wegen der mangelhaften Untersuchungsmethode unnatürlich ausfallen mußten, richtig zu deuten. Jedenfalls aber hat er verschiedene Arten vor sich gehabt. STEIN gebührt das Verdienst, nach dem Vorgange DUFUR's die erwähnten beiden Species unterschieden zu haben. Allerdings irrte er darin, daß die Tiere immer nur in konjugiertem Zustande vorkämen, worauf er auch die Gattung begründete; doch ist dies hier belanglos. STEIN's *Gregarina cuneata* ist nach seiner Beschreibung und Zeichnung auf Taf. IX Fig. 23 im Darminhalte leicht wiederzuerkennen. Von der zweiten in Betracht kommenden Art sagt er, daß sie jener sehr ähnlich sei und fast die gleiche Größe habe. Ferner giebt er an, daß *Gregarina polymorpha* sich von der vorigen durch ihren schwächeren, nach vorn erweiterten „Leib“ und durch den nach vorn verengerten, im Verhältnis zum Leibe kürzeren „Kopf“ unterscheidet. Diese Beschreibung ist im allgemeinen richtig. Von seinen hierzu gegebenen Figuren Taf. IX 24—27 sagte schon SCHNEIDER, daß die erste allein als leidlicher Repräsentant der „Varietät“ gelten könne. Bezüglich der folgenden drei Zeichnungen bemerkte er, daß ihm niemals Formen vorgekommen wären, an welchen der Querdurchmesser ein Drittel und selbst die Hälfte des Längendurchmessers betrage. Sollten solche Individuen vorkommen, dann müßten sie nach seiner Ansicht eine andere Varietät bilden. Die Fig. 27 stellt eine gerade gestreckte Syzygie dar, deren Einzeltiere annähernd rund sind. Derartiges habe ich nur an absterbenden Tieren oder an solchen beobachtet, die längere Zeit in der feuchten Kammer gehalten wurden. Sie verkürzten sich stark, brachten es aber nicht zur Encystierung. Dasselbe gilt für die in Fig. 26 gezeichnete Syzygie, deren Längendurchmesser etwa das Doppelte der Breite beträgt. In Fig. 25 ist eine gestreckte Syzygie gezeichnet, die etwa dreimal so lang als breit ist. Derartige Zustände kommen entgegen der Ansicht SCHNEIDER's an Tieren vor, die zur Encystierung schreiten. Endlich kann man die in Fig. 24 gegebene Abbildung nicht als charakteristisch für *Gregarina polymorpha* bezeichnen, wie dies auch schon SCHNEIDER andeutet. STEIN giebt an, daß das Vorderende des Deutomerits unserer Species erweitert sei und zeichnet dazu eine Syzygie, deren Einzeltiere etwa

die Gestalt einer Spindel haben und auf der Grenze zwischen dem ersten und zweiten Drittel des Deutomerits am dicksten sind. Von hier aus nehmen die Tiere nach dem Protomerit zu schnell, nach hinten dagegen langsam an Umfang ab. Dies trifft jedoch nicht zu, sondern die Tiere haben etwa die Gestalt einer Walze und sind nur entweder am vorderen Ende des Deutomerits oder in dessen Mitte unbedeutend verdickt. Trotz der angegebenen Irrtümer muß man hauptsächlich nach STEIN'S Beschreibung annehmen, daß *Gregarina polymorpha* gemeint war. Es macht den Eindruck, als ob er zu seinen Zeichnungen und im Laufe der Untersuchung als Beobachtungsmaterial aus Versehen von den durch einander vorkommenden Species eine von mir neu gefundene kleinere Art benutzte. STEIN giebt noch als dritte Gregarinienspecies im Mehlwurmdarme den *Stylorhynchus ovalis* an. Die Tiere dieser Art sollen immer einzeln vorkommen und einen besonderen Haftapparat besitzen. Hierzu sei zunächst bemerkt, daß ich einmal in einem Mehlwurmdarme eine große Anzahl von Tieren der Gattung *Stylorhynchus* vorfand. Das lange Epimerit endete mit einer Scheibe. Leider ist mir das Präparat abhanden gekommen, so daß ich nicht im stande bin, genauere Angaben zu machen. Ein *Stylorhynchus* im Sinne STEIN'S existiert nicht. Nach den Angaben dieses Forschers sowie nach seinen Zeichnungen auf Taf. IX Fig. 16—18 waren es auffällig geformte Cephalonten von *Gregarina polymorpha*, die ihn zur Aufstellung jener Species veranlaßten. Die Fig. 18, welche zwei sehr gedrungene Cephalonten von der erwähnten Form darstellt, sollte zeigen, daß je zwei Tiere seines *Stylorhynchus ovalis* sich zur Encystierung mit den Vorderenden des Körpers an einander legen. Vermutlich waren die beiden gezeichneten Cephalonten nicht zur Fortpflanzung mit einander verbunden, sondern lagen nur zufällig neben einander. Ich habe wenigstens nie zwei derartige Gregarinen in verklebtem Zustande, sondern immer einzeln angetroffen. Die von STEIN für die neue Art in Fig. 19 gezeichnete Cyste kann nach Form und Größe einer dritten von mir gefundenen Gregarinaspecies oder zu *Gregarina polymorpha* gehören. Er trat nicht den Beweis dafür an, daß die von ihm aufgestellten Arten in der That solche waren. Kein Wunder, daß deshalb in der folgenden Zeit die obigen Tiere von den Forschern nach ihrer Stellung sehr verschieden beurteilt wurden. v. FRANTZIUS bestätigte alle drei Arten. Er zeichnete auf Taf. VII Fig. V 1 eine Syzygie von *Gregarina cuneata*, welche sicher als solche zu erkennen ist. Fig. V 2 sollte eine Syzygie von *Gregarina polymorpha* vorstellen, doch können ihre Syzygiten eher

für Repräsentanten der von mir neu gefundenen Species gelten, wie solche etwas von der typischen Gestalt abweichende Formen im Herbst gefunden werden. Figg. V 3 und 4 sollten das Aussehen von *Stylorhynchus ovalis* STEIN zeigen; es sind aber Cephalonten von *Gregarina polymorpha*. Die von ihm in Fig. V 5 als Syzygien zu *Stylorhynchus ovalis* gezeichneten Tiere gehören nicht zu jener Species, sondern sind höchstwahrscheinlich Konjuganten von *Gregarina cuneata*, die der Encystierung nahe sind.

AL. SCHNEIDER hält die Gregarinen des Mehlwurmdarms für Varietäten. Seine *Clepsidrina mimosa* habe ich nie gesehen, so daß ich annehme, daß dieselbe bei uns nicht vorkommt. Die Beschreibung und Zeichnungen der beiden anderen „Varietäten“ sind im allgemeinen richtig. Er zeichnet in Fig. 11 Taf. XX naturgetreu eine *Gregarina cuneata* als Primiten und als Satelliten eine angebliche *Gregarina polymorpha*. Spätere Ausführungen werden zeigen, daß diese Annahme irrig ist; sein Satellit ist ebenfalls eine *Gregarina cuneata*. In Fig. 15 Taf. XX vermutet er zutreffend ein hierher gehöriges Tierpaar von *Gregarina cuneata*. Er zeichnet keine Cysten; ebenso läßt er sowohl im Texte als auch unter seinen Abbildungen die Cephalonten von *Gregarina cuneata* fort.

LABBÉ unterscheidet, wie schon erwähnt, drei Unterarten von den in Betracht kommenden Gregarinen. Seine kurzen Unterscheidungsmerkmale bezüglich der „*Gregarina polymorpha (typica)*“ und „*Gregarina polymorpha cuneata*“ können als richtig gelten. Von der zweiten Unterart giebt er nicht die Gestalt der Cephalonten an und für alle drei rundliche Cysten. Er zählt *Stylorhynchus ovalis* STEIN zu *Gregarina polymorpha* und erwähnt als dessen Autor v. FRANTZIUS; Zeichnungen fehlen.

Ich habe nun, wie schon erwähnt, außer *Gregarina cuneata* und *Gregarina polymorpha*, die ich mit STEIN aufstelle, noch eine dritte *Gregarinaspecies* im Mehlwurmdarme gefunden, welche ich durch die meisten Stadien der Entwicklung verfolgen konnte. Sie kommt seltener vor und ist kleiner als die beiden anderen Arten. Im übrigen hat sie aber in vielen Punkten Ähnlichkeit mit diesen. Ich werde dieselbe nach dem um die Gregarinenkenntnis hoch verdienten Forscher STEIN „*Gregarina steini*“ nennen.

### Künstliche Infektion gregarinenfreier Mehlwürmer.

Die Durchsicht der Litteratur und eine oberflächliche Beschäftigung mit den Gregarinen des Mehlwurmdarms hatte mich zu der

Überzeugung gebracht, daß nur Reininfektion der einzelnen Arten sicher zum Ziele führen würde.

Um nun zunächst gregarinenfreie Wirtstiere zu erhalten, wurde im Frühjahr zweimal vier Wochen hindurch eine größere Anzahl Mehlwürmer in einem Topfe täglich mit neuem Futter versehen, wobei auch jedesmal das Gefäß gesäubert wurde. Stichproben, welche während der ganzen Versuchszeit vorgenommen wurden, ergaben keine bemerkbare Abnahme der Gregarinen. Immer wieder wurde ein Wirtstier gefunden, dessen Darm viele hundert von unseren Parasiten beherbergte. Da es nun bei diesem Verfahren immerhin möglich schien, was aber spätere Untersuchungen widerlegten, daß die Mehlwürmer in den 24 Stunden, in denen das Gefäß nicht gereinigt wurde, reife Cysten aus dem Kote aufnahmen, so wurden im Sommer sechs Tiere vier Wochen lang isoliert in der obigen Weise gehalten. Die hierauf vorgenommene Untersuchung des Darminhaltes ergab, daß vier Tiere noch mit Gregarinen behaftet waren. Ein ähnliches Ergebnis hatte ich mit zwölf Mehlwürmern, die ich in derselben Weise im Herbst sechs Wochen behandelte. Acht Tiere waren nach Verlauf der angegebenen Zeit gregarinenfrei, die übrigen besaßen deren noch in geringer Zahl.

Aus dem Erwähnten schloß ich, daß die Parasiten sich auf irgend eine Weise im Wirtstiere vermehren und so ihre Art erhalten müßten. Ich habe nun sehr viele Zeit darauf verwandt, durch Beobachtungen am lebenden Objekte und Untersuchungen gefärbter Präparate die vermutete Generation festzustellen; doch bin ich zu keinem abschließenden Urteile gekommen, was hauptsächlich auf den großen Formenreichtum und die Ähnlichkeit zurückzuführen ist, welche die Darmepithelien beim Zerfall mit jungen Gregarinen annehmen können. Die Beobachtung frischer Darmaustriche ist wegen des äußerst geringen Lichtbrechungsvermögens ganz besonders schwierig. Bei Untersuchungen mit stärkeren Vergrößerungen konnte ich wiederholt an Ausstrichen in der feuchten Kammer das Ausstoßen von noch rundlichen Gregarinen aus den Epithelzellen bemerken, doch gelang es mir nie, weiteres über dieselben mit Sicherheit festzustellen. In manchen Darmaustrichen ließen sich Formen von der Farbe der Geschlechtstiere nachweisen, die jedoch niemals die schlanke Gestalt derselben besaßen, sondern sich der rundlichen Form näherten, glatte Konturen besaßen, nicht gekammert waren und nackt zu sein schienen. In vielen war ein großer Kern vorhanden, in anderen ließ sich derselbe nicht auffinden. Weitere Aufschlüsse über dieses Material ergaben Beobachtungen in der feuchten Kammer nicht.

Ebenso wenig war mit gefärbten Präparaten ein Erfolg zu verzeichnen.

Dennoch kommt man bei Erwägung aller in Betracht kommenden Momente immer wieder zu der Annahme, daß eine Weitervermehrung im Darms vor sich geht. Abgesehen von der obigen Ausführung läßt sich die kleine Zahl der reifen Cysten im Kote kaum in Einklang bringen mit der oft sehr großen Zahl von Gregarinen, wie man sie in den warmen Jahreszeiten fast in jedem dritten Mehlwurme findet. Im Winter ist dies weniger der Fall. Es scheint, als wenn die in warmen Jahreszeiten häufigen Häutungen eine große Rolle spielen. Man kann sich denken, daß der hierbei zerfallende Darm einen günstigen Nährboden für eine Generation bildet, die ohne Infektion durch Sporozoitien die Art erhält. Auch das Nachfolgende läßt sich für meine Vermutung verwerten. Ich gab, um nicht zu viel Zeit zu verlieren, das Arbeiten in dieser Richtung auf und erreichte endlich im Herbste nach vielen weiteren Mißerfolgen gregarinenfreie Mehlwürmer durch Hungernlassen. Die Tiere wurden in einem leeren Gefäße und kaltem Raume gehalten und der abgesetzte Kot täglich sorgfältig entfernt. Hierbei konnte ich beobachten, daß die Zahl der Gregarinen und Cysten bis zum dritten, zuweilen fünften Tage stieg, um dann schnell abzunehmen. Nach 14 Tagen waren im Darminhalte immer noch Gregarinen vorhanden, die sehr verschieden groß waren. Es ließen sich neben ganz kleinen Formen auch erwachsene Parasiten nachweisen, die sich teilweise in Konjugation befanden. Dagegen wurden keine Cysten mehr gefunden. Um ein Absterben der Mehlwürmer zu verhüten, erhielten dieselben jetzt etwas Futter. Nach vier Wochen waren die Därme gregarinenfrei. Deshalb wurden die Wirtstiere nun in ein warmes Zimmer gebracht und reichlich mit Nahrung versehen. Die auch in der folgenden Zeit fortgesetzten Beobachtungen zeigten, daß die Därme in der That keimfrei waren. Somit waren die Tiere jetzt zu Reinfektion geeignet. Ich ließ darauf die Mehlwürmer einige Tage hungern und setzte sie dann in einen Topf, der mehrere Jahre solche Tiere beherbergt hatte und nicht gereinigt worden war. Nach zwei Tagen nahm ich sie wieder heraus und setzte sie in ein leeres Glas. Leider versäumte ich bei diesem Versuche, durch fortlaufende Untersuchungen die Entwicklung der Gregarinen zu beobachten, sondern beschränkte mich auf das erste Erscheinen derselben im Darminhalte. Dies erfolgte schon am zweiten Tage nach der Fütterung. Die meisten Gregarinen waren sehr klein, doch waren auch schon größere Sporonten vorhanden. Am folgenden Tage ließen sich große

konjugierte Tiere nachweisen, die viel Reservenernährung enthielten. Daneben waren, wie auch am Tage vorher, viele kleine längliche und runde Formen vorhanden, welche scharfe Konturen hatten und das Lichtbrechungsvermögen von jungen Gregarinen besaßen. Am vierten Tage nach der Fütterung waren neben vielen großen, zum Teil in Konjugation befindlichen Tieren auch einige junge Cysten vorhanden. Schon am folgenden Tage ließen sich solche auch im Kote nachweisen. Bei einem zweiten ebenso durchgeführten Fütterungsversuche wurden die ersten Cysten am sechsten Tage im Kote gefunden. Von der Verwertung dieses Befundes nahm ich Abstand, weil ich unterdessen drei Arten von Tieren und Cysten unterscheiden gelernt hatte. Auch konnte ich durch Hungernlassen der Mehlwürmer die eine von ihnen bis auf sehr auffällige Cephalonten ausschalten, weil sie bis auf diese schnell aus dem Darne verschwand, so daß ich es dann nur noch mit zwei Species zu thun hatte, die sehr leicht zu unterscheiden waren.

#### Material und Untersuchungsmethode.

Anfangs deckte ich meinen Bedarf an Mehlwürmern aus dem Vorrat des zoologischen Instituts und von Vogelhändlern. Hier fand ich meist alle drei Gregarinenarten vor. Später kaufte ich bei kleinen Selbstzüchtern, und da fand ich denn zuweilen nur eine Species und deren Cysten vor. Durch genaues Studium derselben lernte ich langsam so scharfe Unterscheidungsmerkmale kennen, daß ich später mühelos die einzelnen Arten von einander trennen konnte.

Die meisten Gregarinen fand ich, wie schon erwähnt, in den warmen Jahreszeiten, die wenigsten im Herbst und Winter bis nach Weihnachten. Sie wurden dadurch aus dem Darne der Mehlwürmer befreit, daß ich Kopf und Endsegmente mit einem Scheerenschnitte entfernte und darauf den ganzen Darm herauszog. Oft konnte ich schon wegen der weißen Farbe des Darms sicher sein, daß viele Parasiten vorhanden waren. Ich durchschnitt hierauf den Darm quer in der Mitte, faßte dann an die Enden und konnte bei einiger Vorsicht den Darminhalt mit einer Präpariernadel herausstreichen. Oft fand ich viele Hundert von Gregarinen in einem Darne und alle drei Arten vertreten. *Gregarina steini* war fast immer in der Minderzahl und hauptsächlich in den mittleren Darmpartien vorhanden. Von den beiden anderen überwog meist *Gregarina polymorpha* an Zahl. Sie waren gewöhnlich im Anfangsteile des Darms in allen Stadien vorhanden. Zuweilen kamen auch Serien vor, die durch

gleiche Größe und Entwicklung zu der Vermutung berechtigten, daß sie von derselben Infektion herrührten. In den vorderen Abschnitten des Darms konnte ich auch die jüngsten Cysten finden. Doch fanden sich auch solche in den zurückliegenden Teilen, was besonders bei *Gregarina steini* zu bemerken war. Öfters kamen auch ziemlich weit entwickelte Cysten im vorderen Teile des Chylusdarms vor. Im Enddarme fand ich deren nicht gerade selten mehrere Dutzend und zuweilen nur von einer Species, obwohl in den vorderen Teilen alle drei Tierarten vorhanden waren.

Für die Untersuchung der lebenden Gregarinen wurde der auf die oben angegebene Weise freigelegte Darminhalt auf einem Deckgläschen schnell ausgebreitet und in eine feuchte Kammer gebracht, in der die Tiere oft mehrere Tage lebten. Auch spielten sich die Lebensvorgänge bei dieser Behandlung in den ersten Stunden regelmäßig ab.

Dasselbe Verfahren schlug ich auch bei Cysten mit gutem Erfolge ein.

Dauerpräparate fertigte ich in der Weise an, daß ich den Darminhalt mit physiologischer Kochsalzlösung verdünnte oder ihn auch ohne dieselbe schnell auf einem Deckgläschen ausstrich. Hierauf fixierte ich, indem ich das Gläschen mit der bestrichenen Seite nach unten auf die Fixierungsflüssigkeit fallen ließ. Bei der richtigen Ausführung ging nichts von dem Präparate verloren; vielmehr saß dasselbe so fest, daß auch noch solche Ausstriche erhalten blieben, die mehrere Male aus Kanadabalsam in Farbstoffe oder Beizflüssigkeiten zurückgebracht wurden.

Ferner wurden Schnittserien durch die Därme von Mehlwürmern angefertigt, um den Sitz und die feinere Organisation der Gregarinen kennen zu lernen. Zu diesem Zwecke wurden mehrere Därme, welche durch ihren weißlichen Schein verrieten, daß sie sehr mit Parasiten behaftet seien, der Länge nach neben einander gelegt und fixiert.

Desgleichen wurden solche Schnittserien von Cysten hergestellt, die ich anfangs aus den Kotmassen unter dem Mikroskope sammelte. Doch gab ich dies bald auf, weil es äußerst mühsam und wenig ergebnisreich war. Bei genauer Untersuchung stellte ich fest, daß die ausgereiften Cysten ihren Inhalt oft angestreut hatten und in anderen derselbe abgestorben war. Aus diesen Gründen wurde eine Vorrichtung konstruiert, durch welche eben abgesetzter Kot sofort mit der von WOLTERS für Monocystiden empfohlenen wäßrigen Pikrin-Essigsäure fixiert wurde. Jedoch bewährte sich diese Methode durchaus nicht, weil sehr viel Schmutz gesammelt wurde und die

Fixationsflüssigkeit starke Quellungen hervorrief, die im Alkohol zu Schrumpfung führten. Es wurden deshalb zuletzt die Cysten nur noch aus den Därmen gesammelt. Der große Zeitaufwand, der hierzu nötig war, wurde reichlich durch die Sicherheit aufgewogen, jetzt junges, lebensfähiges Material zu haben. Brachte ich die gesammelten Cysten in die feuchte Kammer, so entwickelten sie sich ungestört weiter. Dies benutzte ich, um einen Überblick über die Zeiträume zu gewinnen, die die einzelnen Entwicklungsstadien gebräuchen.

Für Serienschnitte stellte ich Kügelchen von Cysten in der Weise her, daß ich letztere sammelte und sie mit einem Tropfen Eiweiß fixierte. Derartige Serien fertigte ich von Cysten an, welche aus den vorderen Abschnitten des Chylusdarmes stammten und 1, 2, 3, 4 und 5 Tage lang in der feuchten Kammer gehalten worden waren.

Zur oberflächlichen Orientierung leisteten Quetschpräparate oft gute Dienste.

Als Fixierungsflüssigkeiten kamen nach der schon erwähnten Pikrin-Essigsäure, welche sich nicht bewährte, Chrom-Osmium-Essigsäure (nach FLEMMING) und Platin-Osmium-Essigsäure (nach HERMANN) zur Anwendung. Doch konnte ich mit ihnen keine rechten Erfolge erzielen. Dagegen erreichte ich vollständig meinen Zweck bei Anwendung einer konzentrierten wäßrigen Lösung von einem Teil Quecksilberchlorid, zwei Teilen absolutem Alkohol und etwa  $\frac{1}{4}$  % Essigsäure. Alle Fixierungsflüssigkeiten wurden heiß angewandt. Mit Hilfe dieser Mischung wurden die Formen immer naturgetreu erhalten, wenn ich die Därme 10 Minuten, die Ausstriche 2—4 und die Cysten 20 Minuten der Einwirkung desselben aussetzte. Ausgewaschen wurde mit jodhaltigem 63 % Alkohol, der bei Cysten noch einigen Stunden durch anderen von gleichem Grade ersetzt wurde. Darin blieb das Material  $\frac{1}{2}$  Tag und wurde erst dann in 93 % Alkohol gebracht, wo es einen Tag verblieb, bevor es zur weiteren Behandlung kam.

Farbstoffe wurden gegen dreißig versucht, doch genügte keiner allen Anforderungen. Die Reservenernährungsstoffe färben sich gewöhnlich sehr schnell und oft so stark, daß alles übrige dadurch verdeckt wird. Dieser Übelstand läßt sich durch Hungernlassen der Mehlwürmer oder durch Anwendung von Chemikalien beseitigen, welche die Affinität der Granula zu Farbstoffen vermindern. Beide Methoden wurden auch schon von BRASS angewandt, doch erhielt ich hiervon erst später Kenntnis. Die erstere eignet sich sehr gut für das Studium der Kerne von Gregarinen, die letztere für Cysten- und Darmschnitte.

Bei weitem am besten bewährte sich beim Färben der Objekte das **GRENACHER'sche Hämatoxylin**. Dasselbe wurde entweder in dunkelblauer Lösung (2 ccm Farbstofflösung auf 100 ccm Wasser) 24—48 Stunden angewandt und ergab dann gewöhnlich genügend scharfe Bilder oder es wurden stärkere Lösungen verwendet und hinterher einige Minuten mit angesäuertem Alkohol ausgewaschen. Hatte ich die Wirtstiere hungern lassen, dann erhielt ich auf diese Weise an den Gregarinen gute Kernfärbungen, die nur wenig oder überhaupt nicht durch Reservenahrung verdeckt waren, weil solche mehr oder weniger geschwunden waren. Alkoholische Lösungen von **Blau de Liou** färbten die Kerne zwar auch scharf, doch waren die Bilder verwaschen. Die **Karmin-Farbstoffe** bewährten sich deswegen nicht zur Genüge, weil sie zu matt tingierten. Für soeben fixierte Ausstriche eignete sich vorzüglich eine konz. wäßrige Lösung von **Methylgrün** unter Zusatz von 1 % Essigsäure. An Schnittserie von Cysten gelangte ich allein durch die **HEIDENHAIN'schen Eisen-Hämatoxylin-Färbemethode** zu guten Resultaten. Durch das Beizen mit 1½ % wäßriger **Eisenoxyd-Ammoniak-Lösung** verloren die Reservenahrungsstoffe sehr an ihrer Fähigkeit, das darauffolgende **Hämatoxylin** aufzunehmen, gleichzeitig wurde auch die Färbbarkeit der Gewebe erhöht. Differenziert wurde mit angesäuertem Alkohol, der geeigneter zu sein scheint, als jene von **HEIDENHAIN** empfohlene Flüssigkeit.

Färbungen ganzer Cysten führten zu dem einzigen Resultate, daß jedesmal zwei Syzygiteu eingeschlossen waren.

#### **Entwicklung und Fortpflanzung von *Gregarina cuneata*.**

Die jüngsten kugeligen Gregariuon sind ganz von der Epithelzelle eingeschlossen. Sobald sie ihren Austritt aus der Wirtszelle beginnen, wird ihre Form mehr und mehr semmelförmig und zwar so, daß der ausgetretene Körperabschnitt, welcher anfangs kleiner war, bald den in der Epithelzelle befindlichen an Umfang übertrifft. Hierbei wandert dann der jetzt schon bläschenförmige Kern in den ausgetretenen Teil, wobei er häufig beim Passieren der Einschnürungsstelle des Gregarinenleibes eine längs-ovale Form annimmt. Ist er über diese Stelle hinaus, dann bildet sich von den Rändern her das Septum.

Die Länge der freien Cephalonten beträgt 27  $\mu$  bis 0,1 mm und die Breite 5—35  $\mu$ . Ihre Gestalt kann so gedruogen sein, daß die Tiere kaum dreimal so lang als breit sind (Fig. 2). Sie haben dann

ein knöcheliges Epimerit, das zuweilen mehr als  $\frac{1}{8}$  des ganzen Körperrumfangs beträgt. Dasselbe setzt sich ohne Stiel breit an das kurze Protomerit an. Das Dentomerit beträgt ca. die Hälfte der Körperlänge und hat etwa auf der Mitte eine ringförmige Einschnürung. Umgekehrt kommen sehr schlanke Cephalonten vor, bei denen sich das knöchelige Epimerit mit einem dünnen Stiele an das oft am vorderen Ende unbedeutend verdickte Protomerit ansetzt. Ihr Dentomerit ist lang, annähernd gleichmäßig dick und vom Protomerit durch ein Septum geschieden, das meist im Bogen gegen jenes gerichtet ist. Die Fig. 6, 7 und 8 stellen derartige Cephalonten dar. Wie ein Vergleich mit Fig. 2 zeigt, weichen die beiden Formen erheblich in der äußeren Gestalt von einander ab. Der dünne Stiel des Epimerits ist wohl der Grund, weshalb man die schlanken Cephalonten selten sieht, so daß sie in den diesbezüglichen Arbeiten von AL. SCHNEIDER und LABBÉ nicht erwähnt werden. Aber auch die zuerst erwähnten, gedrungenen Formen werden von ihnen unberücksichtigt gelassen, obwohl sie nicht gerade selten vorkommen. Es berechtigt dies zu der Vermutung, daß jene Autoren dieselben vielleicht gesehen, aber deshalb nicht angeführt haben, weil sie wegen der auffälligen Gestalt nicht hierher zu gehören scheinen. Mit dem weiteren Wachstum dieser Cephalonten nimmt hauptsächlich das Deutomerit zu, so daß der Größenunterschied zwischen diesem und dem Protomerit immer erheblicher wird, während diese Verhältnisse bei den schlanken Cephalonten oft schon denen der erwachsenen Tiere gleichen. Die Fig. 3, 4 und 5 veranschaulichen jenen Vorgang. Alle Cephalonten enthalten wenig Reservenernährungsstoffe und sind aus diesem Grunde sowie wegen ihrer geringen Größe ungefährlich schwer zu beobachten.

Die Länge der Sporonten schwankt innerhalb erheblicher Grenzen. Man findet solche von  $40 \mu$  bis  $0,38 \text{ mm}$ . Das Gleiche gilt vom Breitendurchmesser, der  $5 \mu$  bis  $0,17 \text{ mm}$  betragen kann. Das Protomerit der Sporonten, das im Durchschnitt  $\frac{1}{8}$  der Körperlänge mißt, ist nach seinem vorderen Ende zu rundlich verdickt, nach hinten zu halsartig eingeschnürt und vom Deutomerit durch ein nach diesem zu gewöhnlich leicht konkaves Septum geschieden. Das letztere zieht die Cuticula an der Anheftungsstelle leicht an, so daß eine ringförmige Einschnürung entsteht. Das Deutomerit beginnt mit dem Umfange des Protomerits und verdickt sich bei erwachsenen Tieren oft derartig in leicht geschweifter Linie nach dem stumpf abgerundeten hinteren Ende zu, daß das Tier dort den doppelten Durchmesser hat. Die jungen Sporonten haben gewöhnlich ein gleichmäßig breites Deutomerit, wie es Fig. 9 zeigt.

Sowohl die Sporonten, wie auch die Cephalonten führen lebhaftere Bewegungen aus. Ihre Cuticula ist doppelt konturiert, hebt sich aber nach innen nur schwach ab. Das Sarkocyt ist schwach entwickelt. Die Tiere scheinen bei auffallendem Lichte weiß, bei durchfallendem oft sehr dunkel. Letztere Thatsache ist auf das Vorhandensein von Granulationen zurückzuführen, die bei reichlicher Ernährung kaum das Sarkocyt und den Kern erkennen lassen. Ist Nahrungsmangel vorhanden, dann findet man diese Reservenernährungsstoffe weniger und unregelmäßig über das Körperinnere verteilt; doch sind sie meist im Protomerit und vorderen Teile des Dentomerits in geringer Menge vorhanden. Bezüglich der weiteren inneren Organisation ergaben Schnitte nichts Bemerkenswertes.

Fast in jedem gregarinenhaltigen Präparate findet man neben Einzeltieren auch Tierpaare, die mit den entgegengesetzten Körperenden aneinanderhaften. Ich werde für diesen Zustand den Ausdruck Konjugation gebrauchen, da die weiteren Ausführungen zeigen werden, daß dies thatsächlich die Einleitung zur geschlechtlichen Fortpflanzung ist. Diese Konjugation kann schon bei Tieren von 60  $\mu$  Größe erfolgen. Sie sind gewöhnlich annähernd gleich groß; doch kommen auch erhebliche Unterschiede vor, so daß der Primit mehr als die doppelte Größe und Dicke des Satelliten besitzen kann. Für derartige Zustände ist es Regel, daß der Primit größer als der Satellit ist, wie es die Fig. 10 und 12 zeigen. Nur ausnahmsweise wird das Umgekehrte beobachtet (Fig. 11). Recht häufig haften dem größeren Primit mehr als ein Satellit an; ja, es wurden wiederholt fünf Tiere gezählt, die neben einander dem hinteren Ende des Primit anhafteten. Hierher gehört die Fig. 14, die einen Primiten und drei Satelliten darstellt. Einmal wurden drei hinter einander verbundene Tiere gefunden. Unter den vielen Tausenden von konjugierten Tieren, die zur Beobachtung kamen, wurden immer nur solche gefunden, die mit den ungleichnamigen Körperenden verbunden waren. Auch sah ich niemals Tierpaare verschiedener Species, wie dies SCHNEIDER in seiner früher erwähnten Angabe behauptet. Nach derselben sollen „à chaque instant“ im Mehlwurmdarme Konjugationszustände von Gregarinen vorkommen, bei welchen der Primit eine *Gregarina cuneata* und der Satellit eine *Gregarina polymorpha* ist. Er wurde nach seiner Zeichnung offenbar zu dieser Ansicht dadurch veranlaßt, daß der von ihm naturgetreu gezeichnete Satellit von *Gregarina cuneata* mit schmalem Vorderende dem Primiten anliegt und die halsartige Einschnürung, welche sonst diese Art auszeichnet, verstrichen ist. Es ist dies ein Zustand, dessen Entstehung man in der feuchten

Kammer an jeder Syzygie beobachten kann. Während der Konjugation verdickt sich der Satellit in der Gegend des Septums mehr und mehr und legt sich mit breiter Basis an das hintere Ende des Primiten an. Dabei verschwindet die halsartige Einschnürung mehr oder weniger, so daß das Tier in seinem vorderen Teile gedrungener aussieht. Auch durch manche andere Befunde läßt sich SCHNEIDER'S Behauptung widerlegen. Es erfolgt die Anheftung des Satelliten hier viel inniger als bei *Gregarina polymorpha*, wie man dies bei Anfertigung von Ansstrichen feststellen kann. Hierbei werden häufig Paare der letzteren Species von einander getrennt, was bei der anderen Form selten vorkommt. Auch erscheint das Protomerit des Satelliten von *Gregarina polymorpha* meist durch seinen geringen Gehalt an Reservenernährungsstoffen hell gegenüber dem dunkeln und breiten Protomerit des Satelliten der anderen Species. Ferner kann man sich durch Färbung mit Methylgrün schnell von der Richtigkeit meiner Behauptung überzeugen. Dieser Farbstoff färbt fast sofort das Protomerit von *Gregarina polymorpha*, während das der anderen Art lange ungefärbt erscheint. Läßt man Mehlwürmer bei niedriger Temperatur hungern, dann verschwindet *Gregarina polymorpha* bald aus dem Darminhalte bis auf abweichend geformte Cephalonten, während die andere Species immer noch in großer Menge und auch in dem hier in Betracht kommenden Zustande ausgetroffen wird. Auffällig wäre es auch, daß die konjugierten Tiere verschiedener Spezies immer nur in der angegebenen Zusammenlagerung vorkommen sollten. Erwähnen will ich noch, daß man die beiden Arten auch durch Unterschiede an den Kernen erkennen kann und sich auch auf diese Weise die Ansicht SCHNEIDER'S, daß sehr häufig Syzygien von je einem Syzygiten der *Gregarina cuneata* und *Gregarina polymorpha* vorkämen, widerlegen läßt.

Sobald die Tiere zur Encystierung schreiten wollen, beginnen sie zu kreisen, wobei sie sich langsam verkürzen und verdicken. Dies geschieht sowohl bei Einzeltieren als auch an Paaren, endlich auch dann, wenn am Primiten mehrere Satelliten haften. Derartige Zustände stellen die Fig. 13—17 dar. Zur Cystenbildung kommt es jedoch nur bei solchen Syzygien, deren einzelne Individuen mindestens eine Länge von 0,15 mm haben. Syzygien aus Konjuganten von erheblichen Größendifferenzen und solche, die nicht annähernd die angegebene Länge besitzen, bringen es wohl nach der Rotation zur Abrundung und Bildung einer Gallerthülle, doch sah ich es niemals zur Entwicklung einer eigentlichen Cystenmembran kommen. Die Lebensänderungen der Tiere hörten bald auf, und sie starben ab.

Auch die rotierenden Einzeltiere runden sich ab und bilden eine Gallerthülle, gehen aber hierauf zu Grunde. Solche Formen fallen im Enddarme und Kote, wo man sie nicht gerade selten findet, sofort durch die hellgelbe Farbe an, die sie nach dem Absterben annehmen. Ebenso sterben auch Verbände von mehr als zwei Tieren ab. Wie groß die Neigung ist, es zur Encystierung zu bringen, lehrt ein Fall, in welchem an einem großen Primit zwei kleinere Satelliten hafteten. Die Tiere kreisten langsam und lagen schließlich still. Es schmiegt sich nun die beiden Satelliten im Präparat von links und rechts eng an den Primiten an. In einer Stunde platzten dann nach einander zunächst die Satelliten und zuletzt der Primit. Bevor die Syzygien kreisen, wendet der Primit gewöhnlich das Protomerit hin und her und gleitet dann erst in seitlicher Richtung fort. Hierbei können so enge Schleifen beschrieben werden, daß sich der Primit dicht am Satelliten vorbei bewegt. Der Satellit schlägt immer den Weg des Primiten ein, was besonders bei Schlangenwindungen auffällt und wohl auf den Gallertcylinder zurückzuführen ist, den der Primit bildete und durch den dann auch das zweite Tier folgen muß. Die Dauer des Kreisens wurde bei einer Syzygie auf eine  $\frac{1}{4}$  Stunde festgestellt. Nach einer Pause von einigen Minuten streckte sie sich und trat nach einigen weiteren Minuten die Wanderung in einer anderen Richtung an. Dies wiederholte sich in der Weise, daß die Bewegungen immer langsamer und die Pausen immer größer wurden. Schließlich stellte die eingerollte Syzygie die Fortbewegung ganz ein. Während dieser Vorgänge hatten sich die Syzygiten schon so stark verkürzt, daß ihr Deutomerit oval erschien. Es ist das der gewöhnliche Vorgang, welcher der Encystierung kurz vorausgeht. Daneben findet man nicht gerade selten, daß sich an den rundlich verkürzten Primiten der Satellit kappenartig anlegt, so daß eine geschweifte Trennungslinie entsteht, die auch den größten Durchmesser der jetzt ein Oval darstellenden Syzygie bildet. In der nächsten Stunde findet die kugelige Abrundung statt. Auch wird in dieser Zeit die Gallerthülle gebildet, deren erste Anlage vom letzten Rotieren der Tiere herrührt. Die eigentliche Cystenmembran läßt sich erst an zwei Stunden alten Cysten nachweisen.

Die jetzt fertige kugelige Cyste (Fig. 18) hat einen Durchmesser von 0,12—0,21 mm. Schon STEIN hat sie gesehen, doch wagte er es nicht, zu entscheiden, ob sie zu dieser Species oder zu *Gregarina polymorpha* gehöre. Die von ihm gefundene Größe übersteigt erheblich das von mir gefundene Maß. Auch SCHNEIDER hat sie wahrscheinlich bei seinen Untersuchungen des Mehlwurmkotes als angebe-

liche Cysten von Einzeltieren vor sich gehabt, aus denen Mikrosporen hervorgehen sollen. Die Farbe der Cysten ist anfangs gelblich, geht aber während der weiteren Entwicklung schnell in eine dunkelgrüne über. An einer vier Stunden alten Cyste hellte sich in 25 Minuten der eine Syzygit silberfarben auf, nachdem der Kern schon eine Stunde vorher unsichtbar geworden war, und nahm eine grob-alveoläre Struktur an. Erst nach einer weiteren Stunde spielte sich derselbe Vorgang an dem anderen Syzygiten ab. Zuweilen kann man auch an schon aufgehellten und grob-alveolären Cysten nach einigen Stunden noch die Kerne erkennen. Während dieser Vorgänge löst sich die Cuticula der Syzygien auf, was man deutlich daran erkennen kann, daß der körnige Inhalt bis an die Cystenmembran heranrückt. Auch kann jetzt eine gerade Scheidewand zwischen den Syzygiten vorhanden sein, die aber meist in den wärmeren Jahreszeiten und im Herbst fehlt. Es treten hierauf kleine helle Vorsprünge auf der Oberfläche der Syzygien auf, deren Zahl sich stetig vermehrt und die schließlich in einer Lage so dicht an einander gedrängt sind, daß sie sich abplatteln. Jene hellen Buckel treten immer mehr hervor und schnüren sich schließlich als Sporoblasten ab. Diese und die sich anschließenden Vorgänge werden durch die kombinierten, halb-schematischen Fig. 27 und 29 veranschaulicht. Ihre Ausbildung scheint in 24 Stunden beendet zu sein.

Es werden nun nach etwa einer Stunde, während welcher in der Cyste keine bemerkbaren Veränderungen beobachtet werden, von dem einen und sehr bald auch von dem anderen der beiden dunkeln, immer noch von einander getrennten Restkörper langsam breite und verschieden lange Fortsätze ausgestreckt, die zuweilen bis zur Membran reichen und an dieser dann eine Strecke entlangfließen. Sie werden immer wieder eingezogen und machen anderen neu entstehenden Fortsätzen Platz, welche dieselben Bewegungen mehr oder weniger wiederholen. Dieser Vorgang wurde öfter und bei einem gleichalterigen Satze von Cysten ziemlich gleichzeitig beobachtet. Er dauert einige Stunden; man sieht fortwährend und in sich steigernder Weise die dunkeln Restkörper in amöboider Bewegung. Die letzteren haben schließlich eine ganz unregelmäßige Oberfläche, welche sich aus starken Erhöhungen und Vertiefungen zusammensetzt. Durch jenen Vorgang werden die Sporoblasten derartig durch einander gemengt, daß die des einen Syzygiten mit denen des anderen in Berührung kommen. Trotz großer darauf verwandter Mühe ist es mir nicht gelungen, vermutete Geißeln mit Sicherheit nachzuweisen (Fig. 29). Sehr bemerkenswert ist die nun erfolgende paarige Ver-

einigung derselben, wodurch die Sporocyste gebildet wird (Fig. 30 a—f). Da die Kopulation nur am gefärbten Präparate mit Sicherheit nachgewiesen werden kann, so wird hierauf noch an geeigneter Stelle näher eingegangen werden. Ähnliches fand SIEDLECKI an der *Monocystis ascidiae*. Er beobachtete, daß die Sporoblasten in der Cyste pendelnde Bewegungen ausführten, die sich derartig steigerten, daß gegen das Ende dieses Vorganges eine starke Wallung eintrat. Auch hier fand Kopulation der Sporoblasten statt. Eine Bewegung der Sporoblasten beobachtete ferner AL. SCHNEIDER in den Cysten von *Stylorhynchus oblongatus*; sie erfolgte durch Streckung und Zusammenziehung der spindelförmigen Körper. Ob es nun zur Weiterentwicklung durchaus nötig ist, daß sich Sporoblasten beider Syzygiten vereinigen, vermag ich nicht zu beweisen. Hier ist noch zu bemerken, daß Cysten, die von Beginn ihrer Ansbildung an in der feuchten Kammer gehalten wurden, nicht selten in diesem Stadium absterben. Erst jetzt fallen die bis dahin zuweilen deutlich getrennten Restkörper zu einem bewegungslosen, central gelegenen Körper zusammen.

An Cysten, die 36 Stunden alt sind, bemerkt man die in einer Lage an der Cystenmembran dicht gedrängt liegenden Sporen. Bei anderen ist schon eine Wanderung nach dem Centrum eingetreten. Auch sieht man schon jetzt die Anlagen von Sporodukten, die als helle, granulationsfreie Plasmastränge in radiärer Anordnung die Cysten durchziehen. Ihre Zahl ist groß, aber es scheint, als ob sich nur ein Teil von ihnen vollständig entwickelt.

Drei Tage alte eintrocknende Cysten stoßen gewöhnlich schon die mit Hüllen und acht Kernen versehenen Sporen aus. Die Entleerung erfolgt gewöhnlich aus einem bis zu einigen Sporodukten. Doch geschieht dies auch nicht gerade selten durch vier bis sieben solcher Ausführungsgänge.

Die Sporen sind durch eine Kittmasse verbunden, wie es auch SCHNEIDER für diese Form fand und GABRIEL für die *Monocystiden* des Regenwürms nachwies. In diesen Kettenverbänden halten sie sich nach meinen Untersuchungen, wenn man sie langsam eintrocknen läßt, viele Wochen, während SCHNEIDER hierfür nur wenige Tage angiebt. Das Ausstreuen von Sporen der eintrocknenden Cyste scheint die Regel zu sein; doch geschieht es niemals vollständig.

Die Kernveränderungen, die während der Entwicklung und Fortpflanzung vor sich gehen, sind nur an gefärbten Präparaten zu erkennen. Der Kern von kleinen, noch runden Gregarinen ist nur durch langes Färben (24—48 Stunden) mit dunkelblauer Hämatoxylinlösung oder mit Eisen-Hämatoxylin nach HEIDENHAIN in genügender

Schärfe zur Anschauung zu bringen. Er hat ein sehr feinmaschiges Kerngerüst, in welchem Chromatinkörner unregelmäßig verteilt sind. Auch eine Kernmembran ist jetzt schon vorhanden (Fig. 19).

Während des weiteren Wachstums der Tiere erfolgt eine Zusammenlagerung des Chromatins im Centrum oder doch nahe diesem. Im übrigen Kerngerüst bleiben nur wenige Chromatinkörnchen zurück. Jene Aneinanderlagerung wird immer inniger, und es entsteht schließlich auf diese Weise ein dichtgefügtes, rundes Gebilde, das Karyosom nach LABBÉ. Es wird im allgemeinen aus sehr feinen Chromatinkörnern zusammengesetzt, doch finden sich einzelne grobe Körner auch über den ganzen Binnenraum verbreitet vor. Eine Kittmasse konnte ich nicht nachweisen. So ausgebildete Kerne wurden schon bei  $7\ \mu$  großen Tieren vorgefunden, die Semmelform hatten und deren eine Körperhälfte noch im Epithel saß. Mit dem Wachstum der Tiere nehmen auch der Kern und das Karyosom an Umfang zu, wobei der erstere weitmaschiger wird. Um das Karyosom bildet sich ein engmaschiger Hof, der immer in Gestalt eines Ovals antritt und jenes derartig excentrisch einschließt, daß er das Karyosom an einer Seite nur mit einer schmalen Schicht umgiebt, während er an der anderen in breiter Lage vorhanden ist und bei den ältesten noch runden Kernen an einer Stelle bis zur Membran reicht (Fig. 20—24). Dieser Hof ist vom Karyosom durch einen Alveolarsaum getrennt, der während der weiteren Entwicklung an Umfang zunimmt.

Das Chromatin ist bei den Sporonten von mittlerer Länge zum größten Teile im Karyosom an einer Stelle in gleichmäßiger Verteilung angesammelt. Ihm gegenüber tritt gewöhnlich eine große Vakuole auf. Das Kerngerüst weist nur wenig feinkörniges Chromatin auf (Fig. 20).

Bei anderen gleich großen Tieren findet man jedoch auch jene Chromatinansammlung um die Vakuole und an der Peripherie des Karyosoms. Ferner sind auch schon feine Chromatinkörner in großer Menge in dem oben erwähnten Hofe vorhanden und stellenweise bis zur Membran zu verfolgen (Fig. 21).

Bei älteren Kernen ist das Chromatin an einer Stelle des Karyosoms zu kleinen, nicht kompakten Kugeln geballt, während jene Vakuole fast die Hälfte des Raumes einnimmt. Ähnliche Chromatinkugeln finden sich auch in dem Hofe und noch andere in der Nähe der Kernmembran. Dabei ist auffällig, daß sie sich erst im Hofe anzusammeln scheinen und dann erst an der der Membran am nächsten liegenden Stelle austreten (Fig. 22).

Solches zeigen am deutlichsten die größten runden Kerne, die im Durchschnitt ca. 28  $\mu$  breit sind und durch ihr weitmaschiges Kerngerüst ein blasiges Aussehen erhalten. Das Karyosom ist hier etwas verkleinert und weist gewöhnlich keine Vakuole auf. Es enthält viel Chromatin, das sich, abgesehen von wenigen einzelnen Körnchen, zu Kugeln angeordnet hat und über den Ranm verteilt ist. Die nächste Umgebung des Karyosoms erscheint an gefärbten Präparaten sehr hell, und man erkennt erst bei den stärksten Vergrößerungen einen sehr feinfädigen weitmaschigen Alveolarsaum. Darauf folgt der wiederholt erwähnte Hof, der an seiner weitesten Stelle oft bis zur Kernmembran reicht und in dessen Peripherie Chromatinkugeln lagern. Andere derartige Kugeln scheinen an seiner weitesten Stelle ausgetreten zu sein und befinden sich nun teilweise an der Membran, wo sie sich in Körnchen auflösen (Fig. 23).

Es muß hier noch einer nicht gerade selten vorkommenden, für die Species fast charakteristischen Kernform gedacht werden, da sie nur noch ansahmsweise bei *Gregarina polymorpha* angetroffen wird. Dieselbe ist halbmondförmig, hat glatte Konturen und kommt nicht nur an geknickten, sondern auch an gestreckten großen Tieren vor. Die Kerne befinden sich meist in dem Stadium der eben erwähnten, nur sind Karyosom und Hof schwer von einander zu unterscheiden, weil der Alveolarsaum fortfällt. An der konkaven Seite befindet sich häufig eine Delle. Fig. 24 veranschaulicht einen derartigen Kern; Karyosom und „Hof“ stellen scheinbar ein einheitliches Gebilde dar.

Die Kerne der zur Encystierung schreitenden Tiere haben im Mittel einen Durchmesser von 0,1 mm; sie sind also kleiner als die größten runden Kerne und haben meistens gewellte, unregelmäßige Konturen. Ihre Membran, die bei den anderen Stadien dick war, ist hier dünn und das Karyosom durch seine reiche Abgabe von Chromatin aufgehellt. Letzteres ist nur noch in feinen Körnchen im Karyosom vorhanden, in welchem man häufig eine oder mehrere Vakuolen findet. Der Alveolarsaum fehlt. Das Kerngerüst ist engmaschiger geworden und jener Hof nicht mehr nachzuweisen. Ebenso vermißt man Chromatinkugeln. Dagegen befindet sich im Maschenwerk viel feinkörniges Chromatin, das in besonders großer Menge in der Nähe der Kernmembran angetroffen wird (Fig. 25).

In der Cyste besteht die nächste Kernveränderung darin, daß die Membran schwindet, wenn dasselbe nicht schon, wie es zuweilen vorkommt, während der Encystierung geschah, und es entsteht der „gefammte Kern“ nach WOLTERS. Derselbe ist noch kleiner als der

vorhergehende. Sein Karyosom ist alveolär und so hell, daß man es kaum von dem Kerngerüst unterscheiden kann. Das feinkörnige Chromatin befindet sich hauptsächlich an der Peripherie (Fig. 26).

Hierauf scheint sich der Kern in kleine Stückchen aufzulösen und auf dem sehr weitmaschig gewordenen und alle Reservenernährungstoffe enthaltenden Plasmagerüst nach der Innenseite der Cystenmembran zu wandern. Eine primäre Kernspindel, wie sie von einigen Forschern bei anderen Arten angegeben wird, habe ich nicht finden können; auch konnte ich keine Andeutungen von Centrosomen mit Polstrahlungen trotz Musterung zahlreicher Cysten daraufhin entdecken. Wegen des großen Ballastes an Reservenernährungstoffen ist immerhin eben aus mechanischen Gründen Kernvermehrung ohne jene erste Spindel denkbar. Das Karyosom beteiligt sich hieran nicht, sondern bleibt liegen und zerfällt langsam. In der halb-schematischen und aus Cystenabschnitten zusammengestellten Fig. 27 sind diese und die folgenden Vorgänge dargestellt. Auf dem Wege nach der Peripherie vermehren die Kernstückchen durch die im folgenden geschilderte primitive mitotische Teilung schnell ihr Chromatin. Es treten kleine rundliche Bläschen auf, die ein feinmaschiges Gerüst besitzen und in deren Mitte Chromatinkörner in Form eines Knäuels lagern. Das letztere ordnet sich zu einer Platte, an die von den Enden des Gebildes feine Fasern gehen und das Auseinanderrücken zu Tochterplatten veranlassen. Das Bläschen zieht sich in die Länge und führt zum Dyasterstadium, aus welchem durch Teilung zwei Bläschen entstehen; hierzu Fig. 28 a—e.

Aus Serienschnitten von verschiedenen alten Cysten läßt sich folgern, daß sich während dieser Kernvermehrung auf der gesamten Oberfläche der Syzygiten die schon früher erwähnten plasmatischen Höcker gebildet haben, in welche die Chromatinkörner hineinrücken. Diese Vorsprünge heben sich immer mehr ab und werden schließlich durch Abschnürung als Sporoblasten frei.

Die letzteren sind oval und haben einen Längendurchmesser von 3—4  $\mu$  und einen Breitendurchmesser von 2—3  $\mu$ . Sie erscheinen durch den geringen Gehalt an körnigen Bestandteilen hell und haben ein feinmaschiges Kerngerüst, in welchem sich Chromatinkörnchen befinden (Fig. 30 a).

Zur Kopulation verkleben je zwei derselben mit einander, wie schon bei den Ergebnissen der Untersuchung am lebenden Objekte angegeben, flachen sich an den Anlagerungsstellen ab und bilden eine ovale Sporocyste von etwa 7  $\mu$  Länge und 4½  $\mu$  Breite (Fig. 30 b und c). Hierauf vereinigen sich ihre Kerne zu der Form

einer Semmel, um später die ovale und zuletzt die runde der jungen Sporocyste anzunehmen (Fig. 30 d und e). Sie sind weitmaschig und enthalten Chromatin in feinen Körnern. Ältere Kerne sind etwa von der halben Größe der vorigen, engmaschiger und rundlich. Ihr Chromatin ist grobkörnig und liegt hauptsächlich in den Ecken der Maschen (Fig. 30 f).

Die jungen Sporen bekommen durch ihre große Zahl und den Druck von innen gegen die Cystenmembran eine länglich-viereckige Form von  $6\mu$  Länge und  $3\mu$  Breite. Diese und die daranfolgenden Entwicklungsvorgänge veranschaulichen die in Fig. 31 a—h gegebenen Abbildungen.

Die Bildung einer Epi- und Endospore, sowie die Vermehrung zu acht Kernen läßt sich schon an Sporen feststellen, die von drei Tage alten Cysten herkommen. Die Kernvermehrung erfolgt in der Weise, daß der in der Mitte befindliche, kompakte Kern sich in der Querrichtung der Spore direkt in zwei gleiche Teile teilt. Die beiden neuen Kerne teilen sich dann in derselben Richtung direkt wieder in je zwei Teile. Durch weitere direkte Zweiteilung entstehen sechs und zuletzt acht Kerne. Die einzelnen Phasen können zeitlich nicht weit aus einander liegen, denn man sieht nicht selten die immer vorhandenen acht Kerne in der Querrichtung in zwei Reihen oder in einem Haufen liegen und ziemlich in denselben Abschnürungsstadien begriffen. Hierfür spricht auch die schnelle Entwicklung der Sporocyste. Dabei wird das Plasma immer weitmaschiger, so daß es schließlich einen grob-alveolären Bau hat. Dies geschieht zunächst in der Mitte, wo die fertigen Kerne liegen, die dann auf der sich so bildenden Bahn je zu vieren nach den Enden der Spore auseinanderrücken. Hieran schließt sich dann die Bildung der Sporozoiten. Es furcht sich das dichte Plasma an den Enden der Spore in je vier kleine, in der Längsrichtung gelegene Teile, die in der Mitte einen kompakten, länglichen Kern haben. Die Einschnürungen schreiten fort, bis die acht Teilstücke als Sporozoite ausgebildet sind. Sie scheinen sich im Centrum an einen Restkörper anzusetzen, den ich jedoch nie in genügender Schärfe beobachten konnte. Desgleichen gelang es mir nie, die Umrisse der Sporozoiten genau festzustellen. Sie haben ein dichtes Plasma und ihre Lagerung hat, von oben betrachtet, die Form eines vierblättrigen Kleeblattes (Fig. 31 h). Die Sporen sind durch eine Kittmasse zu Ketten verbunden und lagern nicht dicht an einander.

Eine ganz oberflächliche Schätzung der Zahl der Sporozoiten einer Cyste ergab nach der Länge des einzigen ausgeschleuderten

Sporenstranges bestimmt etwa 5000 solcher Keime. Es ist noch zu erwähnen, daß sich in den Ecken der Endospore eine flach ange-drückte Masse befindet, die sich mit Hämatoxylin stark färbt und vielleicht beim Freiwerden der Sporoziten eine Rolle spielt. Auch sieht man vor der Färbung des Sporeinhaltes im Umkreise der Enden der Sporen breite, flache Ringe, die vermutlich die Kittmasse der Sporendeckel darstellen.

### **Gregarina polymorpha.**

Diese Species scheint noch häufiger als *Gregarina cuneata* im Mehlwurmdarm vorzukommen und ist oft mit derselben zusammen in den verschiedensten Größen und Stadien anzufinden. Sie ist in vielen Punkten der *Gregarina cuneata* so ähnlich, daß es zur Charakterisierung genügt, wenn hier nur die Abweichungen von dieser Form hervorgehoben werden.

Die jüngsten freien Cephalonten, die etwa  $30\ \mu$  lang sind, haben eine so gedrungene Gestalt, daß ihr Querdurchmesser die Hälfte der Länge erreichen kann. Ihr kleines, ovales Epimerit setzt sich mit der Breitseite an das ebenfalls eiförmige und annähernd ein Drittel der Körperlänge betragende Protomerit. Das letztere legt sich breit an das fast so lange als breite Deutomerit an, das am vorderen Ende wallartig verdickt, im übrigen aber gleich breit ist und hinten stumpf abgerundet endet. Diese Tiere weisen einen geringen Gehalt an Reservenernährungsstoffen in den peripherischen Abschnitten des Körpers auf, was besonders in der erwähnten Wulst auffällt und eine vakuoläre Einrichtung vortäuscht (Fig. 32). Die größten Cephalonten, die etwa  $0,1\ \text{mm}$  lang und  $25\ \mu$  breit sind, haben im Gegensatz zu den jüngsten Formen eine schlanke Gestalt. Ihr ovales Epimerit setzt sich mit der Schmalseite an das vorn stumpf abgerundete Protomerit. Letzteres mißt im Durchschnitt ein Fünftel des ganzen Tieres und verdickt sich etwas nach hinten. Das Septum ist gewöhnlich geschweift und mit seiner Konkavität gegen das Protomerit gerichtet. An das letztere setzt sich das Deutomerit an, das hier seinen größten Umfang hat und nach hinten zwar stetig, aber doch nur wenig an Querdurchmesser abnimmt. Der letztere ist bei anderen Formen etwa in der Mitte des Deutomerits am größten und verringert sich nach vorn und hinten in geringem Maße. Immer endet das Tier stumpf abgerundet (Fig. 33).

Daneben kommen gedrungene Cephalonten vor, die nur noch einen Rest des abgerissenen Epimerits zu besitzen scheinen. Das

letztere ist hier kurz und breit und endet nach vorn in einer stumpfen Spitze. Dies Epimerit hat immer gerade Konturen und weist häufig radiäre Längsstreifen an. Das Protomerit ist bei den einen rundlich (Fig. 37), bei anderen verschieden lang bei gleichmäßiger Breite, so daß es die doppelte Länge des Querdurchmessers erreichen kann. Besonders große Unterschiede gegenüber der gewöhnlichen Cephalontenart weist das immer ziemlich spitz endende und mit einem auffallend großen Kern versehene Deutomerit auf. Dasselbe ist zuweilen fast kugelförmig; es kann aber auch doppelt bis dreifach so lang wie dick sein. Derartige Formen veranschaulichen die Figuren 34—37.

Diese Cephalonten waren es, die STEIN zur Aufstellung seines *Stylorhynchus ovalis* veranlaßten und dessen Existenz von v. FRANTZIUS bestätigt wurde. Dagegen erkannte SCHNEIDER ihre wahre Stellung.

Wie schon früher erwähnt, waren in Darmausstrichen von Mehlwürmern, die längere Zeit bei niedriger Temperatur und karger Nahrung gehalten worden waren, nur noch Cephalonten dieser ganz von der Form der Geschlechtstiere abweichenden Gestalt vorhanden. Sie wurden viele Wochen hindurch vorgefunden, obwohl fernere Infektionen von außerhalb durch tägliche Reinigung des bewohnten Topfes und auch deshalb ausgeschlossen schienen, weil im Darms keine Cysten mehr gebildet wurden.

Serien solcher Cephalonten wurden zuweilen ohne Beimengungen von Repräsentanten der beiden anderen Species vorgefunden. Ihre Gesamtzahl war nie groß. Unter diesen Cephalonten ließen sich die verschiedensten Formen von noch schlank zu nennenden bis zu solchen auffinden, an denen die Breite annähernd die Länge erreichte. Die Tiere bewegten sich meist lebhaft und zeigten die Neigung, sich durch Einrollen und Verkürzen ihres Körpers abzurunden. Hierbei wurde öfter beobachtet, daß die Tiere sich des starren Epimerits durch halsartige Abschnürungen zu entledigen suchten.

Neben diesen Cephalonten fanden sich vereinzelt Sporonten, die im Durchschnitt zwar gedrungenere als jene waren, aber dennoch die Abstammung von denselben verrieten. Sie führten keine Vorwärtsbewegungen aus, sondern rundeten sich durch Verkürzen und Einrollen ab, wobei eine seitliche Anlagerung des abgeflachten Protomerits an das Deutomerit erfolgte. Wellenlinien, die über den Körper liefen, zeigten, daß das Tier eine geeignete Abrundung erstrebte. Von Bestand war dieser Zustand jedoch nicht; regelmäßig wurde der Körper nach einiger Zeit wieder gestreckt. Nach einer Zwischenpause wiederholte sich derselbe Vorgang. Dasselbe geschah mit der

Daner der Beobachtung immer seltener, bis die Tiere schließlich meist in ausgestrecktem Zustande starben.

Zur geschlechtlichen Fortpflanzung sind nur Sporonten geeignet, die von den zuerst genannten, mit einem rändlichen Epimerit versehenen Cephalonten herkommen und von diesen keine nennenswerten Unterschiede, abgesehen vom Epimerit, aufweisen. Sie haben etwa die Form eines Cylinders und sind ungefähr  $15\ \mu$ — $0,35\ \text{mm}$  lang und  $8\ \mu$ — $0,1\ \text{mm}$  breit. Ihr Ektoplasma ist zwar nur schwach entwickelt, hebt sich aber dennoch scharf vom Entoplama ab. Der Kern ist oft nur undeutlich zu erkennen. Das Protomerit, welches im Durchschnitt ein Sechstel des ganzen Tieres mißt, ist meist heller als das Deutomerit. Die Figur 38 stellt einen kleinen Sporonten dar, von dem noch das kernhaltige Deutomerit erheblich kleiner als das Protomerit ist. An dem in Figur 39 gezeichneten kleinen Tiere beträgt das Protomerit mehr als ein Viertel der Länge des ganzen Körpers. Einen typischen Sporonten, wie man ihn gewöhnlich beobachtet, veranschaulicht die Figur 40. In der folgenden Figur ist ein Tier dargestellt, das im vorderen Abschnitte des Deutomerits eine bei dieser Art nicht gerade selten auftretende, vorübergehende, ringförmige Einschnürung anweist. Die Figur 42 endlich zeigt einen einzelnen stark verkürzten Sporonten, der es jedoch nie zur Encystierung bringt.

In Konjugation treten bei *Gregarina polymorpha* meist gleich große Tiere; von solchen Paaren kann man oft viele Dutzend in einem Darmausstriche sehen. Beide Sporonten gehören immer nur dieser Species an und haften mit den ungleichnamigen Körperenden aneinander (Fig. 43 und 44). Beim Rotieren vermißt man bei dieser Art die freie Beweglichkeit des Protomerits vom Primiten. Auch gelingt die Verkürzung der Tiere zur Encystierung nicht in dem Maße wie bei *Gregarina cuneata*; daher vielleicht die ovale Cystenform von  $0,13\ \mu$ — $0,25\ \text{mm}$  Längen- und  $65\ \mu$ — $0,2\ \text{mm}$  Dickendurchmesser (Fig. 45). Die fortgesetzte Beobachtung dieser Vorgänge in der feuchten Kammer, sowie der weiteren Entwicklung der Cysten ergab keine wesentlichen Abweichungen gegenüber der vorigen Art.

Die Kerne von *Gregarina polymorpha* sind zwar auch rund, unterscheiden sich aber dadurch bedeutend von denen der anderen hier in Betracht kommenden Species, daß sie im Durchschnitt kaum die Hälfte des Umfanges von jenen erreichen. Sie nehmen mit dem Wachstum der Tiere an Größe zu und haben bei erwachsenen Tieren etwa einen Durchmesser von  $18\ \mu$ . Das Chromatin wird in dem ebenfalls wachsenden Karyosom gebildet und, obwohl es hier in

Ballen liegt, doch nur in feinen Körnern nach außen abgegeben, wo es sich hauptsächlich an der dünner werdenden Kernmembran ansammelt. Der bei *Gregarina cuneata* erwähnte Hof hat hier nur die Form einer schmalen Sichel und liegt zuweilen dem Karyosom ohne Alveolarraum an. Der letztere ist bei erwachsenen Formen ziemlich weitmaschig und schön regelmäßig aufgebannt. Die geschilderten Zustände veranschaulichen die Fig. 46—49. Der Kern von *Gregarina polymorpha* wird öfter schon vor der Encystierung geflammt. An seinem Zerfall und der Wanderung der Teilstücke auf dem sehr vakuolär gewordenen Plasma nach der Peripherie, sowie der hierbei erfolgenden mitotischen Teilung des Chromatins beteiligt sich das Karyosom nicht, sondern bleibt inaktiv und zerfällt langsam, wobei es nach der Oberfläche geschoben wird. Auch bei dieser Art erfolgt eine paarige Vereinigung von Sporoblasten und deren Kernen zur Bildung der Sporocyste. Die Sporen sind kleiner als bei *Gregarina cuneata*, scheinen aber in der Entwicklung keine nennenswerten Abweichungen aufzuweisen.

Anhangsweise will ich bemerken, daß ich auf Schnitten von Därmen, die sehr mit Gregarinen behaftet waren und hauptsächlich die eben besprochene Species beherbergten, wiederholt im Epithel kleine rundliche Gregarinen fand, die zwei verschieden weit von einander liegende kompakte Kerne besaßen und ohne Scheidewand waren (Fig. 50). Ebenso fand ich einige Male ovale Tiere, die zwar noch in der Epithelzelle saßen, aber an einer Stelle von derselben nicht mehr eingeschlossen wurden. Sie hatten an den beiden Enden je einen Kern, welche von einander durch eine unvollständige Scheidewand getrennt waren (Fig. 51). Endlich fand ich einmal eine Gregarine, welche doppelt so lang als breit war und zur Hälfte ans dem Epithel herausragte. Sie hatte an dem freien Teile einen Kern, der von zwei neben einander liegenden kleinen Kernen, die in dem noch von Epithel eingeschlossenen Teile lagen, durch eine Scheidewand getrennt war (Fig. 52). Auch im Protomerit freier Cephalonten und junger Sporonten fand ich meist ein kompaktes kernartiges Gebilde, das oft bei den größten Formen vermißt wurde oder doch nur unbestimmt festgestellt werden konnte. So beobachtete ich wiederholt in dem Protomerit eines erwachsenen Sporonten ein rundliches Gebilde, das nach der Fixation durch Sublimat-Alkohol-Essigsäure und Färbung mit Hämatoxylin dunkle Körnchen aufwies und durch eine oder mehrere große Vakuolen stark aufgehellt war (Fig. 53). In Zeichnung 54 ist eine Figur dargestellt, welche man öfter in den größten Sporonten findet. Auf Schnitten war hierüber kein Auf-

schluß zu erreichen, da ich auf der Suche nach ihnen niemals wieder solche Formen auffand. Es ist möglich, daß es sich hier um einen zweiten Kern im Protomerit handelt, der früh durch Teilung des ersten entsteht und bald zerfällt. Als Gegenbeweis könnte der Umstand dienen, daß man häufig ganz kleine Gregarinen findet (Fig. 38), welche nicht die geringste Andeutung eines Kernes im Protomerit aufweisen. Die meisten Autoren, welche solche kernähnliche Gebilde im Protomerit von verschiedenen Gregarinen fanden, halten sie nicht für Kerne. MARSCHALL betrachtet sie beispielsweise als kugelige Ballen von Nährsubstanz. WOLTERS spricht von „eigentümlichen Zeichnungen“ im Protomerit von *Clepsidrina blattarum*. Andere, wie R. PFEIFFER und BRASS, halten sie für Kerne. Erwähnen muß ich noch, daß derartige nur ausnahmsweise bei *Gregarina cuneata*, dagegen häufig Andeutungen davon bei *Gregarina steini* beobachtet werden.

#### *Gregarina steini*. n. sp.

Diese neue Art kommt im Mehlwurmdarme nicht so häufig vor als *Gregarina cuneata* und *Gregarina polymorpha* und wird nicht selten mit ihnen zusammen aufgefunden. Sie unterscheidet sich erheblich von jenen durch Größe und Form. Auch ist ihre Zahl in einem Wirte nur ausnahmsweise so groß, wie dies bei den beiden anderen fast die Regel ist. Auffällig ist an dieser Art, daß sie im Gegensatz zu jenen hauptsächlich in den mittleren Abschnitten des Chylusdarmes vorkommt und Konjugationszustände selten angetroffen werden. Trotz der erwähnten Unterschiede gleicht sie den vorher beschriebenen Arten in den wichtigsten Punkten, so daß es zu ihrer Charakterisierung genügt, wenn neben einem kurzen Vergleiche nur die Abweichungen hervorgehoben werden.

Mehrere Male fand ich Reininfektionen von *Gregarina steini*. Die eine von ihnen wies nur jüngere, aber freie Formen auf, unter denen sich Stadien von der noch fast kugeligen bis zum fertigen Cephalonten auffinden ließen. Die jüngsten Stadien stellten ein rundliches Gebilde mit schon bläschenförmigem Kerne und Kernkörperchen dar. Sie besaßen einen kleinen, halbkugeligen Vorsprung, dessen nach innen liegende Hälfte sich durch dunklere Färbung von dem übrigen Körper scharf abhob (Fig. 55). In einem älteren Stadium lag dieser Vorsprung als ovales Gebilde breit dem rundlichen Körper an, von dem er durch einen hellen, plasmatischen Saum getrennt war; ein Septum war auch hier nicht vorhanden (Fig. 56). Noch ältere Formen hatten die Gestalt einer gedrungenen Spindel. Jener Ansatz lag halbkugelförmig breit auf dem Deutomerit und war durch ein

Septum von diesem getrennt (Fig. 57). Endlich waren solche Cephalonten nachzuweisen, deren Epimerit rund entwickelt war und die ein ovales Dentomerit besaßen (Fig. 58). Daneben kamen fast vollständig entwickelte Cephalonten vor, die kleiner waren als alle erwähnten Formen (Fig. 59).

Die Größe der freien Cephalonten schwankt zwischen den erheblichen Grenzen von etwa 12—75  $\mu$  Länge und 5—20  $\mu$  Breite. Das sehr hyalin erscheinende Epimerit ist kugelig und setzt sich breit an das Protomerit an. Das letztere ist klein und stellt etwa eine Halbkugel dar, deren Schnittfläche nach hinten liegt. Das Dentomerit, welches bei weitem die Hauptmasse des Körpers bildet und die Gestalt eines Kegels hat, wird durch ein meist gerades Septum vom Protomerit geschieden. Es beginnt mit der Breite des letzteren, nimmt dann im ersten Drittel schnell an Umfang zu, um dann langsam in leicht geschweifter Linie nach hinten zu dünner zu werden. Das letzte Drittel nimmt nur wenig an Umfang ab und endet rundlich. Die kleinsten Cephalonten sehen durch den Mangel an Granulationen hell aus. Das Myocyt ist an allen wohl entwickelt und zwischen Ekto- und Entoplasma eine scharfe Grenze vorhanden (Fig. 60—61).

Die Sporonten von *Gregarina steini*, welche eine Länge von 42  $\mu$ —0,15 mm und 16—30  $\mu$  Breite erreichen, kommen meist einzeln vor. Sie haben ein kurzes, halbkugeliges Protomerit und ein in geschweifter Linie dünner werdendes Dentomerit, das in seinem ersten Drittel etwa den dreifachen Durchmesser des Endabschnittes hat. Derartige Formen veranschaulichen die Fig. 62—67.

In den kälteren Jahreszeiten findet man häufig eine geringe Abweichung von dieser Gestalt. Die Tiere haben dann ein ovales Protomerit, das breit einem keilförmigen und ziemlich geradlinig begrenzten Dentomerit ansitzt, wie es in Fig. 68 dargestellt ist.

Alle Sporonten haben eine doppelt konturierte Cuticula, einen selten deutlich sichtbaren Kern und grobe Granulationen, welche in unregelmäßigen Ballen über den Körper verteilt sind. Bemerkenswert ist, daß das Protomerit bei dieser Species im Gegensatz zu den zuerst besprochenen Arten meist dunkler als das Dentomerit erscheint. Die Tiere bewegen sich träge und sind oft im Ruhezustande anzutreffen.

Konjugationszustände sind verhältnismäßig selten. Auch hier legen sich die Tiere, die meist gleich groß sind, mit den ungleichnamigen Körperenden aneinander, wie es die Fig. 69—73 zeigt.

Einmal wurden drei hintereinander angeheftete Tiere beobachtet.

Die Bewegungen der Syzygien sind träge und scheinen bei den zur Encystierung schreitenden Tierpaaren bald aufzuhören. Die auf derselben Stelle liegenden Syzygiten drücken ihr Protomerit gegen das sich verkürzende Deutomerit derartig an, daß es oft nur zur Hälfte aus dem letzteren heransragt (Fig. 74). Während diese Verkürzung und Verdickung fortgesetzt werden, schlägt sich der Primit langsam so herum, daß er schließlich dem Satelliten in der Längsrichtung anliegt. Die Syzygiten schmiegen sich dann eng aneinander, wobei sich der eine häufig bauchig weit in den anderen hineinschiebt, und umgeben sich mit einer Gallerthülle. Nach einigen Stunden läßt sich auch die Cystenmembran nachweisen.

Die jetzt fertige ovale Cyste hat etwa einen Längendurchmesser von  $85 \mu - 0,16 \text{ mm}$  und einen Querdurchmesser von  $70 \mu - 0,1 \text{ mm}$  (Fig. 75). Sie ist also im Durchschnitt kleiner als die der beiden anderen Species. Die junge Cyste unterscheidet sich ferner gewöhnlich noch von jenen durch eine ziemlich breite, helle Linie, die zwischen den beiden Syzygiten verläuft und schon bei oberflächlicher Betrachtung auffällt. Die Wintercysten haben meist eine Scheidewand, die den Sommercysten fehlt. Zweimal wurden 3 Syzygiten in einer Cyste vorgefunden; Cysten mit nur einem Individuum wurden nie beobachtet. An den scheidewandlosen Cysten kann man die Bildung der Sporoblasten und deren paarweise Vereinigung deswegen besser als an denen der beiden vorhergehenden Species verfolgen, weil der Binnenraum der Cyste von den Syzygiten nicht ganz ausgefüllt wird. Die Kerne der letzteren, welche selten sichtbar sind, lösen sich in der jungen Cyste bald und meist ziemlich gleichzeitig auf. Dabei geht die gelbliche Farbe derselben in eine dunkelgraue und darauf in Bleifarbe über. Die Tiere führen dann immer noch Bewegungen aus, was man an den wechselnden Wellenlinien beobachten kann, welche die Oberfläche der Syzygiten entlang laufen. Diese Gestaltsveränderungen werden immer seltener und undeutlicher und hören ganz auf, sobald die Cyste die bleigraue Farbe annimmt. Die Syzygiten haben dann Semmelform und glatte Konturen. Die folgende Entwicklung, die sich in Kern- und Strukturveränderungen auf Schnitten erkennen läßt, ist an der lebenden Cyste nicht zu beobachten. Nach etwa einer Stunde hellt sich die äußerste Körperschicht ungleichmäßig auf und bald zeigen sich auf der Oberfläche helle, plasmatische Vorsprünge, die anfangs klein sind und gern wieder eingezogen werden. Dasselbe geschieht in beiden Syzygiten ziemlich gleichzeitig und erfolgt auf der gesamten Oberfläche mit Ausnahme der Anlagerungsfläche der beiden Syzygiten. Die Höcker

treten immer mehr hervor und es entsteht schließlich das Bild zweier mit der Ansatzfläche aneinander liegenden Brombeeren (Fig. 76). Schließlich schnüren sich die plasmatischen Buckel ganz von der Unterlage ab und werden als Sporoblasten frei. Ihre Entwicklung und Ausbildung erfolgt etwa in fünf Stunden. Sie sind rundlich und gekörnelt. Weitere Teilungen nach ihrer Abschnürung, wie sie LIEBERKÜHN und andere bei den Monocystiden des Regenwurmhodens fanden, habe ich nie beobachtet. Nach einem scheinbaren Ruhezustande von mehreren Stunden werden zuerst von dem einen und sehr bald auch von dem anderen Syzygiten langsam dicke Fortsätze ausgestreckt. Sie sind von verschiedener Länge und Breite und geben der Syzygie durch ihren beständigen Gestaltswechsel ein amöbenartiges Aussehen. Diesen Vorgang veranschaulichen die Fig. 77 u. 78. Bei Cysten dieser Art kann man sehr deutlich sehen, wie solche Fortsätze, welche von den der Anlagerungsfläche der Syzygiten nahe liegenden Partien ausgehen, indem sie an der Cystenwand entlang fließen, ganze Serien von Sporoblasten des einen Syzygiten zwischen die des anderen treiben. Diese Bewegungen der Restkörper, die im Durchschnitt zwei Stunden dauern, steigern sich anfangs, werden dann langsamer und hören schließlich ganz auf. Erst jetzt fallen die bis dahin oft deutlich zu unterscheidenden beiden Restkörper zu einem einheitlichen dunklen Körper zusammen. Wie bei den beiden anderen Species, so erfolgt auch hier die sehr bemerkenswerte paarige Vereinigung von Sporoblasten zur Sporocystenbildung. Doch lassen sich die genaueren Vorgänge nur am gefärbten Präparate verfolgen. Über das Schicksal der übrig gebliebenen Sporoblasten vermag ich nichts zu sagen. Auch konnte ich nicht feststellen, ob es zur Weiterentwicklung nötig ist, daß sich Sporoblasten von beiden Syzygiten paaren. Bezüglich der ferneren Vorgänge in der Entwicklung ließen sich gegenüber den beiden anderen Arten durch die Untersuchung am lebenden Objekte keine nennenswerten Unterschiede beobachten.

Der Kern ist am lebenden Tiere nur selten mit Sicherheit zu beobachten. Dagegen kann man ihn am gefärbten Präparate immer nachweisen. Er hat im Dentomerit keine bestimmte Lage, doch scheint er nur selten in dem hinteren Teile dieses Körperabschnittes vorzukommen. Die Gestalt des Kernes ist immer bläschenförmig und oval. Das Karyosom, das schon früh gebildet wird und sich aus gröberen und feinen Chromatinkörnern zusammensetzt, liegt immer excentrisch, meist sogar in der Nähe von einem Ende des Ovals und bei den jüngsten Formen an der Kernmembran (Fig. 55

bis 59). Die Größe des Kernes von einem mittelgroßen Sporonten beträgt im Durchschnitt  $12 \mu$  und der Querdurchmesser  $9 \mu$ . Mit dem Wachstum der Tiere hält der Kern gleichen Schritt. Dabei wird das Liningerüst weitmaschiger und der sich vergrößernde Alveolarsaum sehr feinmaschig. Jener Hof, der die beiden vorhergehenden Species auszeichnete, fehlt hier. Ganz besonders unterscheidet sich dieser Kern von dem der anderen Arten durch die oft frühzeitige Auflösung des Karyosoms. Schon bei kleineren Sporonten sieht man zuweilen, daß es in mehrere verschieden große Stücke zerfallen ist, die unregelmäßig umherliegen. Hierher gehört die Fig. 79, welche den Kern des in Abbildung 62 gegebenen kleinen Sporonten darstellt. Dagegen findet man wieder sowohl an Kernen größerer Einzeltiere als auch bei denen von Syzygiten ein wohl erhaltenes Karyosom (Fig. 82—83). Das Chromatin ist hier wie in den Kernen von *Gregarina cuneata* an einer Stelle des Karyosoms angehäuft. Von demselben wird an einer engen Stelle feinkörniges Chromatin in schmaler Bahn auf dem Liningerüst bis zur Membran angestreut. Die Mitte halten solche Kerne, die ein verkleinertes Karyosom und zwei oder mehr chromatinhaltige Kügelchen aufweisen. Einen derartigen Kern, der zu dem in Abbildung 64 gezeichneten Sporonten gehört, veranschaulicht Fig. 80. Das Karyosom der größten Kerne ist in viele kleine Stücke aufgelöst. Dieselben ordnen sich mit der Weiterentwicklung in einem immer größer werdenden Kreise an und reichen schließlich an einer Stelle bis an die Kernmembran. Die Fig. 81 stellt den in dem geschilderten Zustande befindlichen Kern von dem Sporonten der Abbildung 63 dar. Dieser Zerfall des Karyosoms ist an solchen Syzygien, die zur Encystierung schreiten, soweit gediehen, daß die Reste desselben zuweilen nur noch an winzigen Brocken nachzuweisen sind, die im Kern unregelmäßig verstreut sind; hierzu Fig. 84. Das Liningerüst ist hier weitmaschig und enthält besonders an der Peripherie viel Chromatin in feinen Körnchen. Die Membran ist dünn und oft gewellt. Während der Cystenbildung schwindet sie, und der Kern nimmt ganz unregelmäßige Konturen an; er wird „geflammt“. Dabei wird er an Umfang kleiner und das Liningerüst engmaschiger, wie es die Fig. 85 veranschaulicht. Serienschritte von Cysten, die sich in den folgenden Stadien befinden, zeigen eine ziemlich regelmäßige Anordnung von sich krenzenden Plasmasträngen, in denen sich die schnell abnehmenden Reservenernährungsstoffe befinden. Die Maschen werden mit Vakuolen ausgefüllt. Mit der weiteren Entwicklung wird jenes Plasmagerüst im Innern weitmaschiger und

seine Stränge dünner. Dagegen entsteht an der Peripherie der Syzygiten eine dichtgefügte, ungleichmäßig helle plasmatische Zone, die arm an Reservenernährungsstoffen ist. Auf jenem Plasmanetze wandern die durch Zerfall des Kernes frei werdenden Kernbestandteile nach der Peripherie. Während dieser Vorgänge wird das Chromatin durch eine ähnliche primitive mitotische Teilung wie bei den anderen Arten stark vermehrt. Solche Teilungsfiguren sieht man in besonders großer Anzahl an der Peripherie. Das Produkt sind feine Chromatinbrocken, die sich über die Oberfläche ziemlich gleichmäßig verteilen. Gleichzeitig während dieser Veränderungen schwindet die Cuticula. Es treten nun in beiden Syzygiten auf der gesamten Oberfläche buckelige Vorsprünge auf, welche die Anlage der Sporoblasten bilden. In diese wandern jene Chromatinbrocken, wodurch sie körnig werden. Die erwähnten Buckel schnüren sich, wie schon bei der Untersuchung am lebenden Objekte angegeben, schließlich als Sporoblasten ab.

Die letzteren haben anfangs eine unregelmäßig ovale Gestalt und eine nebene Oberfläche. Ihr Längendurchmesser beträgt im Durchschnitt  $2\frac{1}{2} \mu$ , die Breite  $2 \mu$ . In ihrem dichten plasmatischen Gewebe liegt eine Anzahl Chromatinbrocken umher, die sich während der weiteren Entwicklungsvorgänge zu einem lockeren Kerne in den sich gleichzeitig abrundenden Sporoblasten sammeln.

Bei der nun vor sich gehenden paarweisen Vereinigung der letzteren erfolgt anfangs eine lockere Aneinanderlagerung, die aber bald in eine vollständige Verschmelzung der Sporoblasten und ihrer Kerne übergeht. Die so ausgebildete ovale Sporocyste hat die doppelte Größe des einzelnen Sporoblasten und einen zuerst semmelförmigen, bald aber ovalen, lockeren Kern. Derselbe wird nun kleiner und kompakter, wobei er eine rundliche Form erhält. Die Gestalt der Sporocysten geht hierauf in eine länglich viereckige, von etwa  $5 \mu$  Länge und  $3 \mu$  Breite über. Die folgenden Kernteilungen gehen schnell vor sich und erfolgen durch wiederholte einfache Zweiteilung, wobei die sich teilenden Kerne die Form einer leicht geschweiften Hantel annehmen. Es werden immer acht Kerne gebildet, die zu je vieren auf dem weitmaschig gewordenen Plasmanetze in die Nähe der Enden der Sporocyste wandern. Die definitive Einrichtung der Spore wurde nicht ermittelt.

#### **Kurze Charakteristik und Unterscheidungsmerkmale der drei Gregarinaarten des Mehlwurmdarms.**

Die beiden Species *Gregarina cuneata* und *Gregarina polymorpha* haben in der Form, Größe, Lebensweise und Fortpflanzung viele

Ähnlichkeit. Sie sind größer als die dritte vorkommende Art *Gregarina steini* und unterscheiden sich dadurch schon äußerlich von dieser.

#### *Gregarina polymorpha.*

Die jüngsten freien Cephalonten haben eine gedrungene Gestalt deren Breite die Hälfte der Länge betragen kann. Dagegen sind sie im erwachsenen Zustande schlank und walzenförmig. Die Tiere werden etwa  $12\ \mu$ — $0,1\ \text{mm}$  lang und  $15$ — $25\ \mu$  breit. Alle haben ein kleines, rundliches Epimerit, das sich ohne Stiel an das stumpf abgerundete Protomerit ansetzt. Daneben kommen gedrungene Formen vor, welche ein sehr kurzes und breites Epimerit besitzen und deren Körper vorn und hinten spitz ausläuft. Ihr Deutomerit kann annähernd kugelig sein.

Die Sporonten erreichen etwa eine Länge von  $15\ \mu$ — $0,35\ \text{mm}$  und eine Breite von  $8\ \mu$ — $0,1\ \text{mm}$ . Sie haben die Form eines Cylinders, sind am vorderen Ende oder in der Mitte etwas verdickt und enden vorn und hinten rundlich. Die Kerne sind klein und rund; ihr Karyosom liegt in der Mitte.

Zur Konjugation, welche häufig angetroffen wird, legen sich zwei Tiere mit den ungleichnamigen Körperenden an einander.

Die Cysten sind oval und werden ca.  $0,13$ — $0,25\ \text{mm}$  lang und  $65\ \mu$ — $0,2\ \text{mm}$  breit.

#### *Gregarina cuneata.*

Die Größenverhältnisse sind bei dieser Art im allgemeinen etwa dieselben wie an der vorigen. Dagegen unterscheiden sich von den gleichen Zuständen der *Gregarina polymorpha* neben anderen Erkennungsmerkmalen die Cephalonten durch ihr großes Epimerit und die Sporonten durch eine Einschnürung in der Gegend des Septums. Ferner erreichen die Kerne hier den doppelten Umfang; endlich sind die Cysten rund, die der vorigen Art oval.

Wie bei dieser, so sind auch bei *Gregarina cuneata* gedrungene und sehr schlanke freie Cephalonten vorhanden. Die breiten Formen unterscheiden sich von denen jener Art durch ihr auffallend großes, kugeliges Epimerit, das dem kleinen, nach hinten dicker werdenden Protomerit ohne Stiel breit ansitzt. Die schlanke Cephalontenart ist neben ihrem geringen Dickendurchmesser dadurch gekennzeichnet, daß sie ein kleines, rundes Epimerit besitzt, welches sich durch einen dünnen Stiel dem schon oft typisch entwickelten übrigen Körper ansetzt.

Die Sporonten können ca. 0,3 mm lang und 80  $\mu$  breit werden. Ihr Protomerit, das etwa ein Fünftel der Körperlänge beträgt, ist an dem abgerundeten vorderen Ende verdickt und nach hinten zu halsartig eingeschnürt. Dagegen verdickt sich das Dentomerit gleichmäßig nach hinten, so daß es die Form eines stumpfen Kegels erhält. Die großen, runden Kerne haben ein im Centrum oder doch in der Nähe desselben gelegenes Karyosom. Zuweilen kommen halbmondförmige Kerne vor, die glatte Konturen haben und für die Art charakteristisch sind.

Die häufige Paarung der Tiere zur Konjugation erfolgt wie bei *Gregarina polymorpha*.

#### *Gregarina steini*.

Diese Art tritt seltener und nicht in so großer Anzahl als die beiden vorigen auf. Sie unterscheidet sich neben der Form und geringeren Größe auch dadurch von jenen, daß ihre Bewegungen träger sind, Konjugationszustände verhältnismäßig selten vorgefunden werden und die Kerne oval sind.

Die freien Cephalonten erreichen etwa eine Länge von 12—75  $\mu$  und eine Breite von 5—20  $\mu$ . Ihr kugelförmiges Epimerit legt sich breit an das kleine, halbkugelartige und mit der Schnittfläche hinten endende Protomerit an. Das Deutomerit ist kegelförmig und liegt mit dem dickeren Ende nach vorn.

Die Sporonten, welche etwa 40  $\mu$ —0,15 mm lang und 16—30  $\mu$  breit werden, haben eine spindelförmige Gestalt. Ihr Proto- und Dentomerit sind wie die der entwickelten Cephalonten geformt. Sie erreichen einen Längendurchmesser von etwa 85  $\mu$ —0,16 mm und einen Querdurchmesser von 70  $\mu$ —0,1 mm.

Daneben kommen in den kälteren Jahreszeiten Cephalonten mit einem ovalen Protomerit vor, welches sich breit an das keilförmige Deutomerit ansetzt.

Die Kerne sind oval und haben ein exzentrisch gelegenes Karyosom.

Zur Fortpflanzung legen sich je zwei gleich große Tiere mit den ungleichnamigen Körperenden an einander.

Die Cysten sind oval wie die von *Gregarina polymorpha*, haben aber nur selten die Größe dieser.

## Litteraturverzeichnis.

- BENEDEN, E. VAN: Recherches sur l'évolution des grégarines; in: *Bullet. Ac. r. Belgique, Bruxelles*, S. 2, T. 31, p. 325—359. 1871.
- Derselbe: Sur la structure des grégarines; in: *Ac. r. Sc. Belgique, Bruxelles Bulletin*, S. 2, T. 33, p. 210—223. 1872.
- BRASS, A.: *Biologische Studien 2. Die Organisation der tierischen Zelle* p. 179, Halle 1883/84.
- BÜTSCHLI, O.: Kleine Beiträge zur Kenntnis der Gregarinen; in: *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, Leipzig*, Bd. 35, p. 384—409. 1881.
- Derselbe: Sporozoa; in: BRONN'S *Klassen und Ordnungen des Tierreiches*, Bd. 1, Protozoa, Leipzig 1882/83.
- CAVOLINI, F.: *Memoria sulla generazione dei Pesci e dei Granchi*, Napoli, 1787, p. 196.
- CUENOT, L.: Sur la prétendue conjugaison des grégarines; in: *Bibliographie anatomique*, fascicule 2, 1899.
- Derselbe: Recherches sur l'évolution et la conjugaison des grégarines; in: *Archives de biologie publiées par MM. Ed. van Beneden et Ch. van Bambeke*, 1901, p. 581 ff.
- CAULLERY, M. et FÉLIX MESSIL: Sur une grégarine colonique présentant dans son cycle évolutif une phase de multiplication asporulée; in: *Comptes rendus des séances de la Société de Biologie (Séance du 15 janvier 1898)*.
- DUFOUR, L.: Recherches anatomiques sur les Carabiques et sur plusieurs autres Insectes coléoptères; in: *Ann. sc. nat., Paris*, S. 1, T. 8, 1826, p. 45.
- Derselbe: Note sur la grégarine, nouveau genre de ver qui vit en tronpeaux dans les intestins de divers insectes; in: *Ann. sc. nat. Paris*, S. 1, T. 13, 1828, p. 366—369.
- FRANTZIUS, AL. VON: *Observationes quaedam de Gregarinis*; *Dissert. inaug.*, Berlin 1846.
- Derselbe: Einige nachträgliche Bemerkungen über Gregarinen; in: *Archiv für Naturgeschichte*, Berlin, Jahrg. 14, 1. 1848. p. 188—196.
- HAMMERSCHMIDT, C. E.: *Helminthologische Beiträge*; in: *OKEN'S Isis*, 1838, p. 351—358.
- HENLE, J.: Über die Gattung Branchiobdella und über die Dentung der inneren Geschlechtsteile bei den Anneliden und hermaphroditischen Schnecken; in: *Archiv f. Anat., Physiol. u. wiss. Medizin*, Bd. 2, p. 591—596, Berlin 1835.
- KÖLLIKER, A.: Die Lehre von der tierischen Zelle und den einfachen tierischen Formelementen, nach den neuesten Fortschritten; in: *Zeitschr. f. wiss. Botanik*, Heft II p. 97, Zürich 1845.
- LABBÉ, A.: Sporozoa; in: „Tierreich“. 1899.
- LAVERAN et F. MESSIL: Sur quelques particularités de l'évolution d'une grégarine et la réaction de la cellule-hôte; in: *Comptes rendus des séances de la Société de Biologie*, 1900.
- LÉGER, L.: Recherches sur les grégarines; in: *Tabl. Zoolog., Poitiers*, T. 3, 1892.
- Derselbe: Contribution à la connaissance des Sporozoaires, parasites des Echinodermes: Étude sur le *Lithocystis schneideri*; in: *Bull. Scien. France et Belg.*, Paris, T. 30, 1. P., 1897.
- Derselbe: Sur un nouveau Sporozoaire des larves de Diptères, bei Ganthier-Villars, Paris 1900.
- Derselbe: *Comptes rendus du 10 juin dernier*, bei Ganthier-Villars, Paris 1901.

- Derselbe: Les éléments sexuels et la copulation chez *Stylorbynchus*, bei Gauthier-Villars, Paris 1901.
- Derselbe: La reproduction sexuée chez les *Ophryocystis*; in: C. R. Acad. science, Paris, T. 131, No. 19 p. 761—763, 1900.
- Derselbe: Sur un nouveau Sporozoaire des larves de Diptères; in: C. R. Acad. science, Paris, T. 131, p. 722—724, 1900.
- LEGER, L. et O. DUBOSCQ: Sur les premiers stades du développement de quelques Polycystidées, erschienen bei Gauthier-Villars, Paris 1901.
- Dieselben: Les grégaires et l'épithélium intestinal, bei Gauthier-Villars, Paris 1900.
- LIEBERKÜHN, N.: Évolution des grégaires; in: Mém. couronn. et mém. d. savants étrang. Acad. de Belgique, Bruxelles, T. 26, 1855.
- MARSHALL, W. ST.: Beiträge zur Kenntnis der Gregarinen; in: Archiv für Naturgeschichte, Berlin, Jahrg. 59, I, 1893.
- MECKEL, H.: Über den Geschlechtsapparat einiger hermaphroditischer Tiere; in: Archiv für Anat. Physiol. u. wiss. Medizin. Berlin, Bd. 11, p. 481, 1844.
- MRÁZEK, AL.: Studia o Sporozoicb I Dělení jaderné a sporulace u Gregarin. Vorl. Mitteil. in: Sitz-Ber. k. böhmisch. Ges. Wiss., 1899, No. XXV, 9 p.
- PFIFFER, L.: Die Protozoen als Krankheitserreger, 2. Aufl., Jena 1891.
- ROBOZ, ZOLTAN: Beiträge zur Kenntnis der Gregarinen, in einem Auszuge der: Mathemat. nat. Ber., Ungarn, 4. Bd. p. 146—147. 1886.
- SIEBOLD, TH. VON: Beiträge zur Naturgeschichte der wirbellosen Tiere. IV. Über die zur Gattung Gregarina gehörigen Helminthen; in: Neuste Schriften der naturforschenden Gesellschaft in Danzig, p. 56—71, 1839.
- STEIN, F.: Über die Natur der Gregarinen; in: Archiv f. Anat., Physiol. u. wiss. Medizin, Berlin 1848, p. 182—223.
- SCHNEIDER, AL.: Sur quelques points de l'histoire de genre Gregarina; in: Archiv. Zoolog. expér. et génér., Paris, S. 1, T. 9, 1873, p. 515—533.
- Derselbe: Seconde contribution à l'étude des grégaires; in: Archiv. de Zoolog. expér. et génér., Paris, S. 1, T. 10, 1882, p. 423—450.
- Derselbe: Grégaires nouvelles ou peu connues; in: Tablettes Zoolog., Poitiers, T. 1, 1886, p. 90—103.
- Derselbe: Contribution à l'histoire des grégaires des invertébrés à Paris et Roscoff; in: Arch. de Zoolog. expér. et génér., Paris, T. 4, p. 493—604, 1875.
- SCHWIAKOFF, W.: Über die Ursache der fortschreitenden Bewegung der Gregarinen; in: Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, Leipzig, Bd. 58, 1894, p. 340—354.
- SIEDLECKI, M.: Über die geschlechtliche Vermehrung von *Monocystis ascidiae*; in: Bulletin international de l'académie des sciences de Cracovie, Décembre 1899.
- Derselbe: Sur les rapports des grégaires avec l'épithélium intestinal; in: Comptes rendus hebdomadaires des séances de la société de biologie, Tom. LIII, 1901.
- Derselbe: Contribution à l'étude des changements cellulaires provoqués par les grégaires; in: Archives d'anatomie microscopique, publiées par L. RANVIER und L. F. HENNEGUY; 1901.
- WASIKLEWSKI, VON: Sporozoenkunde. Ein Leitfaden für Ärzte, Tierärzte u. Zoologen, Jena 1896.
- WOLTERS, M.: Die Conjugation und Sporenbildung bei Gregarinen; in: Archiv für mikroskopische Anatomie, Bonn, Bd. 37, 1891, p. 99—138.

### Tafelerklärung.

Die sämtlichen Figuren der 3 Tafeln sind mit Hilfe eines LUTZ'schen Zeichenapparates entworfen. Zu den Untersuchungen wurde ein Mikroskop von HAUPTNER benutzt und nur für die Figuren 28, 30 und 31 ein solches von ZEISS mit dem apochromatischen Objektiv homog. Immersion und dem Kompensationsokulare 12 angewandt. Vor jeder Tafelerklärung sind die bei den einzelnen Figuren angewandten Systeme mit den sich daraus ergebenden Vergrößerungen erwähnt.

Die meisten Figuren wurden nach dem lebenden Objekte entworfen; wo dies nicht möglich war, wurde gewöhnlich mit Sublimat-Alkohol-Essigsäure fixiert und mit verdünntem Hämatoxylin gefärbt. Von den Cysten und deren Schnitten sind die Gallerthüllen fortgelassen. Desgleichen fehlen in den Figuren 27 und 29 die Reservenernährungsstoffe.

#### Tafel XI.

##### Entwicklung und Fortpflanzung von *Gregarina cuneata*.

- Fig. 1 bei HAUPTNER, Obj. 10, Ok. 3; Vergr. ca.  $900\times$ .  
 Fig. 2—9 bei HAUPTNER, Obj. 7, Ok. 2; Vergr. ca.  $330\times$ .  
 Fig. 10—18 bei HAUPTNER, Obj. 2, Ok. 3; Vergr. ca.  $100\times$ .  
 Fig. 19—26 bei HAUPTNER, Obj. 10, Ok. 3; Vergr. ca.  $900\times$ .  
 Fig. 27 bei HAUPTNER, Obj. 10, Ok. 3; Vergr. ca.  $900\times$ .  
 Fig. 28 bei ZEISS, apochromatisches Obj. homog. Immersion, Ok. 12; Vergr. ca.  $3000\times$ .
- Fig. 1. Junge Gregarine, die sich noch zum Teil in der Epithelzelle befindet.  
 Fig. 2—5. Breite Cephalonten; Fixation mit Sublimat-Alkohol-Essigsäure und Färbung mit Boraxcarmin.  
 Fig. 6—8. Schlanke Cephalonten; Präparation dieselbe.  
 Fig. 9. Ein von diesen abstammender, kleiner Sporont.  
 Fig. 10—17. Verschiedene Konjugationszustände; nach dem Leben.  
 Fig. 18. Die zu dieser Art gehörige runde Cyste; nach dem Leben.  
 Fig. 19—23. Kernveränderungen während der Entwicklung der Sporonten; Fixation mit Sublimat-Alkohol-Essigsäure und Färbung mit Hämatoxylin.  
 Fig. 24. Eine auffällige Kernform dieser Art.  
 Fig. 25. Kern kurz vor der Encystierung.  
 Fig. 26. Kern während der Encystierung.  
 Fig. 27. Zusammestellte, halb-schematische Abschnitte verschieden alter Cysten. Bei a ist der Kern in der Auflösung begriffen. Bei b sind die Teilstücke in die Nähe der Oberfläche der Cyste gerückt. Bei c sind die Teilstücke des Kernes in das auf der Peripherie angesammelte, höckerartig hervortretende Plasma eingetreten.  
 Fig. 28a—e. Chromatinvermehrung der Teilstücke des Kernes während der Wanderung nach der Peripherie durch primitive Mitose; Fixation mit Sublimat-Alkohol-Essigsäure und Färbung mit Eisen-Hämatoxylin nach HEIDENHAIN.

#### Tafel XII.

1. Kopulation der Sporoblasten und Sporocystenentwicklung von *Gregarina cuneata*; in den Figuren 29—31 veranschaulicht.
2. Entwicklung und Kernveränderungen von *Gregarina polymorpha*; hierzu die Figuren 32—54.

Fig. 29 bei HAUPTNER, Obj. 10, Ok. 3; Vergr. ca.  $^{900}/_1$ .

Fig. 30 n. 31 bei ZHISS, apochromatisches Obj. homog. Immersion, Ok. 12; Vergr. ca.  $^{3000}/_1$ .

Fig. 32—37 u. 39 bei HAUPTNER, Obj. 7, Ok. 2; Vergr. ca.  $^{220}/_1$ .

Fig. 38 bei HAUPTNER, Obj. 10, Ok. 3; Vergr. ca.  $^{900}/_1$ .

Fig. 40—45 bei HAUPTNER, Obj. 2, Ok. 3; Vergr. ca.  $^{100}/_1$ .

Fig. 46—54 bei HAUPTNER, Obj. 10, Ok. 3; Vergr. ca.  $^{900}/_1$ .

Fig. 29. Zusammengestellte, halb-schematische Abschnitte verschieden alter Cysten. Fig. 29a. Mischung der Sporohlasten von beiden Syzygiten, die vielleicht durch Bewegung der Restkörper veranlaßt wird. Fig. 29b. Lagerung der jungen Sporocysten an der Peripherie. Fig. 29c. Die Anlagen von Sporodukten, wobei das Plasma weitmaschiger wird; Fixation mit Sublimat-Alkohol-Essigsäure und Färbung mit Eisen-Hämatoxylin nach HEIDENHAIN.

Fig. 30a—f. Sporohlasten und deren Paarung zur Sporocyste; Präparation wie die vorige.

Fig. 31 a—h. Vollständige Entwicklung der Sporocyste. Fig. 31i. Verbindung derselben zu Ketten; Präparation wie vorher.

Fig. 32 n. 33. Die gewöhnlichen Cephalonten von *Gregarina polymorpha*, aus denen sich die Konjugationszustände der Sporonten entwickeln; Färbung mit Boraxcarmin.

Fig. 34—37. Abweichend geformte Cephalonten; Färbung mit Boraxcarmin.

Fig. 38. Sehr kleiner Sporont, an welchem das Protomerit die doppelte Länge des Dentomerits besitzt; Fixation mit Sublimat-Alkohol-Essigsäure und Färbung mit Hämatoxylin.

Fig. 39. Kurzer, gedrängter Sporont.

Fig. 40. Gewöhnliche Form eines ausgewachsenen Sporonten, nach dem Leben.

Fig. 41. Sporont mit einer Einschnürung am Dentomerit, nach dem Leben.

Fig. 42. Stark verkürzter und verdickter Sporont, nach dem Leben.

Fig. 43. Eine kreisende Syzygie, nach dem Leben.

Fig. 44. Eine eingerollte Syzygie, nach dem Leben.

Fig. 45. Die ovale Cyste dieser Art.

Fig. 46—49. Kernveränderungen während des Wachstums der Tiere; Fixation mit Sublimat-Alkohol-Essigsäure und Färbung mit Eisen-Hämatoxylin.

Fig. 50. Eine in dem Epithel des Darmes sitzende runde Gregarine, die zwei Kerne aufweist und noch keine Scheidewand besitzt.

Fig. 51. Ovale Gregarine aus dem Darmepithel, welche zwei nach den Enden zu gelegene Kerne und eine unvollständige Scheidewand zu haben scheint.

Fig. 52. Ovale Gregarine, die ein Septum hat und in der einen Kammer einen einzelnen größeren, in der anderen zwei kleinere neben einander gelegene Kerne zu besitzen scheint.

Fig. 53 n. 54. Kernartige Gehilde im Protomerit großer Sporonten.

### Tafel XIII.

#### Entwicklung und Fortpflanzung von *Gregarina steini* n. sp.

Fig. 55—60 bei HAUPTNER, Obj. 10, Ok. 3; Vergr. ca.  $^{900}/_1$ .

Fig. 61—69 bei HAUPTNER, Obj. 7, Ok. 2; Vergr. ca.  $^{220}/_1$ .

Fig. 70—78 bei HAUPTNER, Obj. 2, Ok. 4; Vergr. ca.  $^{120}/_1$ .

Fig. 79—85 bei HAUPTNER, Obj. 10, Ok. 3; Vergr. ca.  $^{900}/_1$ .

Fig. 55—60. Ausbildung der Cephalonten von der rundlichen bis zur typischen Form; Fixation mit SUBLIMAT-ALKOHOL-ESSIGSÄURE und Färbung mit HÄMATOXYLIN.

Fig. 61. Großer Cephalont, nach dem Leben.

Fig. 62—68. Verschieden geformte Sporonten, nach dem Leben.

Fig. 69—72. Konjugationszustände, nach dem Leben.

Fig. 73. Syzygie, die aus ungleich großen und stark verkürzten Syzygiten zusammengesetzt ist, nach dem Leben.

Fig. 74. Syzygie, die sich zur Encystierung anschickt, nach dem Leben.

Fig. 75. Die ovale Cyste dieser Art.

Fig. 76. Die Bildung der Sporoblasten auf der Oberfläche der Syzygiten in der Cyste, nach dem Leben.

Fig. 77. Cyste, in welcher der eine Restkörper dadurch, daß er Vorsprünge ans treckt, unregelmäßige Konturen erhält, nach dem Leben.

Fig. 78. Mischung der Sporoblasten durch Bewegung beider Restkörper, nach dem Leben.

Fig. 79. Kleiner Kern des Sporonten in Fig. 62 mit einem in vier Stücke zerfallenen Karyosom; Fixation mit SUBLIMAT-ALKOHOL-ESSIGSÄURE und Färbung mit HÄMATOXYLIN.

Fig. 80. Größerer Kern des Sporonten der Fig. 64, in welchem das Karyosom in drei Stücke zerfallen ist.

Fig. 81. Kern des Satelliten in Fig. 69 mit zerfallenem Karyosom, dessen Teilstücke im Kreise angeordnet sind.

Fig. 82 u. 83. Kerne erwachsener Sporonten, von deren erhaltenem Karyosom auf schmaler Bahn Chromatinkörnchen nach der Kernmembran ausgestreut werden.

Fig. 84. Mittelgroßer Kern, mit viel Chromatin an der Peripherie, von dessen aufgelöstem Karyosom nur noch Spuren nachzuweisen sind.

Fig. 85. Kernform bei der Encystierung; Fixation mit SUBLIMAT-ALKOHOL-ESSIGSÄURE und Färbung mit HÄMATOXYLIN.



Fig. 1



Fig. 2



Fig. 3



Fig. 4



Fig. 11



Fig. 12



Fig. 13



Fig. 14



Fig. 15

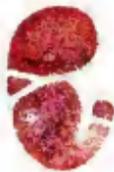


Fig. 17



Fig. 18



Fig. 19



Fig. 20



Fig. 24



Fig. 25



Fig. 26

Fig.

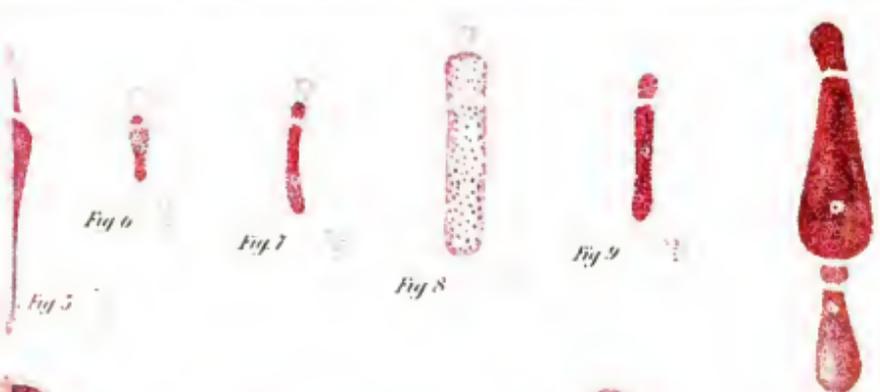




Fig. 29



Fig. 30



Fig. 32



Fig. 33



Fig. 34



Fig. 35



Fig. 36



Fig. 37



Fig. 38



Fig. 39



Fig. 40

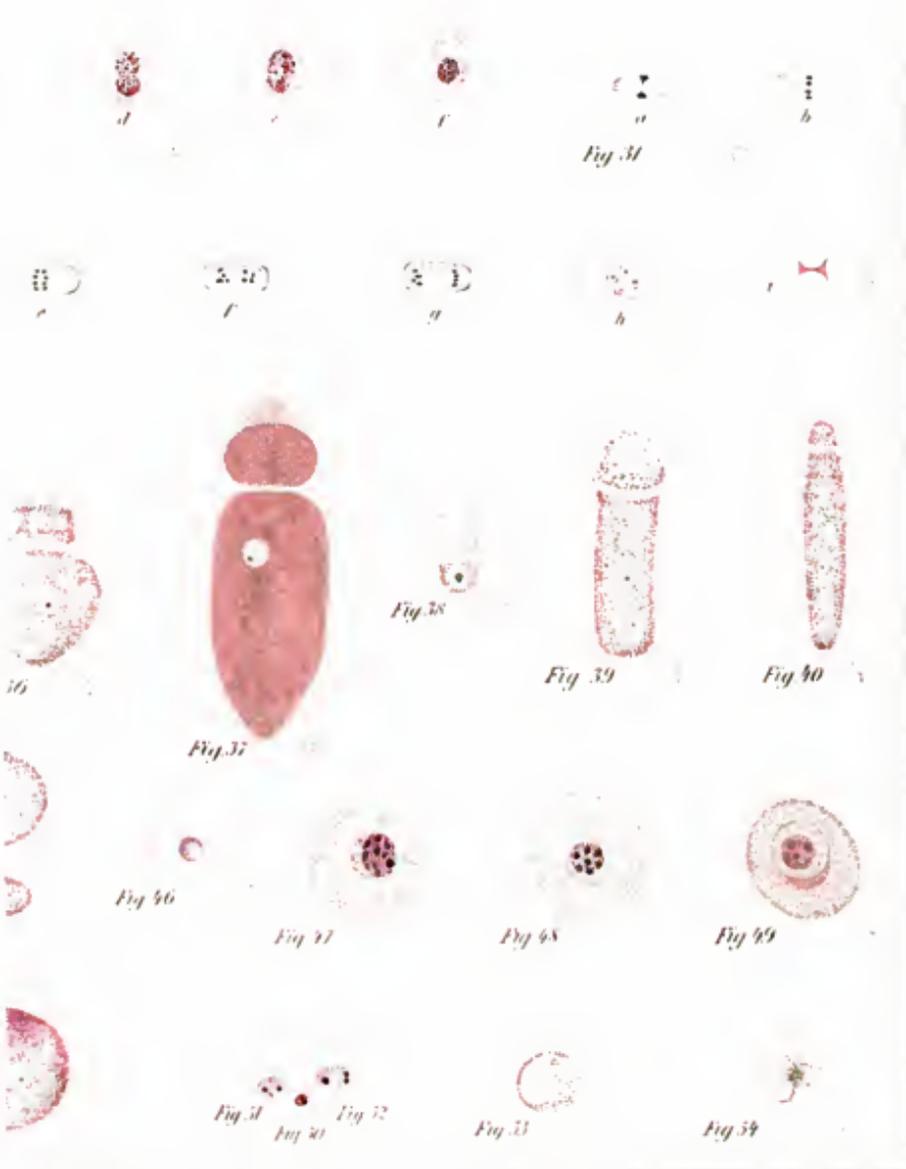




Fig. 55



Fig. 56



Fig. 57



Fig. 58



Fig. 59



Fig. 60



Fig. 62



Fig. 66



Fig. 65



Fig. 67

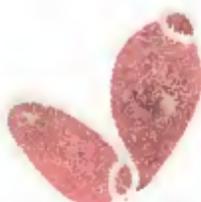


Fig. 74



Fig. 75



Fig. 76



Fig. 77



Fig. 78

Fig. 6



Fig. 61



Fig. 62



Fig. 63



Fig. 64



Fig. 65



Fig. 66



Fig. 67



Fig. 68



Fig. 69



Fig. 70



Fig. 71



Fig. 72



Fig. 73



Fig. 74



Fig. 75



Fig. 76

*Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

## Ein Überblick über die neuere Diatomeenlitteratur.

Von

**H. Klebahn** (Hamburg).

Hierzu 77 Textfiguren.

---

Kaum eine Klasse der niederen Organismen, deren Kenntnis das Mikroskop vermittelt, hat so lange und so dauernd das Interesse zahlreicher Beobachter in Anspruch genommen, wie die Diatomeen, oder wie sie richtiger genannt werden, die Bacillariaceen. War und ist noch heute bei vielen ihrer Liebhaber zunächst die Freude an der Zierlichkeit ihrer Gestalt und der Struktur ihrer Membran die Veranlassung zur Beschäftigung mit denselben, sodann auch das bereits wissenschaftliche Bestreben, der Mannigfaltigkeit der Formen Herr zu werden und sie übersichtlich im System zu ordnen; so haben daneben, und namentlich in neuerer Zeit, denkende Forscher versucht, zu einem Verständnis der auffälligen Formen zu gelangen und über die eigenartigen und wunderbaren Lebensvorgänge dieser Organismen und ihre Bedeutung im Naturganzen Licht zu verbreiten.

Die nachfolgende Darstellung bezweckt, einen Bericht über die wichtigsten neueren Erscheinungen auf diesem Gebiete und damit zugleich eine Übersicht des gegenwärtigen Standes der Kenntnis dieser Verhältnisse zu geben. Sollten hier und da Lücken geblieben sein, so möge das die Reichhaltigkeit des Stoffes und die Kürze der zur Verfügung stehenden Zeit entschuldigen; eine absolute Vollständigkeit anzustreben, war von vorn herein nicht beabsichtigt<sup>1)</sup>.

---

<sup>1)</sup> Die Arbeit ist ein in erweiterter Form auf Wunsch des Herrn Herausgebers für das Archiv für Protistenkunde bearbeiteter Bericht über einen im naturwissenschaftlichen Verein zu Hamburg im März 1902 gehaltenen Vortrag.

### Bau der Membran.

Mit dem Bau der Membranen der Diatomeen hat sich in den letzten Jahren besonders O. MÜLLER beschäftigt. Da die in Betracht kommenden Strukturen zum großen Teile an der äußersten Grenze des Auflösungsvermögens der Mikroskope liegen, ist die richtige Deutung derselben sehr schwierig, und es muß damit gerechnet werden, daß die gewonnenen Deutungen nicht immer unbedingt richtig sind; doch sind gerade die Arbeiten MÜLLER's durch große Sorgfalt in der Beobachtung und strenge Kritik vorteilhaft ausgezeichnet.

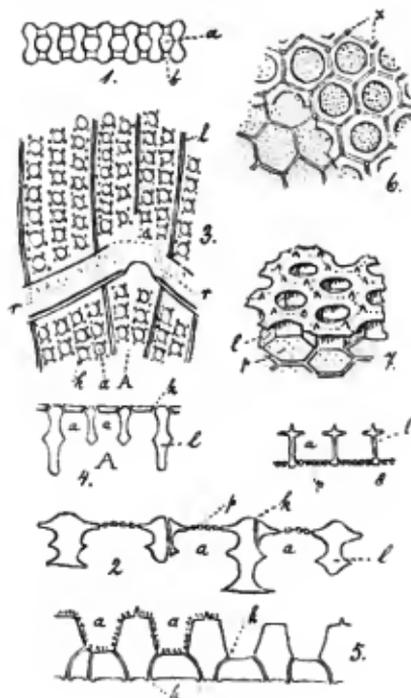


Fig. 1—8.<sup>1)</sup>

Kammern und Poren. Nach MÜLLER's Auffassung sind verschiedenartig ausgebildete Kammern, sowie Poren, Porenkanäle und porenähnliche Tüpfel (Poroiden) in der Membran

<sup>1)</sup> Die Figurenerklärungen sind am Ende der Arbeit zusammengestellt.

mancher Diatomeen vorhanden. Die bekannte Perlenstruktur von *Plenosigma* beruht auf dem Vorhandensein winziger rundlicher Hohlräume (Kammern, Fig. 1a) innerhalb der Membran, die nach außen und nach innen durch etwas kleinere Öffnungen (b) mit der Außenwelt, bezugsweise dem Lumen der Zelle, kommunizieren. Bei *Isthmia nervosa* (Fig. 2) werden an der Innenseite der Membran durch in das Lumen der Zelle vorspringende Leisten (l) größere und in diesen kleinere Kammern (a) gebildet, die mit dem Lumen offen kommunizieren. In der dünnen Membran, welche diese Kammern nach außen abgrenzt, sind sehr feine Täpfel (Poroiden, p) vorhanden; außerdem finden sich Porenkanäle (k), welche besonders in den vorspringenden Leisten die Membran durchsetzen. Ähnlich ist der Membranbau bei *Epithemia Hyndmanni* (Fig. 3 u. 4): größere Kammern (A), durch Querriefen der Schalen (l) gebildet, darin kleinere runde (a), die als Perlen erscheinen; endlich im Umkreise der letztgenannten je etwa vier Porenkanäle (k), die erst bei stärkster Vergrößerung sichtbar werden. Auch die bekannte Riefenstruktur von *Pinnularia* (Fig. 17 u. 18) beruht auf dem Vorhandensein von Kammern auf der Innenseite der Membran (a). Hier sind Poren bisher nicht beobachtet worden.

Seltener befinden sich die Kammern auf der Außenseite der Membran. So hat *Eupodiscus Argus* (Fig. 5) tassenförmig von außen eindringende Kammern (a), von deren Grunde aus einige Porenkanäle (k) in das Zelllumen eindringen. In ähnlicher Weise werden die sechseckigen Kammern von *Triceratium Favus* (Fig. 6–8) durch außen der Zellwand aufgesetzte Leisten (l) von T-förmigem Querschnitte gebildet. Am Grunde der Kammern sind Poroiden (p) vorhanden. Porenkanäle finden sich in der Leiste, die wie ein Grat den Rand der Zelle umgibt. Neuerdings vermutet MÜLLER auch, wenigstens zur Zeit der Entstehung der Membran, einen Porenkanal in jeder der senkrecht zur Membran stehenden Kanten der sechseckig prismatischen Kammern dieser Species (bei x).

Es ist von vorn herein klar, wie MÜLLER hervorhebt, daß die Funktion dieser verschiedenartigen Einrichtungen eine mannigfaltige sein wird, wenngleich selbstverständlich alle diese Einrichtungen den letzten Endzweck haben, der betreffenden Art die möglichst günstigen Lebensbedingungen zu schaffen. Andererseits kann es nicht wunder nehmen, wenn bei so schwierig zu deutenden Strukturen die Ansichten der verschiedenen Beobachter über ihren Bau und namentlich über ihre Funktion nicht unbedeutend von einander abweichen. Es erscheint wünschenswert, auf die Anschauungen

über diese Funktionen näher einzugehen und im Zusammenhange damit noch einige Strukturen kennen zu lernen, die spezielleren Funktionen angepaßt sind.

Über die Bedeutung und die Verbreitung der durchgehenden Poren und der Poroiden, die nur tüpfelartige Membranverdünnungen sein sollen, besteht eine Meinungsverschiedenheit zwischen FR. SCHÜTT und O. MÜLLER. Der erstgenannte Forscher möchte auch die Poroiden für echte durchgehende Poren halten und ist geneigt, die Membran derjenigen Diatomeen, an denen eine sichtbare Struktur nicht vorhanden ist, so lange für porös zu halten, bis das Gegenteil erwiesen ist. MÜLLER dagegen hält an dem eben aufgestellten Unterschiede zwischen Poren und Poroiden fest; letztere lassen nach MÜLLER's Auffassung nur Diosmose zu, durch erstere tritt das Plasma an die äußere Oberfläche der Membran, um hier irgend eine Funktion auszuüben. Physikalische Gründe sprechen nach MÜLLER dafür, daß Poren, die dem Protoplasma den Durchtritt gestatten, oberhalb der Grenze des mikroskopischen Unterscheidungsvermögens liegen müssen. In zu engen Poren würde infolge der Molekularkräfte eine kapillare Plasmabewegung nicht mehr möglich sein; deshalb schätzt MÜLLER die untere Grenze für die Porenweite, da der Radius der molekularen Wirkungssphäre nach PLATEAU und QUINCKE  $0,055 \mu$  beträgt, auf etwa  $0,2 \mu$ . Die obere Grenze ist schwieriger zu bestimmen. Entscheidend ist der Umstand, daß im Inneren des Protoplasmaschlauchs der Zellen, wie durch plasmolytische Versuche gezeigt worden ist, ein sehr starker Turgordruck herrscht. Durch zu weite Poren würde also, und namentlich, wenn die ganze Membran wie bei *Pleurosigma* siebartig durchbrochen ist, das Protoplasma nach außen getrieben werden und dadurch verloren gehen. Porenkanäle können indessen etwas weiter sein als „Nadelstichporen“; die Beobachtung ergibt eine obere Grenze ihrer Weite von  $0,5$  bis  $0,6 \mu$ .

Darüber, daß durch die Poren und Porenkanäle das Protoplasma bis an die Außenfläche der Zellmembran gelangt, besteht Übereinstimmung zwischen MÜLLER und SCHÜTT. Unter den Funktionen, die dieses Plasma zu verrichten hat, werden Diffusion der Nährstoffe, Gallert- und Stielbildung, Beteiligung an der Membranbildung und Ortsbewegung besonders in Betracht kommen.

Gallertporen. Für *Melosira undulata* hat MÜLLER früher gezeigt, daß die Gallertstiele bald an dieser, bald an jener Stelle der Membran entstehen können, so daß also hier das durch die Porenkanäle dringende Protoplasma verschiedene Funktionen ausüben

kann, bald die Stielbildung, bald, wenn es dieser nicht dient, Diffusion im Dienste des Stoffwechsels.

Dagegen sind bei anderen Diatomeen ganz bestimmte Poren der Gallertauscheidung angepaßt. Diese „Gallertporen“ finden sich in geringer Zahl und an ganz charakteristischen Stellen, namentlich bei den in Zickzackbändern, Sternen oder ähnlichen Verbänden vorkommenden Diatomeen, und durch ihre Vermittelung werden die kleinen Gallertpolster angeschieden, welche die Zellen zu den erwähnten Verbänden vereinigen. So hat z. B. *Diatoma* (Fig. 9) zwei Gallertporen, je einen (g) auf jeder Schale an einem Ende gelegen, in der Regel in diagonaler Gegenüberstellung entsprechend

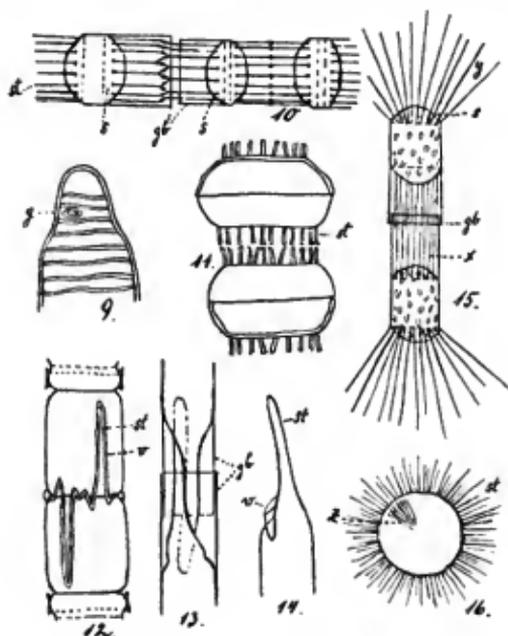


Fig. 9 - 16.

dem Zickzackverbände der Zellen in den Ketten, seltener so, daß beide Poren an demselben Zellenende liegen. Ähnlich verhält sich *Fragilaria virescens*. Dagegen hat *Licmophora* nur an einer Schale einen Porus, *Synedra* an beiden Polen beider Schalen, *Tabellaria* an einem oder beiden Polen beider Schalen und außer-

dem noch einen Porus in der Mitte der Schalen, der nach MÜLLER die Kittsubstanz absondert, welche benachbarte Zellen mit den Schalen zusammenhält. Bei *Grammatophora* findet sich an jedem Ende beider Schalen ein Porus und an dem einen Ende außerdem ein Dorn, der der nur hier vorhandenen Gallerte zur Stütze dient.

„Extramembranöses“ Protoplasma. Die Beteiligung des durch die Durchbrechungen der Zellwand nach außen gelangenden Protoplasmas an der Membranbildung hat in letzter Zeit eine lebhafte Diskussion hervorgerufen. Für die centrifugalen Membranfortsätze gewisser Peridineen (Flügel von *Ornithocercus*) hat FR. SCHÜTT überzeugend nachgewiesen, daß sie durch Anfügen neuer Teile an ihrem Rande, also in centrifugaler Richtung, wachsen, und er findet die einfachste Erklärung für diese Art des Wachsens in der Annahme eines extramembranösen Plasmas, das er in einigen Fällen an fixierten und gefärbten Präparaten auch gesehen zu haben glaubt. Es lag gewiß nahe, diese Theorie des centrifugalen Membranwachstums durch extramembranöses Plasma auch auf die den Peridineen verwandten und mit mannigfaltigen Membrandurchbrechungen versehenen Diatomeen anzuwenden und die Entstehung der centrifugalen Wandverdickungen derselben in gleicher Weise zu erklären. O. MÜLLER hat aber, ohne das Vorkommen extramembranösen Plasmas bei den Diatomeen zu bestreiten, sich gegen das centrifugale Membranwachstum und gegen die Beteiligung des extramembranösen Plasmas beim Membranbau dieser Organismen ausgesprochen.

Centrifugale Membranfortsätze. Bei *Skeletonema costatum* (Fig. 10) werden die Schalen (s) der benachbarten Zellen eines Fadens durch Kränze paralleler Kieselstäbchen (st) verbunden. SCHÜTT glaubte anfangs für diese die Entstehung durch centrifugales Wachstum mittels extramembranösen Plasma annehmen zu müssen, das allerdings insofern nicht im strengsten Sinne extramembranös wäre, als es sich in dem von den Gürtelbändern (gb) der Mutterzellen nach außen abgeschlossenen Intercellularraume zwischen den beiden benachbarten Schwesterzellen befände. G. KARSTEN hatte sich, ohne Gründe anzugeben, für intercalares Wachstum ausgesprochen. Dies weist SCHÜTT zurück. Er kommt dann aber bei weiterer Erörterung der Verhältnisse selbst zu der Überzeugung, daß der Aufbau dieser Stäbchen nicht erst nach der Ausbildung der Schale und nicht centrifugal stattfindet, sondern simultan, und stellt sich damit im wesentlichen auf den Standpunkt, den O. MÜLLER nie verlassen hatte. SCHÜTT hält es für nötig, bei diesen Organismen

streng zu unterscheiden zwischen Zellteilung, Zelltrennung und Membranbildung. Bei *Skeletonema* sind die Zwischenstadien der Entwicklung noch nicht genügend bekannt. Bei anderen Diatomeen von ähnlichem Verhalten, die SCHÜTT inzwischen untersucht hat (*Guinardia*, *Leptocylindrus*, *Rhizosolenia*, Fig. 13, 14), findet nach der Zellteilung zunächst eine Trennung der Protoplasmen der Tochterzellen und eine Entfernung derselben von einander innerhalb der Gürtelbänder statt, dann wieder eine Annäherung, welche die Entstehung von Plasmaverbindungen zwischen den beiden Zellen zur Folge hat. Wenn darauf die Membranbildung beginnt, so entstehen die centrifugalen Membranfortsätze aus den Plasmaverbindungen, und zwar gleichzeitig mit der übrigen Membran oder sogar vor derselben. Daß Protoplasmaverbindungen zwischen den im übrigen getrennten Hauptmassen der Protoplasmen der Tochterzellen die Hauptrolle bei dem Aufbau der centrifugalen Membranfortsätze dieser Diatomeen spielen, wird ganz besonders durch neuere Beobachtungen von O. MÜLLER gestützt. MÜLLER untersuchte *Stephanopyxis Palmeriana* (Fig. 11), bei der die benachbarten Zellen in ähnlicher Weise durch Stäbchen oder Stacheln in Verbindung gehalten werden, wie bei *Skeletonema*, und fand, daß diese Stäbchen (st) hohle und geflügelte Röhren sind. Auch bei *Skeletonema costatum* (Fig. 10) gelang es ihm dann, zu zeigen, daß die Stäbchen hohl seien. Endlich machte er auch die oben schon erwähnten Porenkanäle in den Wänden der Kammern von *Triceratium Favus* (Fig. 6) wahrscheinlich. Man wird MÜLLER zustimmen können, wenn er annimmt, daß diese Kanäle im Leben Protoplasma enthalten, und daß durch die Thätigkeit dieses Protoplasmas diese Membranfortsätze, die demnach kaum noch als centrifugale Membranverdickungen aufgefaßt werden können, entstanden sind. Auf Grund dieser Anschauungen giebt MÜLLER auch eine sehr plausible Theorie über die Entstehung der Kammern und des Grates von *Triceratium*. Den in diesen Röhren enthaltenen Protoplasmaverbindungen zwischen den benachbarten Zellen schreibt MÜLLER aber noch eine weitere Funktion zu. Indem sie die Protoplasmen der benachbarten Zellen in Verbindung setzen, vereinigen sie die Zellen eines Fadens gewissermaßen zu einem vielzelligen Organismus. Dadurch werden gewisse Funktionen, die der Faden als Ganzes ausübt, dem Verständnis etwas näher gerückt. Bei *Skeletonema* (Fig. 10) und *Stephanopyxis* (Fig. 11) lassen sich derartige Funktionen zwar einstweilen nicht angeben, wohl aber findet sich dergleichen bei einigen *Melosira*- und *Chaetoceros*-Arten (Fig. 12 u. 45), bei denen allerdings

wiederum die Protoplasmaverbindungen noch nicht nachgewiesen sind. Bei den in Betracht kommenden Arten sind nämlich die Endzellen der Fäden anders ausgebildet als die übrigen Zellen, und wenn sich ein Faden nach voraufgehendem Längenwachstum teilt, werden an der Bruchstelle durch Zellteilung Zellen vom Bau der Endzelle ausgebildet. Bei *Melosira grannlata* z. B. (Fig. 12) sind die Endzellen durch den Besitz von Stacheln (st) ausgezeichnet, die bei der Entstehung der betreffenden Zellen in entsprechenden Rinnen (v) der Schwesterzelle liegen; die übrigen Zellen des Fadens entbehren dieser Gebilde.

Die Entstehung derartiger Membranfortsätze ist von SCHÜTT bei *Leptocylindrus danicus*, *Ceratanlina Bergouii*, *Rhizosolenia Hensenii*, *setigera* und *alata* (Fig. 13 u. 14) genauer verfolgt worden, und gerade durch diese Untersuchungen ist SCHÜTT zu der Überzeugung gelangt, daß die Fortsätze nicht centrifugal entstehen, sondern simultan oder sogar so, daß zuerst die Membran der Fortsätze (st) sich ausbildet, dann erst die Scheide (v), mit welcher die Schwesterzelle die Fortsätze umschließt. Die Membran erhält also hier erst nach und nach ihre volle Ausbildung und Ausgestaltung, und man kann mit SCHÜTT von einem „stückweisen Ausbilden der Membran“ reden.

Alle diese Gebilde entstehen in dem Intercellularraume zwischen den beiden Tochterzellen und innerhalb der Gürtelbänder (gb) der Mutterzelle, und sie weisen auch nach ihrer Vollendung noch durch ihre Lage und Richtung auf diesen Ursprung hin. Eine besondere Stütze für die Meinung, daß derartige Bildungen durch centrifugales Membranwachstum entstünden, bildeten aber bisher diejenigen Diatomeen, bei denen die Fortsätze eine solche Richtung haben, daß sie nicht innerhalb der Gürtelbänder Platz finden. Für mehrere Arten, nämlich *Botellus marinus*, *Corethron hystrix* (Fig. 15) und *columna*, hat nun SCHÜTT aber gezeigt, daß die Stacheln gleichfalls im Schutze der Gürtelbänder (gb) der Mutterzelle entstehen, also zunächst eine mehr oder weniger parallele Richtung (x) haben, und daß sie sich erst später spreizen (y), wenn die neu gebildete Schale (s) durch das Wachsen der Zelle bis an den Rand des Gürtelbandes vorgerückt ist. Es ist anzunehmen, daß in diesen Fällen entweder die ganze Schale oder eine bestimmte Region derselben erst zuletzt ihre definitive Ausbildung erlangt; wenigstens ist dies wahrscheinlicher als die Annahme, daß die Stacheln mit einer gewissen Spannung angelegt werden, die nach dem Freiwerden derselben aus dem Gürtelbande sich ausgleicht und ihnen dadurch die

definitive Richtung verleiht. Auch der sternförmig strahlende Stachelkranz (st) von *Gossleriella tropica* (Fig. 16) scheint in völlig zurückgeklapptem Zustande (z) zu entstehen.

So bleiben zuletzt nur die *Chaetoceros*-Arten (Fig. 44 u. 45) übrig, bei denen die Hörner (h) nicht in der eben beschriebenen Weise innerhalb der Gürtelbänder entstehen, sondern frei in das umgebende Wasser hinein wachsen. Bei der Ausbildung dieser Hörner, die hohl und mit Protoplasma gefüllt sind, dürfte es sich wohl um ein Flächenwachstum der Membran handeln. Doch sind genauere Untersuchungen über die Entstehung dieser Gebilde noch anzustellen; namentlich die Membraufortsätze, die sich in einigen Fällen wieder auf den Hörnern befinden, bieten dem Verständnis noch einige Schwierigkeiten.

Was die Bedeutung dieser horn- oder stachelartigen Fortsätze betrifft, so dürften sie in einigen Fällen den Zellen einen gewissen Schutz gewähren. In erster Linie aber wird man in denselben Vorrichtungen zu sehen haben, welche durch erhebliche Vergrößerung der Zellenoberfläche im Verhältnis zum Volumen die Schwebefähigkeit der erwähnten, im Plankton lebenden Organismen erhöhen. Die der Erleichterung des Schwebens dienenden Gestalts- und Strukturverhältnisse sind von SCHÜTT im „Pflanzenleben der Hochsee“ eingehend besprochen worden, und es möge an dieser Stelle dieser Hinweis genügen.

### Ortsbewegung.

An die oben erwähnten Poren und Porenkanäle sind auch diejenigen Membrandurchbrechungen anzureihen, die mit der Ortsbewegung der Diatomeen in Zusammenhang stehen, und vielleicht darf man sie als phylogenetisch aus einfachen Poren hervorgegangen ansehen. Sicher nachgewiesen ist die Ortsbewegung nur bei einem Teile der pennaten Diatomeen, denen, die eine „echte Raphe“ besitzen. Indessen ist einstweilen die Frage noch offen zu lassen, ob nicht vielleicht auch bei anderen, namentlich centrischen Formen, das durch die Poren vordringende Plasma in irgend einer Weise Ortsbewegung bewirken könnte.

Die wichtigsten und gründlichsten Arbeiten über die Raphe und über die Bewegungserscheinungen der Diatomeen verdanken wir ebenfalls O. MÜLLER. Außer MÜLLER haben HAUPTFLEISCH, BÜTSCHLI und LAUTERBORN Beiträge zur Kenntnise dieser Verhältnisse geliefert, und namentlich der letztgenannte Autor hat von denen



bildenden Knoten in das Innere der Zelle führen und in der Tiefe mit einander in Verbindung stehen (z); im Endknoten ist außer dem Endknotenkanal ein propellerähnliches Gebilde (pr) an der Innenseite der Wand entwickelt. Übersichtlicher ist der Bau der „Kanalraphe“ von *SURIRELLA* (Fig. 20 und 21), der namentlich von LAUTERBORN geschildert worden ist. Hier verläuft die Raphe (r) nicht in der Mittellinie (m) der Schale, sondern jede Schale hat zwei Raphen (r) am Rande der beiden zu ihren Seiten befindlichen Flügel (f). In diesem Rande befindet sich ein Kanal, der sich nach außen durch einen sehr feinen Spalt (sp) der Länge nach öffnet; nach innen steht der Kanal von Strecke zu Strecke durch einen rippenartigen Kanal (x) mit dem Zelllumen in Verbindung. Die rippenartigen Kanäle, die mit einfachen Membranplatten (y) abwechseln, geben dem Flügelssaume der Schale das zierliche gefensterete Aussehen. Eine Kanalraphe haben auch die Nitzschieen, während sich die Naviculoiden und Achnanthoniden mehr oder weniger eng an *Pinnularia* anzuschließen scheinen.

Als Ursache der Bewegung nahm bereits M. SCHULTZE durch die Raphe aus der Schale hervortretendes Protoplasma an, das vielleicht in Gestalt von Geißeln, die nachzuweisen allerdings nicht gelang, die Fortbewegung bewirke. Diese „protoplasmatische“ Theorie, an der gegenüber der 1849 von NÄGELI aufgestellten „osmotischen“ auch PFITZER festhielt, ist in neuerer Zeit besonders von O. MÜLLER vertreten und wissenschaftlich weiter begründet worden. Allerdings handelt es sich nicht um Geißeln; der Versuch, solche nachzuweisen, den neuerdings noch HAUPTFLEISCH unternahm, dürfte, wie MÜLLER gezeigt hat, als mißlungen und auf falscher Deutung der Beobachtungen beruhend anzusehen sein. MÜLLER nimmt vielmehr an, daß bei *Pinnularia* durch den Endknotenkanal, wobei die erwähnte Propellereinrichtung eine Rolle mitspielt, Protoplasma an die Oberfläche der Zellmembran gelangt und dann im äußeren Teile des Raphenspaltes und an der Außenfläche der Membran zu beiden Seiten neben demselben nach dem Centralknoten hinströmt, wo es durch den Centralknotenkanal in das Innere der Zelle zurückgelangt. Wenn dies so der Fall ist, so muß durch die Reibung des Protoplasmas an dem angrenzenden Medium, das in der Regel Wasser ist, wie MÜLLER, sich auf die FROEDE'sche Formel über den Reibungswiderstand stützend, gezeigt hat, eine Bewegung der Diatomeenzelle zu stande kommen, deren Geschwindigkeit von der Geschwindigkeit der Protoplasmaströmung abhängig ist. Es ist dabei prinzipiell gleichgültig, ob das aus der Raphe hervortretende

Protoplasma direkt auf das angrenzende Medium (Wasser) einwirkt, oder ob es ihm etwa anhaftende Gallertteilchen in Bewegung setzt und durch diese indirekt auf das Wasser wirkt. Das Vorhandensein eines Stromes, der vom Endknoten nach dem Centralknoten längs der Raphe verläuft, ist aber durch Anwendung von Tuscheemulsion oder dergleichen leicht zu erweisen und wird auch von den Gegnern der MÜLLER'schen Anschauung zugegeben. (Der Strom der Tuschekörnchen und seine Richtung ist in Fig. 17 angegeben. Die Pfeile an den Enden bezeichnen die Bewegungsrichtung der Zelle.) Bei den mit Kanalaraphe versehenen Diatomeen würde in ähnlicher Weise das in der Raphe strömende durch den Spalt hervortretende Protoplasma die Bewegung vermitteln.

Diese von MÜLLER entwickelte Anschauung hat anfangs durch BÜTSCHLI und LAUTERBORN lebhaften Widerspruch erfahren. BÜTSCHLI glaubte bei Versuchen mit *Pinnularia* in Tuscheemulsion einen „Gallertfaden“ (Fig. 17gf) bemerkt zu haben, der, wie es schien, aus der vorderen Centralknotenöffnung mit einer großen Kraft nach rückwärts hervorgestoßen wurde und durch den Rückprall die Bewegung der Zelle bewirkte. MÜLLER bestritt, daß der in Tuscheemulsion thatsächlich zu stande kommende Faden eine gallertige oder andere aus dem Zellinneren stammende substantielle Grundlage habe, und suchte seine Entstehung durch Verklebung der an dem strömenden Plasma haftenden und beim Eintritt des letzteren in die Centralknotenöffnung sich loslösenden Tuscheteilchen zu erklären. LAUTERBORN verteidigte die Anschauungen seines Lehrers BÜTSCHLI gegen O. MÜLLER, sah sich aber in seiner letzten Publikation genötigt, die Möglichkeit der Bewegung der Diatomenzelle durch eine längs der Raphe strömende Substanz zuzugeben. Daneben versuchte er allerdings, auch dem „Gallertfaden“ noch eine Rolle zu retten, indem er auf das Prinzip der „hydraulischen Reaktion“ oder des „Wasserpralls“ hinwies, mit Hilfe dessen durch geeignete Maschinen selbst Panzerschiffe in Bewegung gesetzt werden können (Ruthven). MÜLLER hat auch diesen Einwand LAUTERBORN's durch rechnerische Verhältnisse auf Grund einer Formel aus der Mechanik zurückzuweisen versucht, indem er zeigte, daß eine aus dem Centralknotenkanal hervorgestoßener Gallertfaden oder eine entsprechende Flüssigkeit eine 18,5 mal so große Geschwindigkeit haben müßte wie die bewegte Diatomee, während die Plasmaströme auf der Raphe nur die 1,5fache Geschwindigkeit zu erreichen brauchen. Wenn es hiernach scheint, als ob die Anschauungen MÜLLER's der Wahrheit am nächsten kommen — auch G. KARSTEN und W. BENECKE haben sich im Sinne

der MÜLLER'schen Ansichten ausgesprochen —, so soll damit nicht behauptet sein, daß die bisher vorgetragenen Anschauungen den Stoff nach jeder Beziehung erschöpfen; jedenfalls ist eine Reihe von Punkten noch weiterer Erforschung bedürftig. Das durch die Raphe vordringende Protoplasma ist mikroskopisch noch nicht nachgewiesen. Ob wirklich Protoplasma in der Raphe strömt, ist zwar für MÜLLER's Theorie nebensächlich; es genügt, wenn eine in Bewegung befindliche Substanz vorhanden ist. Von dem Ban der Raphe eine klare Vorstellung zu gewinnen, ist selbst nach MÜLLER's eingehender Beschreibung sehr schwierig, und es ist mir nicht klar geworden, ob wirklich alle Einzelheiten mit genügender Sicherheit festgestellt sind. So läßt z. B. MÜLLER die Frage noch offen, ob die Raphe ganz oder teilweise durch das Zusammenschließen ihrer einander gegenüberliegenden Wände verschlossen wird. Ist sie ein durchweg durchgehender Spalt, so versteht man die Notwendigkeit besonderer Centralknotenkanäle und Endknotenkanäle nicht, da das Plasma direkt durch die Raphe vor und zurückfließen könnte. Ist sie durch das mittlere Blatt geschlossen und in zwei Teile, einen Außenkanal und einen Innenkanal, geteilt (Fig 19ak und ik), wie MÜLLER anzunehmen scheint, so steht das außen fließende Protoplasma auf der weiten Strecke zwischen End- und Centralknoten außer direktem Kontakt mit dem Innenplasma; zudem versteht man nicht, wozu der Spalt da ist, wenn er stellenweise durch Zusammenstoßen seiner Wände als geschlossen angesehen werden muß. Nach MÜLLER's Anschauung fließt das Protoplasma im Außenkanal vom Endknoten nach dem Centralknoten hin, im Innenkanal vom Centralknoten zum Endknoten zurück (Fig. 19). Der innere Strom ist zwar ein Postulat, das sich aus dem Vorhandensein des äußeren ergibt; doch könnte der Rückstrom einfach im Lumen der Zelle erfolgen; die enge innere Spalthälfte der Raphe erscheint keineswegs als ein dazu besonders geeigneter Weg. Das innen strömende Protoplasma ist natürlich noch viel schwieriger nachzuweisen als das außen strömende, und von irgend einer entsprechenden Bewegung im Innern der Zelle scheint noch nichts beobachtet worden zu sein. Endlich mag noch bemerkt sein, daß die für *Pinnularia* festgestellten Verhältnisse sich keineswegs unbedingt verallgemeinern lassen. Die Formen mit Kanalraphe, wie *Snirella*, entbehren der Knoten, das im Kanal fließende Plasma ist von Zeit zu Zeit mit dem Innenplasma in Verbindung gesetzt, und besondere Bahnen für den Rückfluß des Protoplasmas scheinen nicht ausgebildet zu sein. Ähnliches dürfte auch für die durch lebhaftere Bewegung ausgezeichneten Nitzschien gelten.

### Protoplasma, Zellkern und Chromatophoren.

Unter den Arbeiten, welche die Kenntnis des protoplasmatischen Zelleibes der Diatomeen in den letzten Jahren gefördert haben, ist in erster Linie die schon mehrfach citierte Arbeit LAUTERBORN's zu nennen. Dieselbe ist mit zahlreichen sehr sorgfältig ausgeführten Tafeln ausgestattet, und in der Darstellung fällt die thunlichst durchgeführte Kontrolle der an fixiertem Material gewonnenen Bilder durch Vergleichung mit den an gleichartigen lebenden Objekten sichtbaren Strukturen angenehm auf.

**Protoplasma.** Im Protoplasma glaubt LAUTERBORN, gemäß dem BÜTSCHLI'schen Anschauungen, eine Wabenstruktur zu erkennen. Außerdem findet er eine fädige Differenzierung, die bisher nicht beschrieben wurde. Bei *Pinnularia* wurden mehr oder weniger parallele, im wesentlichen längs verlaufende, bei *Surirella* nach allen Richtungen geschlängelte Fasern beobachtet. Mit diesen Fasern stehen auch die schon von PFITZER erwähnten Stäbchenpaare in Zusammenhang.

**Zellkerne.** Mit besonderer Sorgfalt hat LAUTERBORN die Zellkerne und ihre Teilung untersucht. Bei *Surirella calcarata* (Fig. 22—23) liegt in der Bucht des nierenförmigen Kerns das von BÜTSCHLI entdeckte und schon im Leben deutlich sichtbare Centrosom (Fig. 22, 23), um das sich bei der Kernteilung eine ebenfalls im Leben deutlich sichtbare Strahlung ausbildet, deren Fasern bis an den Kern und die Zellwand zu verfolgen sind (Fig. 23). Die Struktur des ruhenden Kerns, die Ausbildung der Chromosomen, die gebogene Fäden vorstellen, und die Längsteilung derselben zeigen keine Eigentümlichkeiten, die wesentlich von dem entsprechenden Verhalten anderer Zellkerne abweichen. In hohem Grade eigentümlich aber ist die Entstehung und das Verhalten desjenigen Gebildes, welches der achromatischen Spindel anderer sich teilender Zellkerne mehr oder weniger entspricht, und das von LAUTERBORN als „Centralspindel“ bezeichnet wird. Dasselbe entsteht außerhalb des Kerns neben und vielleicht aus dem Centrosom, zunächst als winziges Pünktchen (Fig. 23), vergrößert sich aber bald zu einer flachen runden Scheibe (in Fig. 24 unter dem Centrosom, von der schmalen Seite gesehen) und streckt sich dann, indem die beiden Scheibenflächen sich von einander entfernen, zu einem Cylinder (Fig. 25), an dessen Mantelfläche eine schwache Längsstreifung sichtbar wird. Der Cylinder dringt in einem Anfangsstadium der Streckung von der Seite her in den Kern ein, in dem sich inzwischen die Chromosomen ausgebildet haben (Fig. 26);

er stellt sich in der Richtung der Pervalvarachse ein und streckt sich weiter bis an die Peripherie der Kernhöhle, während sich die Chromosomen um ihn herum orientieren (Fig. 27) und sich zuletzt als centraler Kranz um seine Mitte anordnen (Fig. 28). Während dieser Vorgänge ist das Centrosom abhanden gekommen; es treten aber zwei neue seitlich an den Endflächen der Centralspindel auf (Fig. 27, 28), die, wie LAUTERBORN meint, aus einer hier von Anfang an wahrnehmbaren Verdickung hervorgehen (vergl. Fig. 25). Der

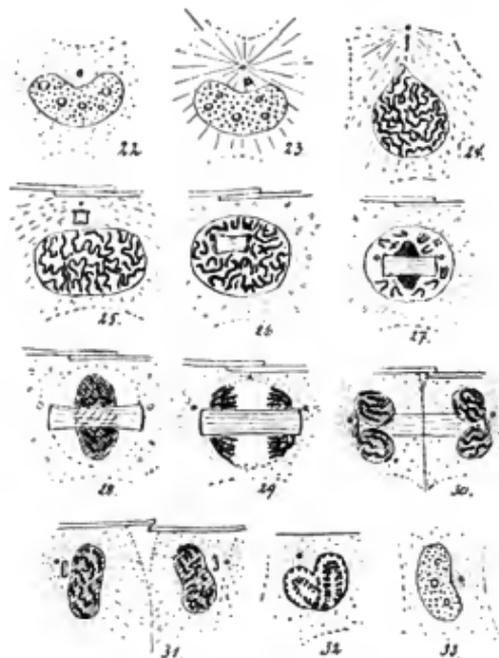


Fig. 22—33.

Chromosomenring bildet eine dichte unentwirrbare Masse, der eine Zählung der Chromosomen zur Unmöglichkeit macht (Fig. 28). Bei der Teilung des Ringes in der Metakinese und dem Fortrücken der Teile nach den Enden der Centralspindel gewahrt man keine an den Chromosomen ziehenden Fasern, wie sie bei der Teilung anderer Kerne beschrieben worden sind (Fig. 29). Vielmehr macht es den Eindruck, als ob die Chromosomenmasse zufolge einer ihr selbst inne-

wohnenden Kraft auf der Centralspindel weiter rücke. Diese von zoologischer Seite gemachte Beobachtung ist gegenüber den vielfach ausgesprochenen Anschauungen über ziehende in der Kernspindel zur Geltung kommende Kräfte sehr beachtenswert. Vor der Rekonstruktion der Tochterkerne wird durch die am Ende der Centralspindel angelangten Chromosomenmassen das letzte Ende der Centralspindel von dieser abgeschnürt, während der mittlere Teil immer undentlicher wird (Fig. 30). Die abgeschnürten Teile sind zuletzt auch verschwunden; vielleicht werden sie, wie LAUTERBORN meint, vom Centrosoma eingezogen.

Bei den übrigen von LAUTERBORN untersuchten Diatomeen (*Nitzschia sigmoidea*, *Pleurosigma attenuatum*, *Pinnularia oblonga*, *P. viridis*) verlaufen die Kernteilungsvorgänge im wesentlichen ähnlich; doch finden sich allerhand kleine Abweichungen. Das Centrosom wurde nicht überall gesehen. Die Chromosomen verklumpen nur bei *Pinnularia viridis* in ähnlicher Weise zu einem dichten Ringe, bei den anderen Arten bleiben sie getrennt. Die Entstehung und das Verhalten der Centralspindel sind im wesentlichen ebenso, und das Eindringen der Spindel in den Kern wurde namentlich bei *Pleurosigma attenuatum* sehr schön beobachtet. Dagegen bildet sich, und das ist sehr auffällig, bei diesen Arten, und zwar wiederum mit Ausnahme von *Pinnularia viridis*, um die Centralspindel herum aus der Masse des Kernes noch eine zweite, tonnenförmige Spindel, an der nun die Chromosomen sich ansetzen, und deren Fasern in der Mitte unterbrochen sein sollen. Merkwürdig ist auch, daß bei diesen Arten die an der Spindel gruppierten Chromosomen keinen geschlossenen Ring bilden, sondern einen solchen, der an einer Seite oder gar an zwei gegenüberliegenden Seiten (*Nitzschia*) unterbrochen ist, was LAUTERBORN mit den Raumverhältnissen in der Zelle in Zusammenhang bringt.

Nur erwähnt sei noch eine von LAUTERBORN erörterte Theorie, wonach sowohl das Centrosom nebst Centralspindel wie der Mikronucleus der Infusorien als reduzierte Zellkerne aufgefaßt und die mit Kern und Centrosom versehenen Zelle auf einen ursprünglichen zweikernigen Zustand, wie er sich nach SCHAUDINN bei *Amoeba binucleata* findet, zurückgeführt werden.

Gelegentlich seiner Untersuchungen über die Auxosporen hat auch KARSTEN einige Beobachtungen über die Kernteilung der Diatomeen mitgeteilt. KARSTEN bestätigt das Verhalten der Centrosomen, der Strahlung im Protoplasma, sowie das der Centralspindel und der Chromosomen in den wesentlichsten Punkten; seine Figuren erreichen

aber nicht die schematische Klarheit derjenigen LAUTERBORNs, und so wird der vergleichende Leser vor die Frage gestellt, ob nicht vielleicht LAUTERBORN etwas zu sehr schematisiert hat, oder ob KARSTEN's Abbildungen, die sich übrigens auch auf eine andere Art beziehen (*S. saxonica*), unter weniger günstigen Umständen entstanden sind.

VON KARSTEN liegen außerdem noch einige Beobachtungen über die Kernteilung von *Brebissonia Boeckii* vor, ebenso von mir über die von *Rhopalodia gibba*. Es wurden dabei zum Teil sehr eigenartige Bilder erhalten, die noch kaum eine befriedigende Deutung zulassen, und jedenfalls zeigt es sich, daß durchaus nicht in allen Fällen und namentlich nicht bei den kleineren Arten die Kernteilungsvorgänge sich genau so abspielen, wie sie LAUTERBORN dargestellt hat. Auch hier bleibt späterer Forschung noch ein weites Feld offen.

**Chromatophoren.** Von den übrigen Bestandteilen des Protoplasmas nehmen besonders die Chromatophoren das Interesse in Anspruch. Die Gestalt der Chromatophoren ist sehr mannigfaltig und für viele Arten in den neueren Arbeiten genau beschrieben, z. B. von MÜLLER für *Pleurosigma*, von LAUTERBORN für *Cymbella* und *Surirella* (Fig. 20, chr.) u. s. w.; es würde an dieser Stelle zu weit führen, darauf näher einzugehen. Bemerket sei noch, daß die Gestalt der Chromatophoren bis zu einem gewissen Grade für die Systematik mit verwertet werden kann. Die centrischen Diatomeen und die einfacheren Formen unter den pennaten haben in der Regel zahlreiche kleine körnchenartige Chromatophoren (*PFITZERS Coccochromaticae*), die höheren pennaten Formen haben meist eine oder zwei große Chromatophorenplatten, die mitunter (*Pleurosigma*, *Surirella*) einen sehr komplizierten Bau haben. Mitunter finden sich Pyrenoide in den Chromatophoren; in einigen Fällen (*Rhopalodia*) liegen pyrenoidartige Gebilde mehr oder weniger außerhalb der Chromatophoren.

Von anderen Inhaltsbestandteilen der Diatomeenzelle mögen die BÜRSCHL'schen Kugeln genannt sein, mit denen sich LAUTERBORN eingehender beschäftigt hat, ohne zu einem abschließenden Urteil zu gelangen. Sie sind unlöslich in Alkohol und Äther; sie speichern Farbstoffe; MILLON's Reagenz gab kein bestimmtes Resultat, u. s. w. Bei *Pinnularia oblonga* sind sie besonders groß, in der Zweifzahl vorhanden und liegen zu beiden Seiten der den Zellkern enthaltenden Protoplasmaabücke je in einer runden Vakuole, der ein kappenförmiger Protoplasmakörper ansitzt.

Farblose Diatomeen. Von großem Interesse ist die Erfahrung, daß es Diatomeen giebt, die der Chromatophoren entbehren, also saprophytisch sich ernähren müssen, und daß bei anderen Formen durch Veränderung der Ernährungsweise die Chromatophoren fast zum völligen Schwinden gebracht werden können. Schon F. COHN hatte farblose Diatomeen beobachtet; später sind dieselben aber nur selten erwähnt worden. W. BENECKE hat durch eine größere Arbeit neuerdings wieder das Interesse auf dieselben gelenkt. Er fand in der Kieler Förhrde zwei Arten, *Nitzschia putrida* und *N. leucosigma*, die völlig der Chromatophoren entbehren, im übrigen aber dieselben Zellenbestandteile haben, wie gefärbte Diatomeen, sich ebenso lebhaft bewegen und sich in organischer Nährlösung (BENECKE legte faulende Schlangensterne in das Kulturwasser) monatelang im Lichte wie im Dunkeln kultivieren ließen und sich dabei reichlich vermehrten. Nachdem die Aufmerksamkeit auf diesen Gegenstand gelenkt war, lag es nahe, auch nach Übergängen zwischen den farblosen, heterotroph sich ernährenden und den gefärbten autotrophen Diatomeen zu suchen. Schon aus MIQUEL'S Arbeit geht hervor, daß manche Diatomeen sich leichter bei Anwesenheit organischer Nahrung kultivieren lassen, also mixotroph sind. Auch KARSTEN war es aufgefallen, daß die Diatomeen über Schlick besser wachsen als über reinem Sande. Auf diese Verhältnisse macht BENECKE in der genannten Arbeit aufmerksam. KARSTEN ist es nun kürzlich gelungen, durch Änderung der Kulturflüssigkeit gewisse gefärbte Diatomeen in fast völlig farblose umzuzüchten. Es handelt sich um eine *Nitzschia*, und zwar *N. palea*. KARSTEN verwendete Nährlösungen, die Glycerin, oder Glycocol mit Traubenzucker, oder Asparagin mit Traubenzucker enthielten, und hielt die Kulturen teils im Lichte, teils im Dunkeln. Die Chromatophoren verkleinerten sich bei fortgesetzter Vermehrung der Diatomeen sehr bald, und zwar schneller in der Lichtkultur, in der die Zellteilungen häufiger erfolgten. Nach einigen Wochen waren sie bis auf kaum wahrnehmbare Pünktchen reduziert, indessen gelang es nicht, sie völlig zum Schwinden zu bringen. Diese fast farblosen Individuen waren ebenso lebhaft beweglich wie die normal gefärbten.

Eine andere Art der Entfärbung beobachtete KARSTEN in Kulturen, in denen durch faulende Blätter und dergl. Cellulosegärung hervorgerufen wurde. Hier trat die Entfärbung weniger durch Verminderung der Chromatophorengröße ein, als vielmehr durch ein Abblässen derselben. Wurden die auf die eine oder die andere Weise entfärbten Diatomeen in eine von organischen Stoffen freie Nährlösung

zurückgebracht, so bildeten sie im Lichte nach einiger Zeit wieder normal große und normal gefärbte Chromatophoren aus.

### Auxosporenbildung.

Ein ganz besonderes Interesse nimmt unter den Lebenserscheinungen der Diatomeen die Auxosporenbildung in Anspruch. Durch den eingeschachtelten Bau der Diatomeenmembran (vgl. Fig. 10, 13, 15, 19) wird bekanntlich bei jeder Zellteilung eine gewisse Verkleinerung der einen Tochterzelle gegenüber der Mutterzelle veranlaßt, und dadurch tritt im Laufe einer Reihe von Generationen eine erhebliche Größenverminderung der Mehrzahl der Individuen ein. Durch die Auxosporenbildung wird, wie MAC DONALD und namentlich PFITZER gezeigt haben, von Zeit zu Zeit das Normalmaß wieder hergestellt. Wir verdanken MIQUEL experimentelle Untersuchungen, durch die gezeigt wurde, wie *Melosira* und *Nitzschia* sich bei fortgesetzter Kultur (Reinkultur) verkleinerten und dann schließlich Auxosporen bildeten. *Nitzschia* sank z. B. in 200 Tagen bei 10 Überimpfungen in der Größe von 115 auf 98  $\mu$ . MIQUEL fand aber unter anderem auch, daß die kleinsten Individuen nicht mehr zur Auxosporenbildung schreiten; indessen kann man zweifeln, ob dieser Beobachtung Wert beizulegen ist, da sich die in der Reinkultur im engen Kulturgefäß gefundenen Verhältnisse nicht unbedingt auf das freie Leben übertragen lassen. Bei den auf asexuellem Wege ihre Auxosporen bildenden Diatomeen mag in erster Linie die Zellenverkleinerung auf die Auxosporenbildung hindrängen. Bei denjenigen Diatomeen aber, die in Verbindung mit der Auxosporenbildung sexuelle Vorgänge zeigen, sind unzweifelhaft noch andere Verhältnisse, wahrscheinlich Ernährungsverhältnisse und sonstige äußere Umstände auf Zustandekommen der Auxosporenbildung von Einfluß. Dies zeigen namentlich die von mir und auch von KARSTEN ausgeführten Messungen, welche ergaben, daß es keineswegs die kleinsten, oft sogar sehr verschieden große (Fig. 57) und manchmal der oberen Grenze der Zellengröße näher als der unteren stehende Individuen sind, die zur Konjugation und Auxosporenbildung schreiten.

Obwohl man kaum daran zweifeln kann, daß Auxosporenbildung bei sämtlichen Diatomeen vorkommt, ist dieselbe doch bisher nur bei einem Teil der Gattungen bekannt geworden, und nur in einer verhältnismäßig beschränkten Zahl von Fällen ist sie genau untersucht worden. Unter diesen kann man einen asexuellen Typus unterscheiden, in welchem es sich in der Regel nur um die Vergrößerungs-

erscheinungen der Zellen handelt, und einen sexuellen, in welchem die Vorgänge durch eine gleichzeitig stattfindende Befruchtung kompliziert werden.

### Asexuelle Typen der Auxosporenbildung.

Der asexuelle Typus findet sich namentlich bei den centriscen Diatomeen und außerdem bei einer geringen Zahl von pennaten Formen, und zwar solchen, die eine Pseudoraphe haben. Diese Formen entbehren, soweit wir wissen, sämtlich der Eigenbewegung, und das Vorkommen im Plankton, das für viele von ihnen die Regel ist, erschwert ihnen außerdem die Annäherung der Individuen, so daß das Fehlen der Sexualität durchaus verständlich wird. Auf diese Verhältnisse hat FR. SCHÜTT (1893) zuerst aufmerksam gemacht. Unter den centriscen Formen sucht SCHÜTT, und ich glaube, daß man ihm darin Recht geben muß, auch die ursprünglichsten Formen der Diatomeen. Als Grundtypus sieht er die „einfache cylindrische Büchsenform“ an, den von anderen sogenannten „Trommeltypus“, wie ihn *Cyclotella* (Fig. 34–36) in einfachen Zellen, *Melosira* (Fig. 37) in zu Fäden angeordneten Zellen noch ziemlich rein vorstellen. Und gerade diese Formen zeigen auch in Bezug auf die Auxosporenbildung die einfachsten Verhältnisse; hier ist der ganze Vorgang im wesentlichen eine „Verjüngung“, bei der das Protoplasma der Zelle, seine alte Membran abwerfend, sich eine neue, größere ausbildet.

Auxosporenbildung mit einfacher Verjüngung. Bei *Cyclotella* ist der Vorgang nicht genau untersucht. Wir besitzen nur Abbildungen von THWAITES und von SMITH (Fig. 34–36), welche zeigen, daß das Protoplasma die beiden Membranhälften von einander entfernt hat und zwischen ihnen zu einer größeren Zelle, der Auxospore (Fig. 34), angeschwollen ist, aus der dann, ähnlich wie es alle übrigen Fälle zeigen, die neue, größere Zelle (Fig. 36) hervorgeht. Genauer sind die Vorgänge bei *Melosira* (Fig. 37) bekannt. Hier wurden die Auxosporen 1833 von KÜTZING zuerst gesehen, und sie sind leicht zu beobachten, weil sie wie „Sporen“ am Ende oder im Zusammenhange der Fäden auftreten. Die beiden Membranhälften (s) schieben sich aus einander, das Protoplasma quillt zwischen ihnen hervor (x), schwillt zu einer Kugel (y) an, deren Durchmesser doppelt so groß wie der der Zelle oder noch größer wird, und umgibt sich mit einer schwach verkieselten Membran, dem Perizonium, bleibt aber mit einem Fortsatze in der einen, der älteren, Schale oder mit

zwei einander gegenüberliegenden Fortsätzen in beiden Schalen (Fig. 37) stecken. Innerhalb des Perizoniums bildet sich dann das Protoplasma zu der ersten vergrößerten Melosirazelle um, indem

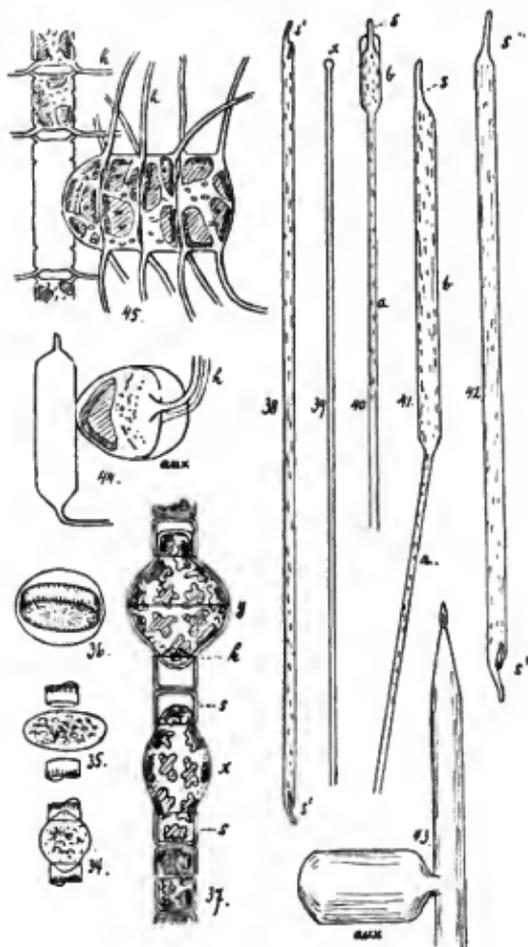


Fig. 34—45.

zunächst die eine Schale, (und vielleicht auch wenigstens die Anlage eines Gürtelbandes — dies scheint noch nicht genügend klargestellt zu sein) und dann die zweite Schale, beide halbkugelig und in engem

Kontakt mit dem Perizonium, angeschlossen werden. Diese erste Melosirazelle weicht durch ihre Kugelgestalt von der normalen Form ab. Bei der ersten Zellteilung entstehen zwei anfangs halbkugelige Zellen und erst bei den folgenden Zellteilungen werden normale Zellen gebildet; die beiden Zellen, welche die halbkugeligen Schalen geerbt haben, verschwinden bei weiterer Vermehrung bald in der Masse der regelmäßigen. Der Zellkern der Auxosporenmutterzelle wandert während der Auxosporenbildung von seinem festen Platze am Mittelpunkte der älteren Schale nach dem gegenüberliegenden Punkte der Auxospore (k), wie G. KARSTEN feststellte, und hier entsteht die erste Schale der neuen Zelle. Während der Wanderung sah KARSTEN eine geringe Gestaltsveränderung und mitunter zwei Nukleolen in dem Zellkern; weitere Veränderungen wurden nicht bemerkt, so daß also keinerlei Hindeutung auf Sexualität vorhanden ist.

An die Auxosporenbildung von *Melosira* und *Cyclotella* schließt sich die der übrigen centrischen Diatomeen, soweit sie bekannt ist, mehr oder weniger eng an. Bei *Terpsinoë musica* entsteht nach MÜLLER wie bei *Cyclotella* die Auxospore zwischen den beiden von einander entfernten Schalen der Mutterzelle, und sie bleibt mit einem Fortsatze, wie bei *Melosira*, in der älteren Schale stecken. Bei *Rhizosolenia alata* (Fig. 38—42) trennen sich nach SCHÜTT gleichfalls die beiden Membranhälften völlig von einander, anscheinend so, daß das gesamte Plasma sich aus der einen Membranhälfte zurückzieht und in der anderen bleibt, also keine Zellteilung eintritt. Das darauf an dem offenen Ende blasenförmig hervorquellende Plasma (Fig. 39x) umgibt sich mit einer Haut, die man dem Perizonium vergleichen kann, die aber nicht, wie bei *Melosira*, das gesamte Protoplasma, also auch den in der einen Membranhälfte bleibenden Teil des Protoplasmas umgibt, sondern sich unmittelbar an den Rand der Membranhälfte ansetzt und mit dieser ein Ganzes bildet. Indem der neugebildete Teil zugleich in die Dicke und in die Länge wächst, entsteht ein Gebilde, das aus einem dünnen cylindrischen Teile, der alten Membranhälfte (a. Fig. 40 u. 41) und aus einem zwei bis dreimal so dicken gleichfalls cylindrischen Teile, der Neubildung (b, Fig. 40 u. 41) zusammengesetzt ist, und das man zwar als Auxospore bezeichnen kann, doch nicht völlig mit demselben Rechte, wie die sich ganz mit einer neuen Membran umkleidenden Auxosporen von *Melosira* oder anderen Diatomeen. Diese Auxospore geht in eine „Vergrößerungszelle“ (SCHÜTT) über, indem sich in dem weiteren Teile eine mit dem charakteristischen Dorn, aber noch nicht mit Scheide versehene Schale (s) bildet und der außer-

halb dieser Schale gelegene Teil des Perizoniums abgestoßen wird. Die Vergrößerungszelle teilt sich; die beiden hierbei neugebildeten Schalen haben Dorn und Scheide (s'); so entsteht eine „Erstlingszelle“ mit ungleicher Schale (Fig. 42, s u. s') und eine sekundäre Vergrößerungszelle. Erstere zerfällt bei der nächsten Teilung in eine sekundäre Erstlingszelle und eine normale vergrößerte Zelle. Letztere stößt durch eine neue Schale mit Dorn, aber ohne Scheide den engen Teil ab und wird so auch zu einer Erstlingszelle, die sich weiter verhält, wie eben beschrieben wurde.

Wesentlich abweichend ist der Vorgang bei *Rhizosolenia Bergonii* (Fig. 43). Hier bleiben die beiden Membranhälften in Zusammenhang, aber die Membran wird seitlich „an der Gürtelbandnaht“ (SCHÜTT) von einer kleinen Öffnung durchbrochen, und hier tritt das Protoplasma in Gestalt einer kleinen Blase aus, die aber sehr bald zu einem weiteren Cylinder (aux) auswächst, der mit der Mutterzelle durch einen engen Kanal kommuniziert, und dessen Achse senkrecht zu der der Mutterzelle steht. In dieser cylindrischen „Auxospore“ werden dann Schalen gebildet, so daß Erstlingszellen entstehen u. s. w. Sehr ähnlich verhalten sich nach SCHÜTT die *Chaetoceros*-Arten (Fig. 44 u. 45), bei denen das Protoplasma gleichfalls durch eine kleine Öffnung an der Gürtelbandseite austritt, sich dann aber zu einer kugeligen Auxospore (Fig. 44, aux) gestaltet. Nachdem innerhalb derselben die Schalen gebildet und Zellteilungen eingetreten sind, entsteht ein Faden mit vergrößerten Zellen, dessen Längsachse (Pervalvarachse MÜLLER) senkrecht zu der der Mutterzellen steht (Fig. 45).

Noch sei *Skeletonema* erwähnt, bei der die Vorgänge ähnlich wie bei *Melosira* sind, nur daß die Auxospore so ungleichmäßig wächst, daß die beiden Schalen der Mutterzelle, aus der die Auxospore entsteht, mit samt den damit verbundene übrigen Fadenzellen auf die eine Seite der Auxospore gedrängt werden (SCHÜTT).

**Auxosporenbildung mit Zellteilung und Verjüngung.** Auch bei einer kleinen Zahl von Diatomeen aus der Gruppe der Fragilarioiden ist asexuelle Auxosporenbildung bekannt geworden. Der Vorgang ist aber hier dadurch etwas kompliziert, daß gleichzeitig eine Zellteilung eintritt, so daß aus einer Mutterzelle zwei Auxosporen hervorgehen. Die Auxosporenbildung von *Rhabdonema arcuatum*, von der sich in SMITH'S Synopsis bereits richtige Abbildungen (Fig. 46 u. 47) finden, wurde neuerdings von KARSTEN nachuntersucht. Zellkern und Protoplasma teilen sich, die beiden mit zahlreichen Zwischenbändern versehenen Membran-

hälften rücken aus einander und die beiden Protoplasmen treten, von einer gemeinsamen, sich zwischen den Membranhälften ausspannenden Gallertblase umgeben, aus diesen hervor (Fig. 46); von einem Perizonium (pz) umgeben, wächst darauf jedes zu einer Auxospore (aux, Fig. 47) heran. Weitere Veränderungen an den Zellkernen hat KARSTEN nicht beobachtet.

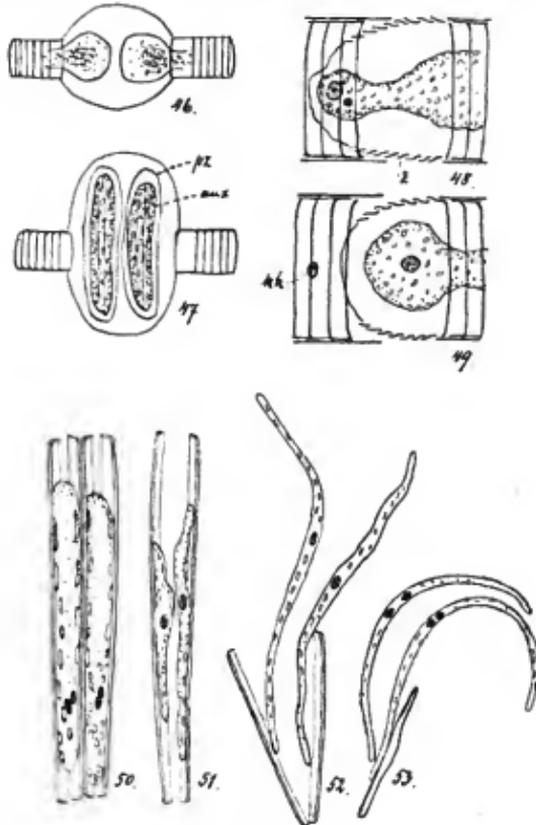


Fig. 46-53.

Eine andere Rhabdonema-Art, *Rh. adriaticum* (Fig. 48 u. 49), zeigt nach KARSTEN eine sehr interessante Abweichung von dem eben geschilderten Verhalten. Auch hier findet Kernteilung statt, aber es folgt keine Zellteilung; vielmehr bleibt das gesamte

Protoplasma in der jüngeren Membranhälfte, die zahlreiche Zwischenbänder (z) ausbildet, von Gallerte umgeben, stecken. Der eine Zellkern, der kleiner ist, als der andere, wird dann nach KARSTEN aus dem Protoplasma ausgeschieden (kk, Fig. 49). Über den näheren Mechanismus dieses Vorganges hat KARSTEN leider keine Angaben gemacht; dieser Vorgang ist aber ohne Analogie, denn z. B. bei der Bildung der tierischen „Richtungskörper“, der hiermit noch die größte Ähnlichkeit hat, erfolgt die Ausstoßung der Kerne innerhalb einer Protoplasmamasse, und der ganze Vorgang entspricht einer Zellteilung mit sehr ungleich großen Teilprodukten. Bei *Rhabdonema adriaticum* ist es nach KARSTEN'S Abbildungen anscheinend nur der Zellkern, der von dem Protoplasma abgeschieden wird. Übrigens faßt KARSTEN, wie es ja nahe liegt, den Vorgang als reduzierte Zellteilung auf und leitet ihn von dem vorher erwähnten Verhalten von *Rhabdonema arcuatum* ab.

Das zweite Beispiel von Auxosporenbildung mit Zellteilung der Mutterzelle bietet *Synedra affinis* (Fig. 50—53). Nachdem sich der Zellkern geteilt hat (Fig. 50), teilt sich das Protoplasma nach KARSTEN der Länge nach, so daß sich in jeder Membranhälfte ein länglicher, in der Mitte etwas angeschwollener Protoplasmakörper befindet (Fig. 51), und dann beginnen die Protoplasmen, während die Membranhälften aus einander klaffen, sich in die Länge zu strecken und, indem sie sich mit einem Perizonium umgeben, zu den in der Regel etwas unregelmäßig gekrümmten Auxosporen heranzuwachsen (Fig. 52). Irgend welche Kopulationserscheinungen zwischen den Tochterzellen der häufig gesellig (Fig. 50) ihre Auxosporen bildenden Individuen konnte KARSTEN nicht nachweisen. Dagegen hatte sich in einigen der jungen Auxosporen der Kern in zwei Teile geteilt (Fig. 53), die dann, wie KARSTEN annimmt, wieder mit einander verschmelzen. Die Ansicht, hierin einen primitiven Sexualakt zu erblicken, hat KARSTEN später wieder angegeben; er faßt die Vorgänge jetzt als Rückbildungserscheinung auf (s. unten). Bemerkte sei noch, daß es KARSTEN nicht gelang, bei den Kernteilungen in *Synedra* karyokinetische Figuren zu erkennen, so daß er die Möglichkeit offen läßt, daß hier nur direkte Kernteilungen vorliegen. Da aber bei einer Reihe von Diatomeen deutliche karyokinetische Kernteilungen nachgewiesen sind und bisher noch kein Fall bekannt geworden ist, daß in Zellen, die sich weiter vermehren, der Zellkern sich direkt teilt, so glaube ich, daß die Ursache der Nichtbeobachtung der Kernfäden in der Kleinheit des Objekts, in

ungenügender Fixierung oder im Übersehen der richtigen Stadien zu suchen sein dürfte.

In Vorgängen, wie er sie bei *Rhabdonema arcuatum* und *Synedra affinis* beobachtet hat, glaubt KARSTEN die ursprüngliche Form der Auxosporenbildung sehen zu müssen. „Das allen Auxosporenbildungsarten gemeinsame Merkmal liegt darin, daß eine Zellteilung jeder Form des Vorganges ursprünglich zu Grunde liegt“. Bei der Auxosporenbildung von *Melosira* und den anderen oben erwähnten centrischen Formen ist nach KARSTEN'S Meinung die Zellteilung rückgebildet, und nur in der Trennung der beiden Membranhälften, in der Wanderung des Zellkerns und dem zeitweiligen Auftreten zweier Nukleolen in demselben, die KARSTEN als eine rudimentäre Karyokinese ansehen möchte, sind noch Reste dieser Teilung erhalten. Ich muß gestehen, daß ich große Bedenken habe, mich diesem Gedanken anzuschließen. Bei den noch zu besprechenden höheren Formen der Auxosporenbildung treten allerdings Zellteilungen und vielleicht auch reduzierte Zellteilungen auf. Aber für *Melosira* scheint mir doch die Hypothese einer reduzierten Zellteilung zu wenig begründet zu sein. Eine Trennung der Membranhälften muß auch eintreten, wenn eine bloße „Verjüngung“ der Zelle vor sich geht (vgl. *Oedogonium*), und ans dem vorübergehenden Auftreten zweier Nukleolen im Zellkern auf eine reduzierte Kernteilung zu schließen, ist deshalb mißlich, weil der Nucleolus keineswegs ein unbedingt in der Einzahl vorhandenes Organ des Zellkerns ist, und weil die wesentlichen Vorgänge der Kernteilung sich gar nicht am Nucleolus abspielen. Es kommt dazu, daß wohl kaum „reduzierte Kernteilungen“ bisher beschrieben worden sind, und daß KARSTEN auch nicht die Angabe macht, er habe jene Teilung des Nucleolus regelmäßig an einer großen Zahl von Auxosporen nachgewiesen. Am wenigsten liegt für die bereits erwähnte *Rhizosolenia Bergonii* (Fig. 43) ein Grund vor, eine reduzierte Zellteilung anzunehmen, denn hier bleiben sogar, wie oben bereits erwähnt wurde, die beiden Membranhälften in Zusammenhang; über das Verhalten der Zellkerne sind allerdings bisher keine Beobachtungen gemacht. Zu beachten ist auch, daß die Fragilarioiden, bei denen sich diese nach KARSTEN älteste Form der Auxosporenbildung findet, wahrscheinlich keineswegs die phylogenetisch ältesten Diatomeenformen sind. Vielmehr sind die ältesten Formen nach SCHÜTT unter den centrischen Diatomeen zu suchen, und zwar unter solchen Formen, die den einfachen Trommeltypus zeigen; diese können verhältnismäßig leicht sowohl mit einfach organisierten Peridineen und

Konjugaten in Zusammenhang gebracht werden, wie auch mit den höher organisierten, namentlich den pennaten Diatomeen. Gerade die centrischen Diatomeen zeigen aber, soweit sie bisher untersucht sind, die Auxosporenbildung nur in Gestalt einer einfachen Verjüngung, ohne Zellteilung.

### Sexuelle Typen der Auxosporenbildung.

In der Gruppe der mit echter Raphe versehenen Euraphideen, die man in gewissem Sinne als die höchst entwickelten Diatomeen ansehen kann, scheint die Auxosporenbildung stets mit einem Befruchtungsvorgange und in der Regel auch mit einer allerdings manchmal reduzierten Zellteilung verbunden zu sein. Es ist THWAITES gewesen, der im Jahre 1847 diese Vorgänge bei *Epithemia turgida* zuerst sah, sie richtig als Konjugation deutete und damit zugleich der erste wirkliche Beobachter der Auxosporenbildung wurde, wengleich er die andere Aufgabe des Vorganges, die Individuen zu vergrößern, noch nicht erkannte.

Auxosporenbildung mit Zellteilung und Konjugation der Tochterzellen. Bei der mit *Epithemia turgida* nahe verwandten *Rhopalodia gibba* (Fig. 54—58) gelang es mir im Jahre 1895, zuerst das Verhalten der Zellkerne bei der Konjugation und Auxosporenbildung der Diatomeen festzustellen. Zwei Individuen von *Rhopalodia gibba* (Fig. 54), oft sehr verschieden lang, legen sich mit ihren konkaven Gürtelbandseiten der Länge nach neben einander und befestigen sich an den Zelleneuden an einander durch eigentümliche Gallertpolster (g), die vielleicht durch besondere, hier allerdings noch nicht nachgewiesene Gallertporen (s. oben) ausgeschieden werden, anscheinend aber auch Beziehungen zur Raphe haben. Das Protoplasma zieht sich etwas zusammen, in den Raum zwischen Protoplasma und Membran wird Gallerte ausgeschieden, und die Membranhälften schieben sich nach und nach aus einander. Während dieser Vorgänge finden auf mitotischem Wege zwei rasch auf einander folgende Kernteilungen statt. Von den so entstehenden vier Kernen jeder Zelle, die anfangs gleich groß sind, schrumpfen alsbald zwei (kk, Fig. 55) zu kleinen, sich intensiv färbenden, nucleolusartigen Gebilden zusammen, während die beiden anderen (gk) die Beschaffenheit gewöhnlicher Zellkerne annehmen, allerdings anfangs noch keine Nukleolen zeigen. Ich habe diese Kerne, die in ihrem gesamten Verhalten die größte Ähnlichkeit mit den Großkernen und Kleinkernen der Keimlinge von

Closterium und Cosmarium zeigen, auch hier mit den gleichen Namen belegt. In dem so entstandenen vielkernigen Stadium teilt sich dann jeder Protoplasmakörper und zwar durch Einschnüren der Quere nach, wobei die Teile je einen Großkern und einen Kleinkern, außerdem ein Pyrenoid und ein Chromatophor erhalten (Fig. 55), und hierauf verschmilzt jede Tochterzelle der einen Mutterzelle mit der ihr gegenüber liegenden der anderen Mutterzelle in

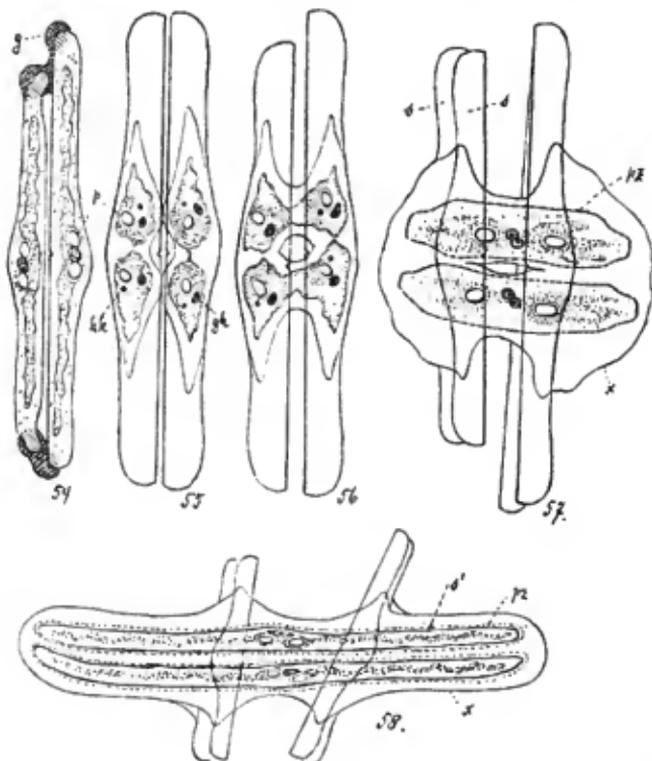


Fig. 54—58.

der Weise, daß von jeder Zelle aus zwischen den getrennten Membranhälften hindurch zunächst ein Gallertfortsatz sich vorwölbt und dann innerhalb dieses letztgenannten das Protoplasma nachfolgt (Fig. 56). Die Verschmelzungsprodukte, die zunächst hantelförmig sind, mit den verdickten Enden in den Membranhälften steckend,

nehmen bald darauf eine halbmondförmige Gestalt an, und während dieses Vorganges verschwinden die Kleinkerne, während die Großkerne sich einander nähern und nun längere Zeit getrennt neben einander zu beobachten sind (Fig. 57). Dann nehmen die Zygoten eine mehr oder weniger cylindrische Gestalt an, umkleiden sich mit dem Perizonium (pz) und werden nun, indem sie sich in der Richtung der Transapikalachsen der Mutterzellen, also senkrecht zur Längsachse derselben in die Länge strecken, zu Auxosporen. Sie sind während dieses Vorganges von einem eigentümlich gestalteten Gallertsack (x), der aus den durch die zwischen ihnen liegenden Auxosporen völlig von einander getrennten Membranhälften (s, s') hervorkommt und dieselben mit den Auxosporen zu einem doppelkreuzförmigen (#) Ganzen vereinigt, umgeben. Nachdem inzwischen die beiden Großkerne bald früher, bald später mit einander verschmolzen sind und die Auxosporen ihre definitive Länge erreicht haben (Fig. 58), die reichlich das doppelte der Länge der Mutterzellen beträgt, werden innerhalb des Perizoniums (pz) die ersten beiden Schalen (s') angelegt, und bald darauf schlüpfen die neugebildeten vergrößerten Zellen aus den Auxosporenhüllen aus.

In den Gattungen *Epithemia* und *Amphora* verläuft die Auxosporenbildung in ganz ähnlicher Weise, wenngleich hier die Einzelheiten des Vorganges noch nicht genauer untersucht sind. Charakteristisch für alle drei Gattungen ist die Streckung der Auxosporen in der Richtung der Transapikalachsen der Mutterzellen.

Ganz ähnliche Vorgänge, wie ich sie für *Rhopalodia gibba* zuerst genauer beschrieben habe (Lübeck 1895), hat bald darauf KARSTEN für eine große Zahl von Naviculoiden festgestellt. Diese Befunde KARSTEN'S bilden insofern einen wichtigen Fortschritt in der Kenntnis der Auxosporenbildung, als man nach den sehr bestimmt gehaltenen Angaben von PFITZER, SCHMITZ und HAUPTFLEISCH annehmen mußte, daß ein eigentlicher Sexualakt mit der Auxosporenbildung der Naviculoiden in der Regel nicht verknüpft sei. Abweichend von den eben erwähnten Gattungen findet bei den meisten Naviculoiden die Streckung der Auxosporen in der Richtung der Längsachse (Apikalachse) der Mutterzellen statt, und ebenso scheint auch die der Konjugation vorausgehende Teilung nach KARSTEN in der Regel eine Längsteilung zu sein, nicht eine Querteilung wie bei *Rhopalodia*.

Bei *Navicula peregrina* (Fig. 59—63) — und ganz ähnlich verhalten sich *N. pygmaea*, *didyma*, *scopulorum*, *viridula* — legen sich nach KARSTEN zwei Individuen mit den Gürtelseiten

an einander und verbinden sich durch etwas Gallert (g, Fig. 59). Die Chromatophoren vereinigen sich auf der gegenüberliegenden Gürtelbandseite zu einem einzigen. Nachdem der Zellkern sich geteilt hat, erfährt das Protoplasma eine Längsteilung; die Protoplasmen runden sich aber ab und ordnen sich in der Längsrichtung neben einander an, so daß das Resultat wie eine Querteilung aussieht (Fig. 60). Die Zellkerne teilen sich darauf noch einmal, also erst nach der Zellteilung, und zuletzt enthält jede Tochterzelle ein Chromatophor sowie wie bei *Rhopalodia* einen großen und einen

kleinen Kern (Fig. 60). Das Verschmelzen der gegenüberliegenden Tochterzellen aus verschiedenen Mutterzellen (Fig. 61), das Verschwinden der kleinen Kerne und die spätere Vereinigung der Großkerne (Fig. 63) vollzieht sich im wesentlichen wie bei *Rhopalodia*. Aus den Chromatophoren wird zunächst ein einziger, der sich später wieder teilt. Die Streckung der Zygoten zu Auxosporen erfolgt dann aber, wie schon erwähnt, in der Längsrichtung der Mutterzellen, wobei eine abermalige Lageveränderung eintreten muß. Zuletzt liegen die vergrößerten Zellen den Mutterzellen annähernd parallel neben einander.

An weiteren Arten, bei denen die Auxosporenbildung von KARSTEN im wesentlichen in derselben Weise beobachtet wurde, seien genannt die Naviculeen *Dickiea crucigera*, *Pleurosigma*

*nubecula*, *Amphiprora alata*, *Brebissonia Boeckii*. Die vorliegenden Angaben sind nicht alle gleich eingehend, so daß man nicht feststellen kann, ob alle Einzelheiten übereinstimmen. Bei *Pleurosigma nubecula* könnte man z. B. nach KARSTEN'S Angaben auch auf eine Querteilung der Mutterzellen vor der Konjugation schließen.

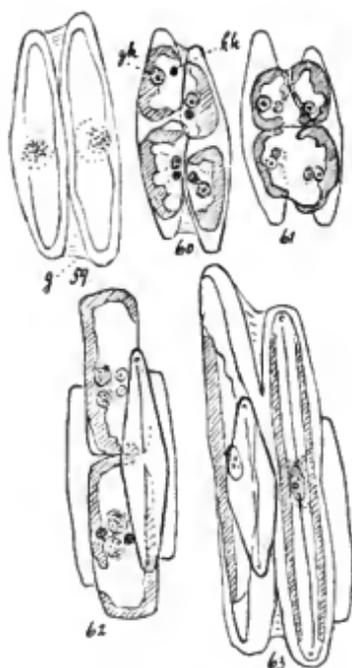


Fig. 59—63.

Von Vertretern anderer Diatomeengruppen zeigt *Achnanthes longipes*, vielleicht auch *A. brevipes*, im wesentlichen dasselbe Verhalten (Fig. 64—68); indessen erfolgt hier die Streckung der Auxosporen in der dritten Achsenrichtung, nämlich in der Richtung der Pervalvarachse (Fig. 67 u. 68). Endlich könnten, nach KARSTEN'S Befunden, noch die *Nitzschia*-Arten *N. longissima* und *N. hybrida* hierhergehören. Die Beobachtungen sind unvollständig, Kleinkerne wurden nicht bemerkt. Die Streckung der Auxosporen erfolgt in der Richtung der Apikalachse der Mutterzellen.

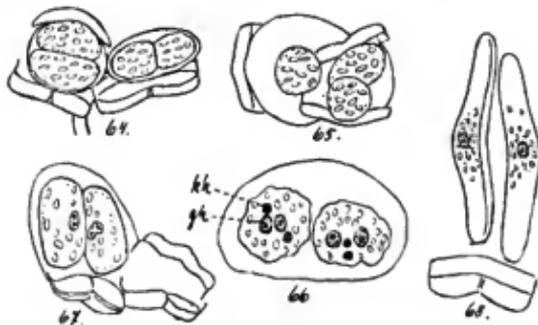


Fig. 64—68.

Rückgebildete Konjugation (?) und Abweichungen. Wenngleich durch die vorliegenden Beobachtungen für zahlreiche Fälle, in denen man bisher nach den Angaben von PFITZER, SCHMITZ und HAUPTFLEISCH die Bildung von zwei Auxosporen aus zwei Mutterzellen ohne Konjugation annehmen mußte, die Konjugation nachgewiesen ist, so steht es doch noch keineswegs fest, ob jene merkwürdige Art der Auxosporenbildung nicht doch in einigen Fällen vorkommt. PFITZER'S hauptsächlichstes Objekt, *Frustulia saxonica*, ist noch nicht wieder untersucht worden. Für *Brebissonia Boeckii*, HAUPTFLEISCH'S Objekt, hat allerdings KARSTEN die Konjugation nachgewiesen, und ebenso soll nach neueren Untersuchungen von CLEVE, wie KARSTEN angiebt, bei *Cymbella Cistula* Konjugation vorhanden sein. Dies würde auch den älteren Angaben von J. LÜDERS entsprechen. Ich selbst habe jedoch bei einer Reihe von Beobachtungen über *Cymbella*, die ich leider noch nicht weiter führen konnte, bisher auch keine Konjugation finden können, sah vielmehr nur folgende Stadien: Zusammenlagerung zweier Zellen, Kontraktion des Protoplasmas in beiden, Vorhandensein zweier Kerne

in den kontrahierten Plasmen innerhalb jeder Zellhaut, Streckung zur Auxospore und Wiedervorhandensein eines einzigen, oft langgestreckten und zwei Nukleolen enthaltenden Kerns. Eine zweifelhafte Querteilung in einer Zelle mit einigen Besonderheiten deutet allerdings darauf hin, daß möglicherweise schwer zu findende Stadien übersehen sind. Bei *Libellus constrictus*, wo gleichfalls aus zwei Mutterzellen zwei Auxosporen hervorgehen, hat auch KARSTEN keine Kopulation gefunden. Seine Angaben sind ähnlich, wie die soeben über *Cymbella* gemachten. Als Abweichung kam vor, daß mitunter aus einer Zelle zwei Auxosporen hervorgingen, indem dieselbe sich teilte. Vielleicht sind auch diese Beobachtungen noch unvollständig, und es empfiehlt sich wohl, einstweilen keine weitergehenden Schlüsse darauf zu gründen. Auf alle Fälle aber bleibt es gegenwärtig noch eine offene Frage, ob der dritte der SCHMITZschen Typen der Auxosporenbildung, in welchem zwei Mutterzellen ohne Konjugation zwei Auxosporen bilden, existiert oder nicht.

In einigen Fällen kommen bei nahe verwandten Formen merkwürdige Abweichungen vor. So gibt z. B. KARSTEN für die von *Achnanthes brevipes* kaum zu unterscheidende Art *A. subsessilis* in Übereinstimmung mit J. LÜDERS an, daß nur eine einzige Zelle zur Auxosporenbildung schreite, deren Inhalt sich teile, dann aber wahrscheinlich wieder verschmelze. Auch eine Darstellung der verschmelzenden Kerne gibt KARSTEN; er ist der Ansicht, daß dabei Sexualität im Spiele sei, und sieht in diesem Vorgange einen Übergang von den einfacheren Vorgängen (*Rhabdonema*) zu den komplizierteren (*Rhopalodia*, *Navicula*). Dagegen faßt KARSTEN das Verhalten von *Synedra*, das oben besprochen wurde, und das von *Bacillaria paradoxa* und *Nitzschia palea*, wo aus jeder Zelle nur eine Auxospore auf ungeschlechtlichem Wege entsteht, als Rückbildungserscheinungen auf. Bei *Synedra* möchte er den Verlust der Sexualität mit dem allerdings auch nicht bewiesenen „Verlust“ der Bewegungsfähigkeit (Pseudoraphe) oder mit saprophytischer Lebensweise, bei der lebhaft beweglichen *Bacillaria paradoxa* und bei *Nitzschia palea* mit saprophytischer Lebensweise, bei ersterer vielleicht auch mit dem Vorkommen im Plankton in Verbindung bringen. Es mag ja nützlich sein, einstweilen Vermutungen über die abweichenden Fälle aufzustellen; im allgemeinen aber scheint es mir, als ob mehr Tatsachen nötig wären, um Anschauungen wie die erwähnten genügend zu begründen.

Auxosporenbildung mit Konjugation der Mutterzellen. Noch einen weiteren Typus der Auxosporenbildung repräsen-

tieren die wenigen Gattungen, bei denen aus zwei Mutterzellen durch Konjugation eine einzige Auxospore hervorgeht. Hinsichtlich der feineren Vorgänge können noch zwei Untertypen unterschieden werden. Bei *Surirella* (Fig. 69—72) befestigen sich, wie zuerst G. W. FOCKE bei *S. splendida*, später PRITZER bei *S. calcarata* fand, zwei Individuen mit den Schalenenden an einander (Fig. 69),

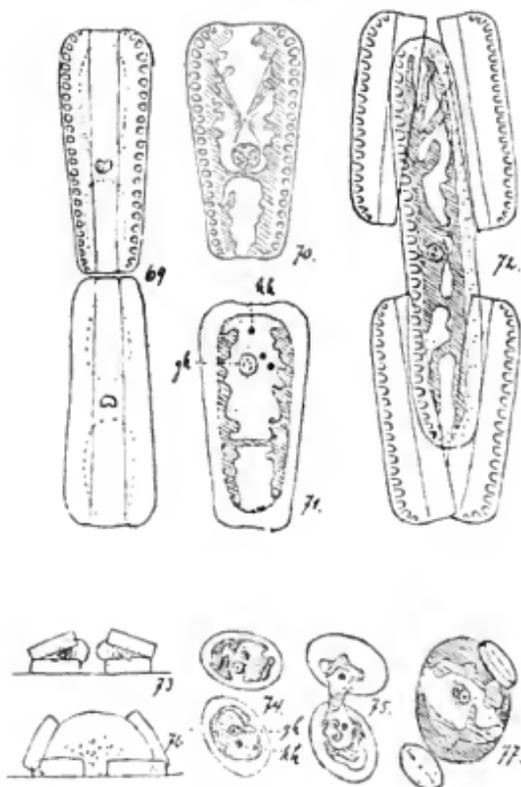


Fig. 69—77.

dann klaffen die Membranen an den vereinigten Enden auf und die Protoplasmen fließen zu einem einzigen Zellkörper zusammen, der zwischen den vier Membranhälften liegt und sich nun zur Auxospore zu strecken beginnt (Fig. 72). Vor der Kopulation erleidet der Zellkern jeder Mutterzelle, wie KARSTEN kürzlich bei *Surirella saxonica* (Fig. 70 u. 71) festgestellt hat, eine zweimalige Mitose,

ähnlich wie bei *Rhopalodia*; eine Zellteilung tritt aber nicht ein. Die Vorgänge bei der Kernteilung stimmen mit den von LAUTERBORN beobachteten Verhältnissen im wesentlichen überein. Von den vier Kernen jeder Mutterzelle, die auf diese Weise entstehen, ist später einer groß (gk, Fig. 70), während die drei anderen zu kleinen nukleolusartigen Gebilden zusammenschrumpfen (kk). Nach der Kopulation verschwinden die sechs Kleinkerne, während sich die beiden Großkerne zu dem Zellkerne der Auxospore vereinigen. Man kann die Vorgänge bei *Surirella* leicht mit denen von *Rhopalodia* etc. in Beziehung bringen; man braucht sich nur vorzustellen, daß die Zellteilung, die dort der zweimaligen Kernteilung folgt, verloren gegangen und daß der infolgedessen als generativer Kern entbehrlich gewordene zweite Großkern gleichfalls zum Kleinkern degeneriert ist.

Etwas einfacher verläuft die Auxosporenbildung bei *Cocconeis placentula* (Fig. 73—77), aber gerade deswegen ist dieselbe weniger leicht mit derjenigen von *Rhopalodia* etc. in Verbindung zu bringen. Zwei Zellen setzen sich neben einander auf dem Substrate fest (Fig. 73 u. 74), die Membranhälften klaffen auf und die Protoplasmen vereinigen sich (Fig. 75) zur Zygote und Auxospore (Fig. 76 u. 77), wie schon JOH. LÜDERS und andere beobachteten. Im Gegensatz zu *Surirella* tritt aber hier nach KARSTEN nur eine einzige Kernteilung ein, aus der je ein Großkern und ein Kleinkern (gk und kk) hervorgehen. Die Großkerne verschmelzen auch hier nach der Kopulation, während die Kleinkerne verschwinden. Man könnte das Verhalten von *Cocconeis* ans dem von *Surirella* durch eine weitere Reduktion in Bezug auf die Teilungen, durch das Ausbleiben einer der beiden Kernteilungen herleiten; indessen liegt kein genügender Grund dazu vor, namentlich da *Cocconeis* zu *Surirella* in keinem engeren verwandtschaftlichen Verhältnis stehen dürfte. SCHÜTT stellt *Cocconeis* zu den Achnanthoiden, während KARSTEN die Gattung bei den Naviculoiden unterbringen möchte; aber weder die eine noch die andere Auffassung giebt für die Vorgänge bei der Auxosporenbildung eine nähere Anknüpfung.

Im Anschluß an diese beiden Gattungen mag noch *Cymatopleura* genannt sein, die *Surirella* verwandt ist und nach PFITZER ihre Auxosporen auch in derselben Weise bildet wie diese Gattung. Indessen konnte KARSTEN PFITZER'S Angaben nicht bestätigen; vielmehr bilden sich nach seinen Angaben, nachdem allerdings zwei Individuen sich an einander befestigt haben, die Protoplasmen beider Zellen auf ungeschlechtlichem Wege zu je einer Auxospore um. Der Zellkern scheint dabei aber auch einer Teilung

zu unterliegen und einen Großkern und einen später verschwindenden Kleinkern zu bilden. Wie die Angaben von KARSTEN und PFITZER zu vereinigen sind, läßt sich noch nicht übersehen. Der Gedanke KARSTEN'S, daß *Cymatopleura* im Laufe der 30 dazwischen liegenden Jahre die Sexualität eingebüßt habe, scheint mir etwas zu gewagt. Eher möchte ich einen Einfluß äußerer Verhältnisse auf die Ausbildung der Sexualität annehmen, wie derselbe nach KLEBS mehrfach vorkommt. Daß selbst unter denselben äußeren Bedingungen Sexualität und Apogamie neben einander vorkommen können, zeigen die von mir in demselben Kulturgefäße neben normalen Zygoten gefundenen Azygosporen von *Cosmarium*. Es mag darauf hingewiesen sein, daß auch in den Keimlingen dieser Azygosporen eine Abscheidung von Kleinkernen (drei infolge zweimaliger Mitose) stattfand; vielleicht stehen also diese Vorgänge mit der Verjüngung in irgend einem Zusammenhange.

Sollten in der angegebenen Weise äußere Verhältnisse auf die Art und Weise der Auxosporenbildung einen Einfluß ausüben, so würde damit vielleicht auch in einigen Fällen eine Erklärung dafür gegeben sein, warum von verschiedenen Beobachtern die Vorgänge bei derselben Art manchmal verschieden beschrieben worden sind.

Bedeutung der Kernvorgänge. Auf die Ähnlichkeiten im Verhalten der Zellkerne bei *Rhopalodia*, *Navicula* u. s. w. mit denen von *Closterium* und *Cosmarium* wurde oben bereits kurz hingewiesen. Ein wesentlicher Unterschied besteht zwar darin, daß bei *Rhopalodia* u. s. w. die Vorgänge vor der Kopulation und Kernverschmelzung, bei *Closterium* und *Cosmarium* nach derselben eintreten; im übrigen aber ist die Übereinstimmung so groß, daß man trotzdem eine ähnliche Bedeutung annehmen muß. Worin diese Bedeutung bestehen mag, ist noch ziemlich rätselhaft, trotz der Deutungen, welche die Vorgänge von verschiedenen Autoren erfahren haben.

Ich habe seinerzeit eine morphologische Deutung zu geben versucht, indem ich die Vierteilung des Kerns als Rest einer ursprünglichen Vierteilung der Zelle ansah. Die Vorgänge bei *Surirella* könnten dafür sprechen, indem hier auch die bei *Rhopalodia* noch vorhandene einmalige Zellteilung unterdrückt und nur die Vierteilung des Kerns erhalten wäre. Sonstige Anhaltspunkte fehlen aber; für die Desmidiaceen könnte man allenfalls auf die manchmal vorkommende Bildung von vier Keimlingen in den Zygoten von *Cylindrocystis* hinweisen. Die Erhaltung der Kernteilungen, einerlei ob die Zellteilungen als verloren oder nie vorhanden gewesen

anzusehen sind, spricht aber dafür, daß denselben noch eine besondere Rolle zufällt, und es liegt am nächsten, wie es HERTWIG und STRASBURGER gethan haben, dabei an Reduktionerscheinungen zu denken. Nach einigen Präparaten, die ich seinerzeit untersucht und beschrieben habe, ist es mir nicht unwahrscheinlich, daß in der Mitose, aus der die Kleinkerne hervorgehen, eine geringere Chromosomenzahl vorhanden ist, als in den vegetativen Kernteilungen. Weitere Beobachtungen liegen bisher nicht vor; auch ist das Objekt für derartige Untersuchungen reichlich klein. KARSTEN hat an die Erscheinungen bei den Desmidiaceen noch eine Hypothese geknüpft. Er meint, da hier die Reduktionsteilung der Kernverschmelzung erst nachfolge, seien die verschmelzenden Kerne noch nicht reduziert, also nicht ergänzungsbedürftig, und dies erkläre die geringe Neigung derselben, zu verschmelzen, die späte Verschmelzung, wie sie nach meinen Beobachtungen nicht nur bei *Closterium* und *Cosmarium*, sondern auch mitunter bei den Zygnemaceen vorhanden ist, und die Leichtigkeit, mit welcher Azygosporen gebildet werden. Hierzu ist aber zu bemerken, daß auch bei den Diatomeen, wo also eine Reduktionsteilung vorhanden wäre, die Kerne nach der Konjugation noch ziemlich lange unverschmolzen neben einander liegen bleiben. Außerdem bilden aber gerade die Vorgänge in den Azygosporen der Desmidiaceen, wie ich schon früher hervorgehoben habe, einen gewichtigen Einwand gegen die Anschauung, daß die Bildung der Kleinkerne mit einer Reduktion in Verbindung stehe; denn wenn die Zellkerne in den Zygoten durch die Verschmelzung reduktionsbedürftig geworden sind, können es die nicht verschmolzenen Kerne der Azygosporen nicht sein. Es müßten sonst in den Azygosporen Vorgänge angenommen werden, welche nach dieser Hinsicht zu einer ähnlichen Wirkung führen, wie die Kernverschmelzung. Aus dem Gesagten geht hervor, daß eine befriedigende Erklärung dieser Vorgänge vor der Hand nicht zu geben ist. Erst wenn es gelungen sein wird, das Verhalten der Chromosomen bei den betreffenden Kernteilungen genauer festzustellen, wird man ein besseres Urteil über diese Dinge erhalten. Es erscheint vor allen Dingen wünschenswert, die Untersuchungen über diese Gegenstände mit spezieller Rücksicht auf die in den Mitosen vorhandenen Chromosomen, deren Zahl und Beschaffenheit u. s. w. wiederholen zu können.

Es ist das Schicksal jeder Forschung, daß die neu gefundenen Resultate stets zu einer Reihe neuer Fragestellungen Veranlassung geben. So bieten auch die Lebenserscheinungen der Diatomeen, je genauer sie im Laufe der Zeit bekannt geworden sind, um so mehr

Probleme, die der Lösung harren, und wie ihre zierlichen Schalen immer wieder die Liebhaber anziehen, so wird auch ihre Physiologie und Biologie noch lange das Interesse der Forscher in Anspruch nehmen.

### Litteraturverzeichnis (Auswahl).

1. BENECKE, W.: Über farblose Diatomeen der Kieler Förde. *Jahrb. f. wiss. Botanik* 35, 535, 1900.
2. BÜTSCHLI, O.: Über die sogenannten Centrialkörper der Zelle und ihre Bedeutung. *Verhandl. naturh. med. Verein. Heidelberg. N. F. 4*, 535, 1891.
3. Derselbe: Mitteilungen über die Bewegung der Diatomeen. *Verhandl. naturh. med. Verein. Heidelberg. N. F. 4*, 580, 1892.
4. FOCKE, G. W.: Physiologische Studien. 2. Heft 1854.
5. HAUPTFLEISCH, P.: Die Auxosporenbildung von *Breibissonia Boeckii* Grunow. Die Ortsbewegung der Bacillariaceen. *Mitteil. d. naturw. Vereins für Nordvorpommern und Rügen. 27. Jahrg.* 1894.
6. KARSTEN, G.: Untersuchungen über Diatomeen. I. *Flora* 82, 286, 1896. II. *Flora* 83, 33, 1897. III. *Flora* 83, 203, 1897.
7. Derselbe: Neuere Untersuchungen über die Auxosporenbildung der Diatomeen. *Annales du Jardin Botanique de Buitenzorg. 2. Suppl.* 47, 1898.
8. Derselbe: *Botan. Zeitung* 1899, 329. (Referat über SCHÜTT, Centrifugales Dickenwachstum der Membran und extramembranöses Plasma. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 32, 594, 1899.)
9. Derselbe: Die Auxosporenbildung der Diatomeen. *Biol. Centralbl.* 20, 257, 1900.
10. Derselbe: Die Diatomeen der Kieler Bucht. *Wissensch. Meeresuntersuchungen. K. Kommission Kiel. Bd. 4.*
11. Derselbe: Die Auxosporenbildung der Gattungen *Coconeis*, *Suirella* und *Cymatopleura*. *Flora* 87, 253, 1900.
12. Derselbe: Über farblose Diatomeen. *Flora* 89, Ergänzungsband, 404, 1901.
13. KLEBAHN, H.: Studien über Zygoten I. Die Keimung von *Closterium* und *Cosmarium*. *Jahrb. f. wiss. Botan.* 32, 415, 1891.
14. Derselbe: *Verhandl. d. Gesellsch. deutsch. Naturf. u. Ärzte* 1895, 2, 1, 102. *Botan. Centralbl.* 64.
15. Derselbe: Beiträge zur Kenntnis der Auxosporenbildung. I. *Rhopalodia gibba* (EHRENB.) O. MÜLL. *Jahrb. f. wissensch. Botanik* 29, 595, 1896.
16. KÜTZING, F. T.: Über die Gattungen *Melosira* und *Fragilaria*. *Linnaea* 8, 67, 1833.
17. Derselbe: *Synopsis Diatomearum*. Dasselbst 8, 529, 1833.
18. LAUTERBORN, R.: Über Bau und Kernteilung der Diatomeen. *Verh. naturh.-med. Verein. Heidelberg. N. F. 5*, 179, 1893.
19. Derselbe: Zur Frage nach der Ortsbewegung der Diatomeen. *Berichte d. Deutsch. Botan. Gesellsch.* 12, 73, 1894.
20. Derselbe: Untersuchungen über Bau, Kernteilung und Bewegung der Diatomeen. Leipzig 1896.

21. LÜDERS, J. E.: Beobachtungen über die Organisation, Teilung und Kopulation der Diatomeen. *Botan. Zeitung* 1862, 41.
22. MAC DONALD: On the Structure of the Diatomaceous frustule and its genetic cycle. *Ann. Mag. Nat. Hist.* 4 ser. 3, 1 1869.
23. MIQUEL, P.: Recherches expérimentales sur la physiologie, la morphologie et la pathologie des Diatomées. *Annales de micrographie*, 1892—1895. War mir nicht zugänglich.
24. MÜLLER, O.: Durchbrechungen der Zellwand in ihren Beziehungen zur Ortsbewegung der Bacillariaceen. *Berichte d. Deutsch. Botan. Gesellsch.* 7, 169, 1889.
25. Derselbe: Auxosporen von *Terpsinoë musica* Ehrh. *Daselbst* 7, 181, 1889.
26. Derselbe: Die Ortsbewegung der Bacillariaceen betreffend. *Daselbst* 11, 571, 1893.
27. Derselbe: Die Ortsbewegung der Bacillariaceen. II. *Daselbst* 12, 136, 1894.
28. Derselbe: Über Achsen, Orientierungs- und Symmetrieebenen bei den Bacillariaceen. *Daselbst* 13, 222, 1895.
29. Derselbe: Die Ortsbewegung der Bacillariaceen. III. *Daselbst* 14, 54, 1896. IV. *Daselbst* 14, 111, 1896. V. *Daselbst* 15, 70, 1897.
30. Derselbe: Kammern und Poren in der Zellwand der Bacillariaceen. I. *Daselbst* 16, 386, 1898. II. *Daselbst* 17, 423, 1899. III. *Daselbst* 18, 480, 1900. IV. *Daselbst* 19, 195, 1901.
31. NÄGELI, C.: Gattungen einzelliger Algen 1849 (p. 20).
32. PFITZER, E.: Untersuchungen über Bau und Entwicklung der Bacillariaceen. *Botan. Abhandl. aus d. Gebiet der Morph. u. Physiol.*, herausgeg. von J. Hanstein. 2. Heft. 1871.
33. SCHMITZ, F.: Die Bildung der Auxosporen von *Coconema Cistula* Ehrenb. *Botan. Zeitung* 1872, 217.
34. Derselbe: Über die Auxosporenbildung der Bacillariaceen. *Sitzungsber. d. natürl. Gesellsch. Halle.* 1877.
35. SCHULTZE, M.: Die Bewegung der Diatomeen. *Arch. f. mikr. Anatomie* 1, 374, 1865.
36. SCHÜTT, F.: Über Auxosporenbildung der Gattung *Chaetoceros*. *Berichte der Deutsch. Bot. Gesellsch.* 7, 361, 1889.
37. Derselbe: Das Pflanzenleben der Hochsee. *Kiel u. Leipzig* 1893.
38. Derselbe: Wechselbeziehungen zwischen Morphologie, Biologie, Entwicklungsgeschichte und Systematik der Diatomeen. *Daselbst* 11, 563, 1893.
39. Derselbe: Bacillariales (Diatomeae) in ENGLER und PRANTL, die natürlichen Pflanzenfamilien. 1896.
40. Derselbe: Die Erklärung des centrifugalen Dickenwachstums der Membran. *Botan. Zeitung* 1900, No. 16:17.
41. Derselbe: Zur Porcnfrage bei Diatomeen. *Berichte der Deutsch. Botan. Gesellsch.* 19, 202, 1900.
42. Derselbe: Centrifugale und simultane Membranverdickungen. *Jahrb. f. wiss. Botanik* 35, 470, 1900.
43. Derselbe: Auxosporenbildung von *Rhizosolenia alata*. *Berichte der Deutsch. Botan. Gesellsch.* 4, 8, 1886.
44. SMITH, W.: A Synopsis of the British Diatomaceae. London 1853—56. Mit Tafeln von Tuffen West.
45. THWAITES: On Conjugation in the Diatomaceae. *Ann. Mag. Nat. Hist.* 1. ser. 20, 9, 1847.

**Zinkographien.****I. Gruppe. Membranstruktur.**

1. *Pleurosigma angulatum*, idealer Membranquerschnitt.
2. *Isthmia nervosa*, idealer Membranquerschnitt.
3. *Epithemia Hyndmanni*, Schalenteil von der Fläche gesehen. rr Raphe.
4. desgl. idealer Membranquerschnitt.
5. *Eupodiscus Argus*, idealer Membranquerschnitt.
6. *Triceratium Favus*, Schalenteil von der Fläche gesehen; links unten die Kammern weggehoben.
7. desgl. in perspektivischer Ansicht; vorn die Kammern weggehoben.
8. desgl. idealer Membranquerschnitt. Alles nach O. MÜLLER.

**II. Gruppe. Membranhan.**

9. *Diatoma vulgare*, Schalenende mit Gallertporns. Nach O. MÜLLER.
10. *Skeletonema costatum*, drei Zellen einer Kette, durch Kieselstäbchen verbunden. Nach FR. SCHÜTT.
11. *Stephanopyxis Palmeriana*, zwei Zellen einer Kette, durch hohle Stäbchen verbunden. Nach O. MÜLLER.
12. *Melosira granulata*, durch Zellteilung entstandene, mit Stacheln (st) und Rinnen (v) versehene Schalen, zwischen denen der Faden durchbrechen wird. Nach O. MÜLLER.
13. *Rhizosolenia alata*, die innerhalb der Gürtelbänder (gh) gebildeten Schalenfortsätze.
14. desgl. Schale mit Fortsatz und Scheide.
15. *Corethron hystrix*, zwei durch Teilung entstandene Zellen, die Stacheln der jüngeren Schalen noch von den Gürtelbändern eingeschlossen.
16. *Gossleriella tropica*, bei z die zurückgeklappte Lage, in welcher die Stacheln entstehen. 13—16 nach FR. SCHÜTT.

**III. Gruppe. Orthschewung.**

17. *Pinnularia viridis*, von der Schalen Seite, mit dem in Tuscheemulsion sichtbaren Körchenstrom und dem BÜRSCHLI'schen „Gallertfaden“.
18. desgl., Membranquerschnitt mit Kammern (a) und Raphe r.
19. desgl., Schema der Bahnen, in denen nach MÜLLER das Protoplasma strömt.
20. *Suriarella calcarata*, Schalenquerschnitt mit Kaulraphe am Rande der Flügel f; chr Chromatophoren.
21. desgl., Teil eines Flügels in Flächenansicht. — Nach LAUTERBORN, 19 nach O. MÜLLER.

**IV. Gruppe. Kernteilung von *Suriarella calcarata*, nach LAUTERBORN.**

22. Ruhender Kern mit Nukleolen. Außen das Centrosom.
23. Beginn der Teilung. Strahlung um das Centrosom; neben demselben die Centralspindelanlage.
24. Letztere vergrößert, scheibenförmig. Chromosomen angebildet.
25. Centralspindelanlage cylindrisch geworden,
26. in den Kern eingedrungen,
27. 28. die Chromosomen sich nun dieselbe gruppierend; neue Centrosomen gebildet.

29. Dyasterstadium.
30. Halbierung der Centralspindel.
31. Verschwinden der Reste derselben, Zerklüftung des Protoplasmas.
32. 33. Rekonstruktion der Tochterkerne.

V. Gruppe. Anxosporenbildung centrischer Diatomeen.

- 34—36. *Cyclotella Kütziugiana*. Nach W. SMITH.
37. *Melosira varians*. Nach PRITZER.
- 38—42. *Rhizosolenia alata*. Nach FR. SCHÜTT.  
38. Gewöhnliche Zelle mittlerer Dicke. 39. Teil der einen Membranhälfte einer Zelle geringster Dicke, die bei x das Protoplasma hervortreten läßt. 40. Anxospore; innerhalb des Perizoniums ist bereits die Schale s gebildet, deren Fortsatz das Perizonium durchbricht. 41. Der dickere Teil verlängert, das Perizonium abgestoßen. 42. Erstlingszelle mit ungleichen Schalen s und s'.
43. *Rhizosolenia Bergonii* mit Anxospore aux. Nach F. SCHÜTT.
44. *Chaetoceros* sp., leere Membran mit seitlich daran sitzender Anxospore (aux); in dieser die erste Schale gebildet, deren Hörner (h) das Perizonium durchbrechen. Nach F. SCHÜTT.
45. *Chaetoceros* sp., eine Zelle eines Fadens hat eine Anxospore gebildet, aus der bereits ein neuer vergrößerter Faden hervorgegangen ist. Nach F. SCHÜTT.

VI. Gruppe. Anxosporenbildung.

46. 47. *Rhabdonema arenatum*. Nach W. SMITH.
48. 49. *Rhabdonema adriaticum*, Ausstoßung des kleinen Kerns vor der Anxosporenbildung. Nach KARSTEN.
- 50—53. *Synedra affinis*. Nach KARSTEN.

VII. Gruppe. Anxosporenbildung bei *Rhopalodia gihha*. Die Membranstruktur ist nicht dargestellt. Nach KLEBAHN.

54. Aneinanderlagerung; Befestigung durch Gallertpolster (g); p Pyrenoide.
55. Querteilung der Mutterzellen. Aus den beiden Zellkernen der Mutterzellen sind vier Großkerne (gk) und vier Kleinkerne (kk) entstanden.
56. Konjugation der gegenüberliegenden Tochterzellen. Ein Kleinkern verschwunden.
57. Beginnende Streckung der Anxosporen, alle Kleinkerne verschwunden.
58. Endstadium; Großkerne verschmolzen; im Perizonium die Schalen (s') der Erstlingszelle gebildet.

VIII. Gruppe. Anxosporenbildung bei *Navicula peregrina*. Nach KARSTEN.

59. Aneinanderlagerung.
60. Teilung der Mutterzellen.
61. Verschmelzung der Tochterzellen.
62. 63. Streckung der Anxosporen.

IX. Gruppe. Anxosporenbildung bei *Achnanthes longipes*. Nach KARSTEN.

64. Teilung der Mutterzellen.
65. Zwei Tochterzellen verschmolzen, zwei noch getrennt.
66. Großkerne und Kleinkerne in den Zygoten.
67. 68. Verschmelzung der Großkerne, Streckung der Anxosporen.

## X. Gruppe. Auxosporenbildung.

69—72. *Suriella saxonica*. Nach KARSTEN.

69. Aneinanderlagerung. Membranstruktur und Protoplasma angedeutet.

70. Eine der konjugierenden Zellen; beginnende Kernteilung. Chromatophor schraffiert. Vgl. Fig. 23.

71. Ein Großkern und drei Kleinkerne sind gebildet.

72. Fertige Auxospore zwischen den alten Membranhälften. Eine Schale bereits angelegt.

73—77. *Cocconeis Pediculus*.

73. Nebeneinanderlagerung und Beginn der Plasmaverschmelzung. Nach J. LÜDEMUS. Seitenansicht.

74, 75. desgl. von oben. Nach KARSTEN. Großkern und Kleinkern.

76. Die Verschmelzung vollendet. Nach J. LÜDEMUS.

77. desgl. nach KARSTEN. Verschmelzen der Großkerne.

---

*Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

## **Neuere Lehrbücher über Protozoen.**

Besprochen von

**Dr. M. Lühe** (Königsberg i. Pr.).

In den letzten Jahren hat die Protozoenforschung wichtige Fortschritte gemacht und ganz besonders sind diese Fortschritte unseren Kenntnissen von den parasitischen Protozoen zu gute gekommen. Es ist daher gewiß kein Zufall, daß das Jahr 1901 uns mehrere neue Lehrbücher gebracht hat, welche teils die Protozoen im allgemeinen, teils speziell die parasitischen Protozoen behandeln. Nur bei einem der in Rede stehenden Lehrbücher hat die Forschung der letzten Jahre keinen allzu einschneidenden Einfluß ausgeübt, nämlich bei der von MARCONE besorgten Übersetzung des Lehrbuchs der pathogenen Protozoen von SCHNEIDEMÜHL.<sup>1)</sup> Ist doch das deutsche Original dieses Lehrbuches<sup>2)</sup> bereits mehrere Jahre alt und zu einer Zeit erschienen, als die gewaltigen Fortschritte der Malariaforschung der letzten Jahre noch kaum anfangen sich bemerkbar zu machen, und waren doch dem Verf. bei Abfassung des Buches sogar die vom Jahre 1897 gebrachten wichtigen Fortschritte der Coccidienforschung noch unbekannt gewesen. Unter diesen Umständen ist natürlich das Buch, ganz abgesehen von dem Werte, welchen es bei seinem Erscheinen gehabt hat, heute völlig veraltet. Das hat auch der Übersetzer empfunden und versucht, diesem Mangel durch Zusätze abzuhelpen, während im übrigen der deutsche Urtext wörtlich übertragen wurde.

<sup>1)</sup> SCHNEIDEMÜHL, GIORGIO: I Protozoi come causa di malattie dell' uomo e degli animali. Prima versione dal tedesco autorizzata dall' autore con aggiunte del Prof. Dr GIUSEPPE MARCONE. 8°. 264 n. XXXI p. 36 Fig. Napoli 1901. L. 5,00.

<sup>2)</sup> SCHNEIDEMÜHL, GEORG: Die Protozoen als Krankheitserreger des Menschen und der Haustiere. Leipzig (W. Engelmann) 1898. 8°. VI n. 195 p. Mit 37 Abbildungen im Text.

Ob das Buch freilich durch diese Zusätze wesentlich gewonnen hat, darf billig bezweifelt werden, da seine Gesamtdisposition ohne völlige Umarbeitung doch nicht den heutigen Anschauungen angepaßt werden konnte \*) und da die Zusätze dem ursprünglichen Text häufig direkt widersprechen, ohne daß deswegen dieser Widerspruch auch immer an entsprechender Stelle hervorgehoben würde. So wird z. B., übersetzt aus dem Urtext, auf p. 66—67 das frühere Coccidiensystem von AIMÉ SCHNEIDER als „auch heute noch gültig“ („ancora oggi accettato“) bezeichnet, ohne Zusatz seitens des Übersetzers, der das den heutigen Anschauungen entsprechende Coccidiensystem erst in einer Anmerkung auf p. 104—105 giebt. Eine derartige Bearbeitung des Stoffes aber ist doch wohl für ein Lehrbuch ganz besonders ungeeignet.

Die drei anderen Protozoenlehrbücher, welche im Jahre 1901 publiziert wurden, sind:

LANG, A.: Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere. 2. umgearbeitete Auflage. 2. Lieferung: Protozoa. Vollständig neu bearbeitet. Mit 259 Abbildungen. 8°. VI u. 311 p. Jena (G. Fischer) 1901. M. 10,00.

CALKINS, GARY N.: The Protozoa. (Columbia University Biological Series Vol. VI.) 8°. XVI u. 347 p. 153 Fig. New-York (Mac Millan) 1901. \$ 3,00.

DOPLIN, F.: Die Protozoen als Parasiten und Krankheitserreger nach biologischen Gesichtspunkten dargestellt. Mit 220 Abbildungen im Text. 8°. XIII u. 274 p. Jena (G. Fischer) 1901. M. 7,00.

Um dieselben richtig zu würdigen, empfiehlt es sich, auch noch das letzterschienene frühere Protozoenlehrbuch zum Vergleich heranzuziehen, nämlich

DELAZE, YVES et HÉROUARD, Éd.: Traité de Zoologie concrète. T. I. La Cellule et les Protozoaires. Paris 1896. 8°. XXX u. 582 p., avec 870 figures, dont un grand nombre en plusieurs couleurs. Frs. 25

Weun wir diese vier Lehrbücher mit einander vergleichen, so finden wir, daß ein jedes seine Aufgabe in wesentlich anderer Weise anfaßt als die anderen.

DELAZE und HÉROUARD, um mit deren Werk als dem ältesten zu beginnen, verwerfen in ihrem Vorwort prinzipiell die namentlich in Deutschland übliche Methode, zunächst den Angehörigen eines

\*) Z. B. Anordnung der Protozoen: I. Gregarine; II. Mixosporidii; III. Coccidie; IV. Sarcosporidii; V. Emosporidii; VI. Acistisporidii; VII. Serosporidii; VIII. Amoebo-sporidii. — Die Amoebo-sporidien aber sind Gregarinen und deren Zusammengehörigkeit mit Coccidien und Haemosporidien ist von LANNÉ bereits 1897 erkannt worden (in der erst 1899 erschienenen Bearbeitung der Sporozoen fürs Tierreich).

Tierkreises, einer Klasse und einer Ordnung eine vergleichende Charakteristik zu widmen und dann die Familien und Gattungen nur nach ihren wichtigsten unterscheidenden Merkmalen zu charakterisieren. Sie vermissen hierbei die präzise Schilderung der Gesamtorganisation eines einzelnen Organismus, welche der Anfänger bedürfe, um eine klare Anschauung zu gewinnen, und sie ziehen es deshalb vor, in den einzelnen Klassen, Ordnungen und Unterordnungen gewidmeten Abschnitten auf alle Vergleiche zu verzichten und anstatt dessen das Bild eines Idealrepräsentanten der betreffenden systematischen Gruppe zu malen. Es ist dies allerdings eine imaginäre Abstraktion. Aber dieselbe ist sehr wohl geeignet, dem Anfänger eine körperliche Vorstellung von den Charakteren der betreffenden systematischen Kategorie zu geben, wie ich nach eigenen Erfahrungen aus meinem ersten in Freiburg i.Br. verbrachten Semester weiß.<sup>1)</sup> Die Schilderung dieser Idealrepräsentanten oder morphologischer Typen, wie DELAGE und HÉROUARD sie nennen, ist z. T. sehr ausführlich gehalten, Bau, Entwicklung und Physiologie finden in ihr gleiche Berücksichtigung, aber naturgemäß ist die ganze Darstellung stark schematisiert, im Text sowohl wie in den zahlreichen, das Verständnis des Textes erleichternden, farbigen Abbildungen. Es folgt dann in jeder Ordnung bez. Unterordnung wiederum unter Beigabe außerordentlich zahlreicher, wenn auch meist sehr kleiner Abbildungen eine Aufzählung und kurze Charakterisierung der Gattungen (Familien werden nicht berücksichtigt), von welchen die minder wichtigen in Anmerkungen verwiesen sind. Absolute Vollständigkeit ist hierbei nicht angestrebt, doch sind immerhin die meisten Gattungen angeführt. Auf diese Weise sind, namentlich bei den Radiolarien, sehr lange Gattungslisten entstanden; allerdings ist aber auch gerade bei den Radiolarien der Prozentsatz der nur in den Anmerkungen aufgeführten Genera besonders groß, indem jeder einzelnen im Text besprochenen Gattung eine lange Anmerkung mit „genres voisins“ angefügt ist. In dieser Behandlung der Gattungen scheint mir der größte Mangel des Buches zu liegen. Für den Anfänger dürfte die Anführung und Charakterisierung vieler Hunderte von Genera kaum einen großen Wert haben; für den in der Protozoenforschung bereits bewanderten würde sie einen solchen zweifellos haben, wenn auch bei den einzelnen Gattungen die wichtigste über dieselben handelnde Litteratur angeführt wäre — das ist aber

<sup>1)</sup> Die von DELAGE und HÉROUARD präkonisierte Methode ist also doch in Deutschland nicht so unbekannt, wie dieselben anzunehmen scheinen.

nicht geschehen, hätte ja natürlich auch nicht nur den Umfang des Buches noch weiter gesteigert, sondern auch seinen Charakter als Lehrbuch wesentlich verändert.

Von den Lehrbüchern des Jahres 1901 ist dasjenige von DOFLEIN dem *Traité* von DELAGE und HÉROUARD in seiner Auflage am ehesten vergleichbar, wenngleich es nicht sämtliche Protozoen behandelt, sondern nur die Parasiten unter denselben. Auch DOFLEIN legt den Schwerpunkt seiner Darstellung auf die zusammenhängende Schilderung der Gesamtorganisation der einzelnen Organismen, wenn er auch nicht wie DELAGE und HÉROUARD ideelle Typen, sondern wirklich existierende Arten schildert. Wenn jedoch DOFLEIN, der nur bei den pathogenen Arten Vollständigkeit angestrebt hat, von systematischen Gruppen, welche von einem gewissen allgemeinen Interesse sind, ohne daß doch ihre einzelnen Angehörigen als Parasiten eine praktische Bedeutung haben, nicht nur eine kurze allgemeine Charakteristik entwirft, sondern auch noch einzelne Arten schildert, so leitet ihn hierbei augenscheinlich ein ähnlicher Gesichtspunkt, wie DELAGE und HÉROUARD bei der Schilderung ihrer ideellen Typen: die als Beispiel ausgewählte Art soll offenbar nur die körperliche Vorstellung von den Eigentümlichkeiten der betreffenden Gruppe vermitteln helfen. Daneben finden sich bei DOFLEIN freilich auch in der allgemeinen Charakteristik der höheren Gruppen die von DELAGE und HÉROUARD perhorreszierten, unpersönlichen und vergleichenden Zusammenfassungen, wie sie in den meisten zoologischen Lehrbüchern üblich sind; doch sind dieselben verhältnismäßig kurz gefaßt und enthalten bei manchen Gruppen kaum etwas, was nicht bei der später folgenden Besprechung einzelner Arten noch einmal ausführlicher gesagt wäre. (Man vergl. z. B. die Schilderung des Zeugungskreises der Hämosporidien im allgemeinen auf p. 122—124 und diejenige des Zeugungskreises des Parasiten der perniziösen Malaria des Menschen, von DOFLEIN mit dem aus prioritätsrechtlichen Gründen unhaltbaren Namen *Plasmodium praecox* belegt, auf p. 131 bis 137.)

Unter dem Illustrationsschmucke, welcher in dem DOFLEIN'schen Buche diesen allgemeinen Besprechungen höherer Gruppen beigegeben ist, verdienen besondere Erwähnung die bildlichen Darstellungen ganzer Zeugungskreise. In der That ist diese von SCHAUDINN bei *Trichosphaerium*, *Coccidium schubergi* und *Proteosoma* zuerst angewandte Methode ungemein instruktiv und außer von DOFLEIN auch von LANG und CALKINS, sowie auch u. a. von BLAN-

CHARD,<sup>1)</sup> KOCH und COENEN<sup>2)</sup> und dem Ref.<sup>3)</sup> übernommen worden. DOFLEIN wendet nun diese Darstellungsmethode in ähnlicher Weise auch bei Amöben, Gregarinen und Myxosporidien an. Daß er hierbei nicht eine bestimmte Art der Darstellung zu Grunde legt, sondern „eine einkernige Amöbe“, „eine Gregarine“, „eine Myxobolus-Art“, ist freilich nicht nur eine formelle Differenz, sondern auch auf das Resultat nicht ganz ohne Einfluß geblieben. Besonders tritt dies bei der Gregarinenabbildung hervor, wo die von SIEDLECKI und CUENOT durch Beobachtung sicher gestellte Kopulation der Schwärmer vor Bildung der Pseudonavicellen, trotz ihrer Wichtigkeit für das richtige Verständnis der Gregarinenentwicklung, nicht eingetragen ist. An der betreffenden Stelle wird ebenso wie an einer ganz anderen Stelle desselben Zeugungskreises (unmittelbar nach der gemeinsamen Encystierung zweier Gregarinen der Schwärmermutterzellen) nur durch ein ? darauf hingewiesen, daß hier „Kopulation für einzelne Arten angegeben“ sei. Auch daß im Anschluß an ältere, durch die neuere Forschung als ungenau erkannte Beobachtungen in DOFLEIN'S Abbildung Schwärmer-(„Sporoblasten-“)Bildung von einer einzigen Mutterzelle anstatt von deren zweien ausgeht und dem entsprechend auch in der Muttercyste nur ein einziger Restkörper übrig bleibt, ist wohl die Folge davon, daß DOFLEIN, um ein allgemein gültiges Schema zu liefern, in fast vollkommener Anlehnung an die alten Abbildungen von AIMÉ SCHNEIDER nur den Zeugungskreis „einer Gregarine“, nicht den einer bestimmten, neuerdings genauer untersuchten Art dargestellt hat. Diese Differenz in der Methode gegenüber SCHAUDIN'S findet freilich, wie wir, um gerecht zu sein, durchaus anerkennen müssen, ihre Begründung z. T. darin, daß unsere Kenntnisse von dem Zeugungskreise der Gregarinen und noch mehr der Amöben und Myxosporidien auch noch nicht annähernd so vollkommene sind, wie die entsprechenden Kenntnisse von den Coccidien und Malariaparasiten. Und doch scheint dies nicht der Grund, wenigstens nicht der einzige Grund für die Abweichung DOFLEIN'S von dem SCHAUDIN'Schen Vorbilde zu sein. DOFLEIN hat nämlich außer den bereits genannten noch zwei weitere bildliche Darstellungen von Zeu-

<sup>1)</sup> BLANCHARD, RAPH.: Les coccidies et leur rôle pathogène. (Causeries Soc. Zool. France. Année 1900 No. 5 p. 133 - 172.)

<sup>2)</sup> KOCH, MAX u. COENEN, HERM.: Fortschritte der Malariaforschung in Italien. 8°. 27 p., 3 Fig. (Sep.-Abdr. a. Berlin. klin. Wochenschr. 1901. No. 10. u. 12.)

<sup>3)</sup> LÜCKE, M.: Ergebnisse der neueren Sporozoenforschung. Zusammenfassende Darstellung mit besonderer Berücksichtigung der Malariaparasiten und ihrer nächsten Verwandten. 8°. IV u. 100 p. Jena (G. Fischer) 1900.

gungskreisen gegeben: bei den Mycetozoen<sup>1)</sup> und bei den Flagellaten. In keiner von diesen beiden Abbildungen weisen, wie bei den Amöben, Gregarinen und Myxosporidien Fragezeichen auf Lücken unserer Kenntnisse hin und doch können auch sie den SCHAUDINN'schen Vorbildern nicht als gleichwertig an die Seite gestellt werden, einzig und allein deswegen, weil sie nicht wie diese sich auf die Darstellung des Zeugungskreises einzelner Arten beschränken, sondern zugleich mit den Vorzügen auch die von DELAGE und HÉROUARD so sehr betonten Fehler der vergleichenden Darstellung an sich tragen. Weder bei den Flagellaten noch bei den Mycetozoen verläuft ja die Entwicklung immer in derselben Weise, vielmehr weisen die verschiedenen Arten vielerlei Modifikationen in ihrem Entwicklungs gange auf. DOFLEIN hat versucht all diese verschiedenen Modifikationen in ein und dieselbe schematische Abbildung einzutragen, was an sich vom vergleichenden Standpunkt aus ja auch sehr viel für sich hat. Bei dem „Schema des Entwicklungskreises der Flagellaten“ ist auch die durch das genannte Verfahren bedingte Komplikation der Abbildung noch nicht sehr erheblich. Bei dem „Schema der Entwicklung von Myxomyceten und Verwandten“ ist dieselbe jedoch so groß, daß nicht nur ein recht genaues Studium der Abbildung, sondern auch ein bei einem Anfänger — und an solche wendet sich DOFLEIN's Lehrbuch, da auch jeder in der Protozoenforschung noch nicht bewanderte Mediziner in dem hier gemeinten Sinne als „Anfänger“ zu betrachten ist — nicht vorauszusetzendes Verständnis für die Protistenentwicklung erforderlich ist, um die genannte Abbildung richtig zu verstehen, bez. alles, was sie uns sagen soll, richtig heranzulesen. Im Vergleich hierzu scheint mir die Methode von DELAGE und HÉROUARD, soviel sich auch gegen sie einwenden läßt, immer noch die empfehlenswertere.

Wenn wir mit DELAGE und HÉROUARD eine scharfe Grenze ziehen wollen zwischen vergleichender Anatomie und „reiner Zoologie“, so müssen wir die Lehrbücher der beiden Franzosen sowie von DOFLEIN als „zoologische“ bezeichnen, da bei beiden die Systematik im Vordergrund steht und beide die Organisation zahlreicher einzelner Organismen zum hauptsächlichsten Gegenstande haben, wenn auch, wie gesagt, bei DOFLEIN vergleichende Betrachtungen nicht gänzlich fehlen. Im Gegensatz hierzu ist in den beiden anderen eingangs ge-

<sup>1)</sup> Im Gegensatz zu LANG und CALKINS behandelt DOFLEIN ähnlich wie auch DELAGE und HÉROUARD im Anschluß an die Rhizopoden auch noch die meist zu den Protophyten gerechneten Mycetozoen (s. Myxomyceten).

nannten Lehrbüchern, bei LANG und CALKINS, die Systematik nur nebensächliches Beiwerk. LANG giebt als Einleitung seines Buches eine kurze systematische Übersicht über die Protozoen, CALKINS giebt ähnliche gedrängte systematische Übersichten am Schlusse einzelner Kapitel. Das Hauptgewicht bei beiden liegt jedoch nicht in der Schilderung einzelner Organismen, beide wollen vielmehr vergleichende Darstellungen der Protozoenorganisation liefern. Am reinsten ausgesprochen ist dies Bestreben bei LANG, bei welchem die Anordnung des Stoffes fast einzig und allein von vergleichend-anatomischen Gesichtspunkten beherrscht wird, so weit man bei den Einzelligen überhaupt von vergleichender Anatomie sprechen darf. Die verschiedenen morphologischen Differenzierungen, welche am Körper der Einzelligen auftreten können (zum Zwecke des Schutzes, der Gestalts- und Ortsveränderungen, der Ernährung, Atmung, Excretion und Empfindung), werden durch den ganzen Kreis der Protozoen im Zusammenhange verfolgt, desgleichen die Erscheinungen der Vermehrung sowie der „vorübergehenden oder dauernden Verbindung oder Verschmelzung von Protozoenindividuen“. Einzelne Kapitel, z. B. diejenigen über Bewegungs- und Ernährungs-„Organellen“ enthalten eine schier unendliche Fülle von Detailangaben, welche gleichwohl infolge zweckmäßiger Anordnung des Stoffes, Gliederung desselben unter zahlreiche Überschriften und ausgedehnter Anwendung des Petitsatzes außerordentlich übersichtlich gruppiert erscheinen. Überhaupt wird das Werk von LANG, sobald wir nur BÜTSCHLI'S Bearbeitung der Protozoen für BRONN'S Klassen und Ordnungen ausnehmen, von keinem anderen Protozoenwerk bezüglich der Fülle des verarbeiteten Detailmaterials auch nur annähernd erreicht und die Verarbeitung dieses Materials nach lediglich vergleichend-morphologischen Gesichtspunkten steht in ihrer Geschlossenheit und Einheitlichkeit erst recht einzig da. Eine derartige vergleichende Darstellung alles dessen, was wir über die Organisation der Protozoen wissen, hatte bis dahin überhaupt noch nicht existiert; sie wird mit Rücksicht auf die neuen Gesichtspunkte, von denen sie getragen ist, voransichtlich dem Werke einen dauernden Wert verleihen, während ja sonst in der Regel der Wert von Lehrbüchern nur ein zeitlich begrenzter, ephemerer, zu sein pflegt. Auch in der kritischen Verarbeitung des benutzten Materials scheint mir dem LANG'schen Werke unter den hier besprochenen Lehrbüchern die Krone zu gebühren. Charakteristisch aber erscheint es gerade mit Rücksicht auf den von DELAGE und HÉROUARD eingenommenen Standpunkt, daß auch LANG augenscheinlich der Überzeugung gewesen ist, eine vergleichend

morphologische Darstellung vermöge für sich allein eine genügende Vorstellung von der Organisation der Protozoen nicht zu geben, sondern bedürfe vielmehr zu ihrer Ergänzung einer ausführlichen zusammenhängenden Schilderung einzelner ausgewählter Organisationstypen. Er läßt deshalb der Übersicht über das System der Protozoen, bevor er zu der den Hauptinhalt seines Buches ausmachenden vergleichenden Schilderung der Protozoenorganisation übergeht, zunächst eine eingehende Besprechung dreier einzelner Arten folgen: einer Amöbe als des einfachsten Protozoenorganismus, eines Radiolars zur Erläuterung der bereits innerhalb der Klasse der Sarkodinen erreichbaren Kompliziertheit der Organisation, endlich von *Paramecium* als Beispiel für die am höchsten entwickelte Protozoenklasse, die Infusorien. Hier ist bei der Besprechung der Amöbe und des *Parameciums* auch die Physiologie nach den Untersuchungen von VERWORN n. a. kurz berücksichtigt, welche — wohl in Zusammenhang mit dem Haupttitel des LANG'schen Werkes: Lehrbuch der vergleichenden Anatomie — eine zusammenhängende Besprechung in eigenen Paragraphen nicht gefunden hat.

Eine Hauptzierde des Werkes von LANG ebensowohl wie diejenigen von DOFLEIN bilden die zahlreichen und trefflichen Abbildungen. Daß eine große Zahl dieser Abbildungen beiden Lehrbüchern gemeinsam ist, liegt, zumal bei der Gleichheit des Verlages, in der Natur der Sache. So zahlreich aber auch bei LANG die Abbildungen sind, so gering ist die Zahl schematischer Abbildungen. Von den oben erwähnten bildlichen Darstellungen ganzer Zeugungskreise findet sich außer den nach SCHAUDINN's Originalen hergestellten Kopien der Zeugungskreise von *Trichosphaerium* und *Coccidium* nur noch eine von LANG selbst komponierte Abbildung des Zeugungskreises des Malariaparasiten, welche sich vor ähnlichen Abbildungen bei anderen Autoren dadurch unterscheidet, daß die in der Blutbahn des Menschen, im Hohlraum des Mückenmagens und in der Magenwandung der Mücke schmarotzenden Stadien durch graphische Darstellung unterschieden sind. Wer dies als einen Vorzug der Abbildung ansieht, wird es freilich auch als einen Mangel empfinden müssen, daß die in den Speicheldrüsen der Mücke schmarotzenden Stadien nicht auch in ähnlicher Weise nach ihrem Wohnsitz gekennzeichnet sind.

Im Gegensatz zu den bisher besprochenen Büchern verzichtet CALKINS gänzlich auf die zusammenhängende Schilderung einzelner Formen, seien es ideell konstruierte Organisationstypen, seien es wirklich existierende Arten. Er entfernt sich insofern am weitesten

von dem, was DELAGE und HÉROUARD von einem „zoologischen“ Lehrbuch verlangen. Sein Werk läßt sich ungezwungen in drei Teile gliedern, deren zweiter, Kapitel III—VI umfassend, hier zuerst besprochen sein mag. Die genannten vier Kapitel behandeln nämlich gesondert die Organisation der vier Protozoenklassen der Sarcodina, Mastigophora, Sporozoa und Infusoria. Die Anordnung des Stoffes in jedem dieser Kapitel ist durchaus von allgemein vergleichenden Gesichtspunkten diktiert. Den Beginn in jedem Kapitel macht eine allgemeine Einleitung. Dann folgt eine Schilderung der Organisation, deren Disponierung in den verschiedenen Kapiteln etwas verschieden ist, entsprechend der Verschiedenheit in der Organisation der Angehörigen verschiedener Protozoenklassen: bei den Sarcodinen z. B. werden zunächst die Hüllen, Schalen und Skelettbildungen besprochen, dann der Kern, die kontraktile Vakuole, die Encystierung, endlich die Ernährung. Hierauf folgt wieder gleichmäßig in jedem Kapitel ein Paragraph über die Fortpflanzung, ein weiterer über die gegenseitigen Verwandtschaftsverhältnisse der Angehörigen der betreffenden Gruppe und den Beschluß eines jeden Kapitels macht eine Übersicht des Systems der behandelten Protozoenklasse. Soweit also die Anordnung des Stoffes im großen und ganzen in Frage kommt, könnten die bisher besprochenen Kapitel wegen der scharfen Sonderung der verschiedenen Klassen und der vergleichenden Besprechung jeder einzelnen von ihnen mit der BÜTSCHLI'schen Bearbeitung der Protozoen in BRONN's Klassen und Ordnungen verglichen werden, während andererseits freilich nicht nur der verschiedene Umfang, sondern auch die Verschiedenheit in der kritischen Verarbeitung des Materiales einen solchen Vergleich wieder ausschließt.

Wie nun LANG seiner einheitlich gehaltenen vergleichenden Schilderung der Protozoenorganisation eine detaillierte Besprechung einzelner Organisationstypen vorausschickt, so finden wir umgekehrt in dem Werke von CALKINS vor der erwähnten Besprechung der einzelnen Protozoenklassen einen allgemeinen Abschnitt, welcher in „Introduction and Chapter I.“ eine historische Einleitung bringt und in Kapitel II eine dem hentigen Wissensstande entsprechende gedrängte Übersicht über die allgemeine Morphologie und Physiologie der Protozoen. Ist dieser erste Abschnitt des Buches ganz allgemein gehalten, der zweite bereits oben besprochene bis zu einem gewissen Grade nach dem System gegliedert, so enthält der dritte und letzte, von Kapitel VII—IX gebildete eine der Stoffbehandlung in LANG's Lehrbuch entsprechende vergleichende Besprechung einiger Spezialfragen von besonderem Interesse, welche der Protozoenorganismus

darbietet. Kapitel VII behandelt im Zusammenhange die Befruchtungsvorgänge bei den Protozoen, auf welche ich weiter unten noch einmal zurückkomme. In Kapitel VIII wird die spezielle Morphologie des Protozookernes besprochen, welche in dem sonst so gründlichen Werke von LANG überhaupt nicht näher im Zusammenhange berücksichtigt ist. Auch sonst ist meines Wissens eine ähnliche zusammenfassende Besprechung der Kernverhältnisse der Protozoen, speziell der so ungemein mannigfaltigen Erscheinungen der Kernteilung in neuerer Zeit noch nicht versucht worden, so daß schon aus diesem Grunde das betreffende Kapitel des CALKINS'schen Buches alle Beachtung verdient. Das letzte (IX.) Kapitel endlich behandelt einige physiologische Fragen: intracelluläre Verdauung, Atmung, Sekretion und Exkretion, Reizbarkeit, die physiologische Bedeutung des Kernes, die von RHUMBLER versuchte physikalische Analyse der Nahrungsaufnahme bei Protozoen und ähnliche Fragen.

Im allgemeinen ist zur Charakterisierung des Buches von CALKINS noch zu bemerken, daß der amerikanische Gelehrte sich bestrebt hat, einen leicht lesbaren flüssigen Text zu schreiben. Ein wie großer Vorzug dies auch ist, so hat doch darunter zum Teil die Übersichtlichkeit etwas gelitten. Auch ist es vielleicht die Folge jenes Bestrebens, daß sehr vielfach anstatt präziser Angaben über bestimmte Arten u. s. w. sich mehr allgemein gehaltene Wendungen finden, wie sie DELAGE und HÉROUARD offenbar im Sinne haben, wenn sie von „unpersönlichen“ Darstellungen sprechen. Infolgedessen kann das Buch von CALKINS sich an Fülle des beigebrachten Detailmaterials mit demjenigen von LANG nicht messen, obwohl es im einzelnen infolge der verschiedenen Gesichtspunkte der beiden Verfasser manches Detail beibringt, welches man bei LANG vergebens suchen würde, außer in den Kapiteln, welche über den Kern und über physiologische Fragen handeln, namentlich noch in dem Kapitel über die Befruchtungsvorgänge, in welchem die Verschiedenheit der Auffassung gegenüber LANG am auffälligsten in die Erscheinung tritt. Auch hinsichtlich seines Abbildungsschmuckes steht das Buch von CALKINS in etwas zurück, insofern die Zahl der Abbildungen bei ihm am geringsten ist (870 bei DELAGE und HÉROUARD, 259 bei LANG, 220 bei DOFLEIN, 153 bei CALKINS). Die technische Ausführung der Abbildungen kann aber auch bei CALKINS, wenngleich nicht ganz allgemein, so doch für einen großen Teil der Abbildungen als musterzüglich bezeichnet werden. Schließlich sei auch noch betont, daß auch CALKINS ähnlich wie DOFLEIN die Resultate eigener Untersuchungen in seine Darstellung verwebt hat, wogegen das

Werk von LANG einzig und allein eine Zusammenstellung auf Grund der vorhandenen Litteratur ist.

Ganz besonders verlockend zu einem näheren Vergleich ist die Besprechung der Befruchtungsvorgänge bei LANG einerseits, bei CALKINS andererseits, da beide Verfasser dieselben im Zusammenhange vergleichend besprechen und hierbei, wie bereits angedeutet, von ganz verschiedenen Auffassungen ausgehend zu ganz verschiedenen Gruppierungen derselben Erscheinungen kommen. Ich kann hier freilich, da es mir nur auf eine allgemeine Charakterisierung der besprochenen Lehrbücher ankam, auf diese Detailfragen nicht allzuweit eingehen. Ich beschränke mich deshalb darauf, einfach die von LANG und CALKINS angewandte Einteilung der Befruchtungsvorgänge neben einander und ihnen beiden anstatt einer vergleichenden kritischen Besprechung einen von mir selbst jüngst an anderer Stelle publizierten Einteilungsversuch gegenüber zu stellen.

#### I. LANG unterscheidet:

1. Partielle Karyogamie. — Es verschmelzen nur Teilstücke der Kerne beider Paarlinge. Beispiele: *Actinophrys sol*, *Monocystis magna* (VON LANG noch angeführt auf Grund der durch die neuere Forschung nicht bestätigten Angaben von WOLTERS), *Noctiluca miliaris* und die Ciliaten.
2. Totale Karyogamie oder Kopulation. — Verschmelzung der ganzen Kerne beider Paarlinge.
  - a) Homogamie: bei *Trichosphaerium*, *Actinosphaerium* u. a.
  - b) Heterogamie: bei Vorticellinen, Coccidien, Hämosporidien und (wahrscheinlich) bei den Radiolarien.

#### II. CALKINS unterscheidet;

1. Dauernde oder vorübergehende Vereinigung einander ähnlicher erwachsener Individuen (Isogamie); bei *Actinophrys*, *Noctiluca*, Ciliaten.
2. Vereinigung von Individuen, welche einander in jeder Hinsicht mit Ausnahme der Größe ähulich sind (Anisogamie): bei einzelnen Flagellaten und bei Vorticellinen.
3. Vereinigung reduzierter Individuen (Schwärmosporen) (Isogamie oder Anisogamie): bei Gregarinen (auch den LANG noch unbekannt gewesenen neueren Untersuchungen) und manchen Flagellaten (z. B. *Chlorogonium*, *Gonium*, *Pandorina*, *Eudorina*).

4. Vereinigung spezialisierter Individuen (männliche und weibliche Zellen, Spermatozoen und Eier): bei Coccidien, Volvox.

III. LÜHE<sup>1)</sup> unterscheidet unter Hinweis auf die vom phylogenetischen Gesichtspunkt aus anscheinend stark abgeleitete Kopulation von *Actinosphaerium*, sowie die infolge Ausbleibens der Kernverschmelzung verhältnismäßig isoliert stehende Plastogamie gewisser Foraminiferen:

1. Kopulation: dauernde und vollkommene Verschmelzung zweier Individuen unter Verschmelzung auch der Kerne.
  - a) Isomacrogamie: Kopulanten von erwachsenen vegetativen Individuen nicht unterscheidbar (*Actinophrys*, *Noctiluca*).
  - b) Isomicrogamie: Kopulanten spezifische Isogameten (*Trichosphaerium*, Gregarinen).
  - c) Oogamie: Kopulanten spezifische, sexuell differenzierte Gameten (Coccidien, Malaria Parasiten, *Volvox*).
  - d) Pädogamie (bei *Polytoma*) = phylogenetische Zwischenstufe zwischen a und b?
  - e) Fakultative Anisogamie (bei *Pandorina* und Chlamydomonaden) = Übergangsstufe zu c?
2. Konjugation der Infusorien: unter Auffassung der Teilungsprodukte des Mikronukleus als rudimentärer Schwärmer, d. h. Homologa der Isogameten von 1b und der Mikrogameten von 1c, phylogenetisch von der Isomicrogamie abzuleiten.
  - a) Allelogamie: mit gegenseitiger Befruchtung (*Paramecium* u. a.).
  - b) Heterogamie: mit einseitiger Befruchtung (sekundär entstanden, bei Vorticellinen).

Mit dieser Gegenüberstellung, welche durch die bei zwei von den besprochenen Lehrbüchern sich findende grundverschiedene Behandlung desselben Themas veranlaßt ist und welche für sich selber sprechen mag, da eine eingehendere sachliche Prüfung hier zu weit führen würde, bin ich am Schluß meiner Besprechung angelangt. Daß die Darstellungsweise in den verschiedenen Lehrbüchern, wie ich dies hier zu schildern versucht habe, eine recht verschiedene ist, hängt freilich z. T. mit Art und Umfang des behandelten Stoffes

<sup>1)</sup> LÜHE, M.: Über Befruchtungsvorgänge bei Protozoen.. 4°. 3 p. (S.-A. a. Schriften d. physikal.-ökonom. Gesellsch. Königsberg i. Pr. Jahrg. XLIII. 1902. Sitzg. d. biol. Sektion am 30. Januar 1902.)

zusammen, insofern namentlich DOFLEIN's Werk, welches den Leser mit den verschiedenen Typen der parasitisch lebenden Protozoen und ganz speziell mit deren pathogenen Arten vertraut machen will<sup>1)</sup>, in einem gewissen Gegensatz steht zu den drei anderen Lehrbüchern, welche die Organisation der Protozoen überhaupt in ihrer ganzen Mannigfaltigkeit zu schildern unternehmen. Aber auch über diese sachlichen Differenzen hinaus bewährt sich aufs neue der alte Satz: „Wenn zwei dasselbe thun, so ist es nicht dasselbe.“ Jedes der besprochenen Lehrbücher hat seine ausgesprochenen Eigenheiten, jedes seine Vorzüge, aber auch seine mehr oder weniger ausgesprochenen Mängel, und in gewissem Sinne ergänzen sie sich daher alle vier gegenseitig, und zwar dies bezüglich des behandelten Stoffes nicht minder, wie bezüglich ihrer reichhaltigen Litteraturverzeichnisse, wiewgleich die bibliographische Genauigkeit in den Citaten nicht bei allen die gleiche ist: besonders groß bei CALKINS trotz der zur Anwendung gelangten starken Abkürzungen und trotz der engen Zusammendrängung der fortlaufend ohne Zeilenabsatz an einander gereihten Einzelcitate, besonders gering bei DOFLEIN, wo häufig nur die Zeitschrift angeführt ist und die Titel der in Zeitschriften erschienenen Arbeiten stets, die Seitenzahlen nicht selten fehlen; LANG führt zwar außer der Zeitschrift stets auch den Titel der Arbeit an, läßt dafür aber stets die Seitenzahlen fort, obwohl dies bei der Anordnung des Druckes auf den vom Litteraturverzeichnis eingenommenen Raum fast ganz ohne Einfluß bleiben mußte.

---

<sup>1)</sup> Auf die durch diesen speziellen Zweck des DOFLEIN'schen Buches bedingten Eigenheiten desselben hier näher einzugehen, würde den Rahmen der beabsichtigten vergleichenden Charakterisierung der verschiedenen Lehrbücher um so mehr überschreiten, als ich eine Besprechung jenes Buches vom speziell parasitologischen Standpunkte bereits an anderer Stelle geliefert habe. (Vergl. Centralbl. f. Bakteriologie n. s. w. I. Abtlg. Referate. Bd. XXXI. 1902. No. 7 p. 204—209.)

*Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

## Des Trypanosomes des Poissons.

Par

M. M. A. Laveran et F. Mesnil, Institut Pasteur, Paris.

(Mit 15 Textfiguren.)

---

La présence de Protozoaires flagellés a été signalée depuis longtemps dans le sang de certains poissons; mais, jusq'ici, on s'était borné à étudier ces parasites dans le sang frais et c'est seulement sur des préparations de sang desséché et convenablement coloré qu'on peut se rendre compte de leur structure et de leur mode de multiplication. La technique applicable à l'étude des Protozoaires a fait, dans ces dernières années, de grands progrès et nous avons pensé qu'il serait intéressant de reprendre l'histoire des Trypanosomes des Poissons en utilisant cette technique qui faisait défaut à nos devanciers.

Au cours de nos recherches sur la morphologie des Trypanosomes des Poissons, nous avons trouvé plusieurs espèces nouvelles se rapportant au genre *Trypanosoma* et un flagellé à membrane ondulante, bien distinct des Trypanosomes connus, pour lequel nous avons dû créer un genre nouveau, le genre *Trypanoplasma*.

---

### I. Historique.

En 1841, VALENTIN a signalé dans le sang d'une truite (*Salmo fario*) l'existence d'un parasite qu'il rapproche des Amibes d'EUENBERG<sup>1)</sup>, mais qui, d'après la courte description et les figures qu'il en donne, doit être rapproché plutôt des hématozoaires auxquels GRUBY a donné en 1843 le nom de Trypanosomes.

<sup>1)</sup> VALENTIN: Archives de J. MÜLLER, 1841, p. 435.

REMAK a observé dans le sang du brochet (*Esox lucius*) et de plusieurs autres poissons d'eau douce des hématozoaires animés de mouvements très vifs, ayant une partie membraneuse transparente et des prolongements dentés qui disparaissent quand les parasites sont au repos.<sup>1)</sup> Il ne semble pas douteux qu'il s'agisse de Trypanosomes; la membrane ondulante donne très bien, dans les préparations examinées à l'état frais, l'impression des prolongements dentés décrits par REMAK.<sup>2)</sup>

GROS a constaté l'existence de vermicules dans le sang de bon nombre de poissons: goujon, motelle, perche, sterlet, lotte, tanche, etc. . . . L'hématozoaire de la motelle a  $45 \mu$  de long sur  $1 \mu$  de large, il est animé de mouvements très vifs; protéiforme, il se présente le plus souvent sous l'aspect d'un ruban qui se plisse et se tord dans tous les sens.<sup>3)</sup> A cette description, on ne peut pas méconnaître des Trypanosomes.

BERG et CRÉPLIN ont décrit le Trypanosome du brochet qui a été rencontré par BERG 4 fois sur 5. La longueur des parasites, d'après BERG, est de 1 fois  $\frac{1}{2}$  à 3 fois le grand diamètre des hématies.<sup>3)</sup>

Les hématozoaires trouvés par WEDL chez le goujon et chez une tanche paraissent devoir être considérés plutôt comme des Hémogregarines que comme des Trypanosomes.<sup>4)</sup>

CHAUSSAT a vu dans le sang du barbeau un hématozoaire voisin des Trypanosomes de la grenouille.<sup>5)</sup>

En 1883, MITROPHANOW a bien décrit deux espèces de Trypanosomes des Poissons sous les noms de *Haematomonas cobitis* et *Haematomonas carassii*. D'après les descriptions et les figures de MITROPHANOW<sup>6)</sup>, ces parasites appartiennent au genre *Trypanosoma*.

*Tr. cobitis* a été trouvé dans le sang de *Cobitis fossilis*. Le parasite mesure 30 à 40  $\mu$  de long sur 1 à  $1\frac{1}{2} \mu$  de large. Le corps allongé, vermiforme, est garni d'une membrane ondulante en

<sup>1)</sup> REMAK: CANSTATT'S Jahresbericht, 1842, p. 10.

<sup>2)</sup> GROS: Bulletin de la Soc. imp. des Naturalistes de Moscou, 1845, t. 18, 1<sup>e</sup> partie, p. 423.

<sup>3)</sup> BERG: Hämatozoën des Hechtes, Archiv Skandinavischer Beiträge zur Naturgeschichte, 1845, t. I, p. 308. — CRÉPLIN, Remarques à la suite de la communication de BERG.

<sup>4)</sup> WEDL: Denkschriften der Wiener Akad. der Wissensch., 1850, 2<sup>e</sup> Abt., p. 15.

<sup>5)</sup> CHAUSSAT: Thèse, Paris, 1850.

<sup>6)</sup> MITROPHANOW: Biologisches Centralblatt, 15 mars 1883, t. III, p. 35.

spirale; les deux extrémités sont effilées, l'une d'elles, celle qui est dirigée en avant dans les mouvements, se termine en flagelle.

*Tr. carassii* a été trouvé dans le sang de *Carassius vulgaris*; il est plus grand, plus aplati que le précédent avec lequel il a d'ailleurs une grande analogie.

Ces Trypanosomes sont évidemment très voisins du Trypanosome du brochet que nous décrivons plus loin.

DANILEWSKY a trouvé des Trypanosomes chez *Cyprinus carpio*, *Tinca tinca*, *Cobitis fossilis* et *C. barbatula*, *Esox lucius*, *Perca fluviatilis*, *Carassius vulgaris*.<sup>1)</sup> D'après DANILEWSKY, il faudrait distinguer deux formes de Trypanosomes des Poissons: une forme grêle, rubanée et une forme en fuseau, les deux formes présentant d'ailleurs une membrane ondulante et un flagelle. La multiplication se ferait par division binaire inégale.

CHALACHNIKOW a trouvé des Trypanosomes dans le sang d'un grand nombre de Poissons pêchés dans les cours d'eau du gouvernement de Kherson (Russie), notamment chez *Cyprinus carpio*, *Esox lucius*, *Carassius vulgaris* et *Acerina vulgaris*.<sup>2)</sup>

CHALACHNIKOW admet deux formes de Trypanosomes chez les Poissons:

1° Trypanosome à forme plate simple ayant une grande analogie avec le Trypanosome à forme plate de la grenouille; une variété de ce Trypanosome présenterait deux flagelles, un flagelle antérieur plus long, un flagelle postérieur plus court et plus mince.

2° Trypanosome fusiforme avec membrane ondulante en spirale. Cette forme aurait trois variétés qui sont mal caractérisées.

Les jeunes Trypanosomes des poissons peuvent, d'après CHALACHNIKOW, se multiplier par division longitudinale; l'auteur aurait vu aussi dans du sang de *Cyprinus carpio* et de *Esox lucius*, conservé quelques jours *in vitro*, des masses protoplasmiques en voie de division et de jeunes Trypanosomes.

D'après LINGARD, les Poissons d'eau douce de l'Inde ont souvent des Trypanosomes dans le sang et parfois ces parasites sont très nombreux. Comme forme, ces Trypanosomes paraissent se rapprocher des espèces décrites par MITROPHANOW. Les poissons qui vivent dans la boue sont plus souvent infectés que les autres.<sup>3)</sup>

<sup>1)</sup> DANILEWSKY: Biologisches Centralblatt, 1er nov. 1885 et Rech. sur les parasites du sang des oiseaux, Kharkov, 1889.

<sup>2)</sup> CHALACHNIKOW: Recherches sur les parasites du sang, Kharkov, 1888.

<sup>3)</sup> LINGARD: Report on Surra, etc. . . , t. II, part. 1, 1890, p. 155.

## II. Matériel et Procédés d'étude. — Infections expérimentales.

**Espèces parasitées.** Durant les vacances de l'été de 1901, nous avons examiné systématiquement, pour la recherche des Flagellés, l'un de nous le sang des poissons de la Moselle ou de ses affluents, aux environs immédiats de Metz, l'autre le sang d'un grand nombre de poissons osseux marins pêchés dans l'anse S<sup>t</sup> Martin, près du cap de la Hague (Manche).

Cette première recherche nous a mis en possession d'un Trypanosome de poisson d'eau douce, le Brochet, et d'un Trypanosome de poisson marin, la Sole. Nous avons retrouvé le Trypanosome du Brochet dans des individus achetés sur le marché de Paris et nous avons pu réaliser avec lui des infections expérimentales.

Parmi les Poissons vivant dans les canaux du laboratoire Pasteur, à Garches (Seine et Oise), l'un, le Rotengle<sup>1)</sup> (*Scardinius erythrophthalmus*), est parasité par un Trypanosome très particulier, dont nous avons fait le type du genre nouveau *Trypanoplasma*.

Enfin, dans un lot de poissons morts qui nous ont été expédiés par les soins de l'Inspecteur des Eaux et Forêts de la Sarthe et qui avaient été pêchés malades dans la rivière Sarthe, entre Sablé et Avoise, deux renfermaient des Trypanosomes dans leur sang, une Anguille et une Brème. Le sang de l'Anguille était parfaitement conservé; il n'était pas encore envahi par les Bactériacées; aussi, avons-nous pu étudier, sur préparations colorées, le Trypanosome qu'il contenait. Mais le sang de la Brème était en trop mauvais état pour qu'une étude de son Trypanosome ait été possible. —

**Modes d'infection.** On n'a aucune idée de la façon dont les Poissons contractent une infection à Trypanosomes. Dans le cas des Mammifères, on sait que l'agent de contagion est souvent un insecte suceur (puces et poux pour le Trypanosome des rats, mouche tsé-tsé pour celui du Nagana). Or, nos recherches sur les Trypanosomes des Poissons, ne nous ayant montré que des formes analogues à celles que l'on rencontre dans les infections des Mammifères, et pas une seule forme de résistance, nous pensons que, dans le cas des Poissons, la contagion se fait aussi par l'intermédiaire de quelque ectoparasite. Ces ectoparasites sont surtout nombreux sur les branchies, c'est sans doute par cette région que se fait l'infection. —

<sup>1)</sup> Ce nom est évidemment une corruption du nom alsacien ROTHEUGE (yeux rouges).

**Infections expérimentales.** Les expériences qui suivent montrent qu'il est facile d'inoculer les Trypanosomes d'un Poisson à un animal de même espèce en injectant dans le péritoine un peu du sang qui contient des Trypanosomes.

**Expérience I.** — Le 15 avril 1902, un Brochet de 500 grammes environ est sacrifié; le sang, qui contient des Trypanosomes en très-petit nombre, est mélangé à de l'eau physiologique citratée et l'on injecte 0,5 cm<sup>3</sup> du mélange dans la cavité péritonéale de deux jeunes Brochets. Ces Brochets, qui mesurent l'un 15 cm et l'autre 12 cm de long, sont conservés au laboratoire depuis plusieurs mois; l'examen de leur sang fait à diverses reprises n'a jamais révélé l'existence de Trypanosomes; nous désignerons ces Brochets par les lettres A et B.

**Brochet A:** 15 cm de long. — Examen du sang fait le 23 avril, 8 jours après l'inoculation: on ne voit aucun Trypanosome. — 3 mai, Trypanosomes rares. — 11 mai, le nombre des Trypanosomes a sensiblement augmenté. A partir du 20 mai, le nombre des Trypanosomes diminue; le 4 juin, on a de la peine à trouver un Trypanosome dans une préparation de sang qui est longuement examinée. Le Brochet a survécu; il avait encore des Trypanosomes en juillet.

**Brochet B:** 12 cm de long. — Le 2 mai, 17 jours après l'inoculation, on note, à l'examen du sang, des Trypanosomes très-rares. — 7 mai, le nombre des parasites a sensiblement augmenté; à un grossissement de 400 diamètres, on compte jusqu'à 5 Trypanosomes dans un même champ. Le 13 mai, le Brochet est sacrifié; le nombre des Trypanosomes a diminué. Les Trypanosomes ne sont pas plus nombreux dans les vaisseaux des reins ou de la rate que dans le sang recueilli dans le cœur ou à la périphérie.

**Expérience II.** — Le 8 mai 1902, le sang d'un Rotengle, contenant de rares *Trypanoplasma Borrelli*, est inoculé dans la cavité péritonéale de cinq Rotengles (deux de dimension moyenne et trois petits); chacun des Poissons inoculés reçoit 0,5 cm<sup>3</sup> environ du sang fortement dilué dans de l'eau physiologique citratée. Les cinq Rotengles ont été examinés avec soin avant l'inoculation; l'existence de Trypanosomes n'a été notée chez aucun d'eux.

16 mai: l'examen du sang fait chez deux des Rotengles inoculés est négatif.

21—26 mai: on note l'existence de Trypanoplasmes en petit nombre chez trois des Rotengles inoculés, l'examen du sang est négatif chez les deux autres.

29 mai: deux des Rotengles sont trouvés morts (un moyen et un petit); ce sont justement ceux chez lesquels l'examen du sang a été négatif. — Les Trypanoplasmes sont rares dans le sang des trois Rotengles infectés; les deux petits Rotengles sont sacrifiés; les Trypanoplasmes sont rares dans la rate et dans les reins comme dans le sang pris à la périphérie. — Chez le Rotengle moyen qui survit, l'examen du sang, fait dans les premiers jours de juin, montre des Trypanoplasmes très-rares.

Cette expérience sur les Trypanoplasmes du Rotengle a été répétée plusieurs fois avec des résultats analogues: les parasites apparaissent au bout de 15 à 20 jours dans le sang des Poissons inoculés; leur nombre augmente pendant 10 à 15 jours, puis diminue ensuite plus ou moins rapidement. Aucun des animaux inoculés n'a montré, à l'examen du sang, de Trypanoplasmes en grand nombre,

aucun n'est mort d'accidents pouvant être imputés aux hématozoaires; s'ils sont pathogènes, ce n'est qu'à un bien faible degré.

Ces expériences d'infection, en dehors de leur intérêt propre, nous ont encore permis de résoudre le problème du mode de multiplication des Trypanosomes de Poissons, problème pour la solution duquel l'étude du sang de Poissons infectés naturellement ne nous fournissait à peu près aucune donnée. —

**Examen des Trypanosomes. — Conservation.** — Les procédés d'étude que nous avons employés avec les Trypanosomes des Poissons sont les mêmes que ceux qui nous ont servi pour les Trypanosomes des Mammifères et des Grenouilles: examen à l'état frais et dans des préparations colorées.

On recueille facilement quelques gouttes de sang de poisson en coupant, à leur base, 2—3 rayons de la nageoire caudale. Ce sang est ensuite examiné au microscope, entre lame et lamelle, pour y rechercher les Trypanosomes et étudier leurs mouvements. Quand on veut conserver le sang en goutte pendante ou s'en servir pour pratiquer des inoculations, on le dilue dans de l'eau physiologique citratée qui empêche la coagulation, tout en conservant aux Trypanosomes leur mobilité.

Les Trypanosomes des Poissons peuvent vivre pendant quelques jours *in vitro*.

BERG (l. c.) a conservé, vivants, des Trypanosomes du Brochet pendant six jours, à la température de 12°, dans une préparation de sang ordinaire.

MITROPHANOW a réussi à garder vivants, pendant 3 ou 4 jours, des Trypanosomes de Poissons dans du sang, mélangé à de l'eau physiologique. Une température assez basse constitue, dit-il, une bonne condition pour leur conservation (l. c., p. 39); cela s'accorde bien avec les observations que nous avons faites sur *Tr. Lewisi*.<sup>1)</sup>

CHALACHNIKOW (l. c.) aurait vu, dans le sang de *Cyprinus carpio* et de *Esox lucius*, conservé quelques jours *in vitro*, des masses protoplasmiques en voie de division qu'il considère comme des formes de multiplication des Trypanosomes. A notre avis, il n'en est rien. Peut-être les Trypanosomes des Poissons peuvent-ils s'agglutiner *in vitro*, comme le font d'autres Trypanosomes<sup>2)</sup>, ce qui expliquerait certaines des formes décrites par CHALACHNIKOW.

<sup>1)</sup> LAVERAN et MESNIL: Soc. de Biologie, 6 oct. 1900 et Ann. Inst. Pasteur, 25 sept. 1901, t. XV.

<sup>2)</sup> LAVERAN: Soc. de Biologie, 9 juin 1900. — LAVERAN et MESNIL: Ann. Inst. Pasteur, 25 septembre 1901.

Nous avons conservé aussi pendant plusieurs jours des Trypanosomes du Brochet dans du sang pur ou mélangé à de l'eau physiologique; nous n'avons jamais observé, dans ces conditions, ni les formes de division décrites par CHALACHNIKOW, ni agglutination. Mais pour que ce dernier phénomène puisse s'observer facilement, il faut évidemment que les Trypanosomes soient assez nombreux dans le sang, ce qui n'a jamais été le cas dans nos examens de sang de Poissons. Il est possible que, les Poissons examinés par CHALACHNIKOW étant plus fortement parasités que les nôtres, des agglutinations aient pu se produire. —

**Procédé de coloration.** Pour étudier la structure des Trypanosomes, il faut employer un procédé de coloration particulier, la chromatine de ces organismes se colorant mal ou ne se colorant pas par les couleurs basiques telles que le bleu de méthylène et l'hématoxyline. Il convient de traiter le sang [préalablement étalé en couche mince sur une lame ou une lamelle, puis desséché rapidement et fixé 10 minutes à l'alcool absolu], par un mélange d'éosine et de bleu Borrel (bleu de méthylène à l'oxyde d'argent). On laisse la préparation 10 à 15 minutes dans le bain colorant. On décolore ensuite par une solution de tannin.

Cette méthode, imaginée par l'un de nous, a été déjà décrite à diverses reprises<sup>2)</sup>; nous renvoyons à ces publications pour les détails. —

### III. Étude morphologique des Trypanosomes des Poissons appartenant au genre *Trypanosoma* Gruby (LAVÉLAN et MESNIL emend.)<sup>1)</sup>

**A. *Trypanosoma Remaki* LAVÉLAN et MESNIL.** — Nous avons désigné le Trypanosome des Brochets, sous le nom de Try-

<sup>1)</sup> Dans une note antérieure (Comptes Rendus Ac. Sciences, t. CXXXIII, p. 131, 15 juill. 1901), nous avons défini ainsi le genre *Trypanosoma* GRUBY 1843: „Flagellés à corps fusiforme, présentant latéralement une membrane ondulante dont le bord épaissi se termine en arrière, dans la seconde moitié du corps, à une masse centrosomique et se prolonge en avant par un flagelle libre. Divisions longitudinales binaires inégales.“ — En somme, c'est la diagnose de *Herpetomonas* S. KENT 1881, SENN 1900 emend. — En montrant que le Trypanosome de *Rana esculenta*, espèce type du genre *Trypanosoma*, répond à cette diagnose, nous avons prouvé que le genre *Herpetomonas* (au sens de SENN 1900) devait disparaître de la nomenclature des Flagellés à membrane ondulante. Mais nous avons en soin de déclarer (l. c., p. 133, note 1) „qu'on avait le droit de conserver le genre *Herpetomonas* pour désigner le flagellé du tube

panosoma Remaki, le dédiant à REMAK qui, le premier, l'a observé.<sup>1)</sup>

Ce Trypanosome paraît avoir une large distribution géographique: REMAK, BERG, DANILEWSKY, CHALACHNIKOW et nous-mêmes, l'avons observé chez des Brochets des diverses régions de l'Europe. La fréquence de l'infection est assez grande: à Paris, comme en Lorraine, nous avons trouvé des parasites chez trois Brochets sur quatre de 500 grammes ou au-dessus. — Les parasites ne sont jamais très-nombreux et ils sont parfois si rares qu'un examen prolongé est nécessaire pour en découvrir un.

Dans le sang frais, Tr. Remaki a l'aspect d'un vermicule animé de mouvements très-vifs, bordé d'un côté d'une membrane ondulante; il se contourne plus que Tr. Lewisi (Trypanosome des Rats); il se pelotonne souvent sur lui-même. — Mais on ne peut bien étudier sa structure que sur des préparations colorées. On remarque alors que le sang de la plupart des Brochets infectés renferme des parasites de deux types assez distincts, différant surtout par la taille. Nous allons les décrire comme deux variétés différentes de Tr. Remaki (var. parva et magna).

Tr. Remaki var. parva mesure en moyenne 28 à 30  $\mu$  de long, flagelle compris; le corps entre pour 15 à 20  $\mu$  dans ce chiffre. Mais nous avons mesuré des exemplaires atteignant 42  $\mu$  (25 pour le corps, 17 pour le flagelle), tandis que d'autres n'avaient que 20  $\mu$  (10  $\mu$  + 10  $\mu$ ). —

digestif de *Musca domestica*, KENT l'ayant créé pour cette espèce<sup>2)</sup>. Il avait déjà été employé, à ce titre, par BÜTSCHLI (BRONN'S Tierreich); il vient de l'être de nouveau par DOPLEIN (Die Protozoen als Parasiten, etc., Jena, G. Fischer, 1901) et par LÉGER (Comptes Rendus Ac. Sc., t. CXXXIV, p. 665, 17 mars 1902). — DOPLEIN (l. c.) admet le genre *Trypanosoma* GRUBY avec une acception plus large que la nôtre. Cela tient à ce qu'il y fait entrer à tort le *Trypanosoma Balbianii* de Certes qui est une Bactériacée (LAVERAN et MESSIL, Soc. Biologie, 19 oct. 1901), le *Tryp. Eberthi* qui est probablement un *Trichomonas* et le *Trypanomonas Danilewskyi* de LANNÉ, sur lequel nous reviendrons à propos de notre genre *Trypanoplasma* (voir infra). De plus, ne connaissant pas notre travail sur le Trypanosome de RANA esculenta (Soc. Biologie, 22 juin 1901), il donne une diagnose inexacte de ce Trypanosome; il en résulte que sa subdivision du genre *Trypanosoma* en sous-genres ne peut pas non plus être maintenue. — Sur toutes ces questions de nomenclature, nous constatons que nous sommes maintenant en parfait accord avec SENN, qui vient de publier, dans ces Archives (Bd. I, Heft II), un résumé très exact de l'état de nos connaissances sur ces bématozoaires.

<sup>2)</sup> LAVERAN et MESSIL: Comptes Rendus Ac. Sciences, t. CXXXIII, 29 octobre 1901.

Cette variation dans la taille ne paraît pas être en rapport avec la division des parasites, car nous l'avons notée chez des Brochets où il n'y avait pas de formes de division.

La largeur est de  $1\ \mu\ 40$  environ.

Les Fig. 1, 2 et 3 donnent idée de l'aspect que présente *Tr. Remaki* var. *parva* dans les préparations colorées. — Le corps protoplasmique se colore assez faiblement et prend une teinte bleue assez homogène où l'on ne distingue pas de granules particuliers. — Le noyau *n* et le centrosome *c* se colorent en violet foncé. —



Fig. 1—4. Trypanosomes du Brochet. — 1, 2, 3, *Tr. Remaki* var. *parva*. — 4, *Tr. Remaki* var. *magna*. *n*, noyau; *c*, centrosome; *m*, membrane ondulante; *f*, flagelle. Les lettres ont la même signification sur les autres figures.

Gr. 2000 D. environ.

Le noyau, généralement ovalaire, se trouve à l'union du tiers moyen avec le tiers antérieur du corps; il est constitué par de fins granules chromatiques, très-serrés les uns contre les autres, entourant une vacuole centrale où l'on remarque souvent un granule plus gros que les autres.

Le centrosome, sphérique, est assez petit si on le compare à ceux des autres espèces de Trypanosomes de Poissons. Le flagelle qui borde la membrane ondulante y aboutit. Cette membrane est peu plissée (au maximum 5 à 6 plis); elle rappelle beaucoup celle de *Tr. Lewisi*.

La partie du corps, en arrière du centrosome, est très-courte, et a la forme d'un cône obtus.

*Tr. Remaki* var. *magna* (Fig. 4) est plus volumineux que la var. *parva*. Sa longueur n'est jamais inférieure à  $45\ \mu$  (dont 26 à 28 pour le corps du Trypanosome) et sa largeur à  $2\ \mu$  ou  $2\ \mu\ \frac{1}{2}$ .

Nous avons mesuré deux exemplaires ayant l'un  $57 \mu$  ( $45 \mu$  pour le corps et  $12$  pour le flagelle) et l'autre  $48 \mu$  ( $33 + 15$ ). —

En dehors de ses dimensions, cette variété *magna* attire encore l'attention par ce fait que le protoplasme se colore plus fortement en bleu que dans la var. *parva* (il faut noter que l'épaisseur est plus grande); la teinte bleue est assez homogène comme chez cette dernière variété. — La structure est d'ailleurs très-semblable à celle de la var. *parva*: le noyau ovalaire est formé de nombreuses granulations de chromatine très-serrées les unes contre les autres, avec une vacuole centrale; le centrosome est situé tout près de l'extrémité postérieure; la membrane ondulante est peu plissée. —

Ces grands Trypanosomes ne sont pas des formes en voie de division de *Tr. Remaki*, car nous n'en avons jamais vu montrant des signes de division.

Chez les Brochets infectés naturellement, nous n'avons jamais vu de formes nettes de division; nous avons simplement observé de rares individus de la var. *parva* qui avaient leur noyau divisé en deux. — Nous n'avons rencontré des formes en voie de multiplication que chez les deux Brochets que nous avons infectés expérimentalement. Le sang du Brochet qui a servi à infecter ces deux Brochets ne contenait que des *Tr. Remaki* var. *parva*. Toutes les formes vues chez ces deux Brochets ont présenté aussi les caractères de la var. *parva*.

Ils ont montré les mêmes variations de taille que ceux des Brochets à infection naturelle; nous en avons trouvé assez souvent en voie de division durant les 10 à 15 jours où les parasites ont été les plus nombreux dans le sang.

Le Trypanosome qui va se diviser augmente un peu de volume, surtout en largeur. La longueur des éléments parasitaires en voie de division variait de  $28 \mu$  à  $35 \mu$ . La division peut commencer par le noyau (Fig 7): le plus souvent, c'est le centrosome qui se divise le premier (Fig. 6 et 8). —

Le centrosome s'élargit (Fig. 5), puis se divise en deux petites masses sphériques qui, accolées d'abord, se séparent ensuite en restant unies par un pont (forme de haltère) pendant un certain temps. En même temps, le flagelle se divise à sa base (partie aboutissant au centrosome) (Fig. 6 et 8) et ensuite dans toute sa longueur.

Le noyau qui va se diviser s'allonge dans le sens du grand axe du Trypanosome (Fig. 5 et 8); la vacuole nucléaire et son grain chromatique s'allongent également et se divisent; la chromatine se trouve ainsi accumulée aux deux extrémités du noyau. Finalement,

on a deux noyaux situés l'un derrière l'autre (Fig. 7 et 9), renfermant chacun une vacuole avec un grain chromatique. La division nucléaire est nettement du type direct.

A un moment donné, le Trypanosome présente deux noyaux, deux centrosomes, deux membranes ondulantes et deux flagelles; la division du protoplasme se fait alors rapidement.

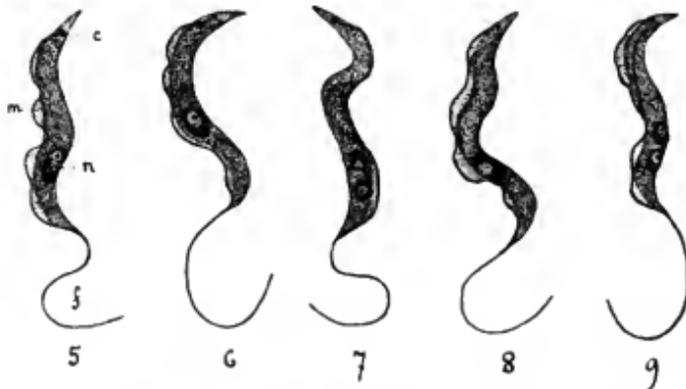


Fig. 5—9. Différents stades de la division longitudinale de *Tr. Remaki*.  
Gr. 2000 D. environ.

La division est égale ou subégale, si bien que les Trypanosomes de nouvelle formation se distinguent difficilement des Trypanosomes plus anciens. — Ce mode de division est identique à celui de *Tryp. Brucei*.<sup>1)</sup>

Les grandes et les petites formes que nous avons décrites constituent-elles deux espèces distinctes?

Chez les Brochets qui renfermaient ces deux variétés *parva* et *magna*, nous n'avons pas trouvé de formes nettement intermédiaires. Les grands Trypanosomes ne coexistent pas toujours avec les petits. Enfin, nos infections expérimentales, faites à partir de *Tr. Remaki* var. *parva*, ne nous ont donné que des var. *parva*. — Tous ces faits plaident évidemment en faveur d'une dualité spécifique; mais il est certain qu'ils ne sont pas absolument probants et ils ne peuvent faire oublier que les deux catégories de formes se ressemblent plus entre elles qu'elles ne ressemblent aux autres espèces

<sup>1)</sup> LAVERAN et MESNIL: Soc. Biologie, 29 mars 1901 et Ann. Inst. Pasteur, t. XVI, 25 janv. 1901.

du genre *Trypanosoma*. On peut supposer, par exemple, que les var. magna n'apparaissent que chez des Brochets infectés depuis longtemps par la var. parva. Nous espérons qu'on arrivera, par la voie expérimentale que nous avons ouverte, à résoudre cette question. —

**B. *Trypanosoma soleae* LAVERAN et MESSIL (Fig. 10).**

Nous n'avons trouvé cet Hématozoaire qu'une fois sur quatre Soles (*Solea vulgaris*) pêchées dans l'anse S<sup>t</sup> Martin près du cap de la Hague (Manche); chez la sole infectée, les parasites étaient extrêmement rares; elle renfermait, en plus, des *Haemogregarina Simondi*.<sup>1)</sup>

Dans le sang frais, *Tr. soleae* présente l'aspect caractéristique des Trypanosomes; les mouvements sont très-vifs; on distingue une membrane ondulante et un flagelle à l'extrémité antérieure.

Sur les préparations colorées, on constate les particularités suivantes (Fig. 10):

Le parasite mesure 40  $\mu$  de long, dont 32  $\mu$  environ pour le corps et 8  $\mu$  seulement pour le flagelle qui, comme on voit, est très-court. L'extrémité antérieure est souvent moins effilée que la postérieure. Vers la partie moyenne du corps, se trouve un noyau ovalaire contenant de grosses granulations de chromatine; le centro-

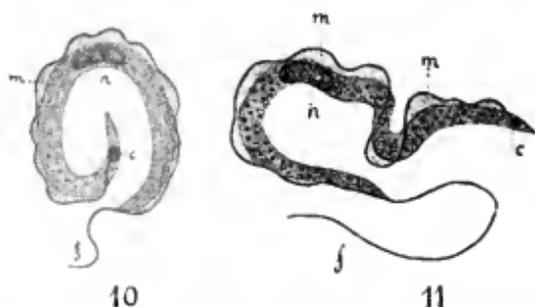


Fig. 10. Trypanosome de la Sole. — Fig. 11. Trypanosome de l'anguille.  
Gr. 2000 D. environ.

some, situé vers l'extrémité postérieure, est sphérique et notablement plus gros que chez *Tr. Remaki*. La membrane ondulante est bien développée. Le flagelle part du centrosome, borde la membrane on-

<sup>1)</sup> LAVERAN et MESSIL: Comptes Rendus Ac. Sc., t. CXXXIII, 14 oct. 1901.

dulante et présente une courte partie libre en avant du corps. — Le protoplasme renferme quelques granules chromatiques vers l'extrémité postérieure et montre quelques fines stries longitudinales.

### C. *Trypanosoma granulosum* n. sp. (Fig. 11).

Nous avons trouvé ce parasite dans le sang d'une Anguille (*Anguilla vulgaris*) provenant de la rivière Sarthe; nous l'avons recherché vainement dans le sang des anguilles des étangs de Garches (Seine et Oise) et de celles achetées sur le marché de Paris. —

Sans être nombreux chez l'Anguille parasitée, les Trypanosomes n'étaient pas rares. A l'état frais, nous n'avons noté que les fortes contortions du corps des parasites et les grandes dimensions de quelques-uns d'entre eux.

Sur les préparations colorées, on trouve des Trypanosomes de toutes dimensions. Les plus grands atteignent  $80 \mu$  de long ( $55$  pour le corps et  $25$  pour le flagelle) sur  $2 \mu \frac{1}{2}$  à  $3 \mu$  de large. Nous en avons mesuré 2 autres plus petits: l'un avait  $70 \mu$  (dont  $30$  pour le flagelle); l'autre  $44 \mu$ , dont  $13$  pour le flagelle.

L'extrémité postérieure, en arrière du centrosome, est très-courte, quoique assez effilée; l'extrémité antérieure est très-effilée. — Le centrosome est sphérique et assez gros. La membrane ondulante est très-développée et bordée par un flagelle qui apparaît d'une façon particulièrement nette sur les préparations colorées. — Le protoplasme renferme, d'un bout à l'autre du corps, des granulations assez grosses, se colorant en violet foncé et apparaissant sur un fond souvent presque incolore. Ces granules sont parfois particulièrement massés autour du noyau qui devient difficile à apercevoir. Ce noyau se colore en rouge violacé et est constitué par un amas de granules chromatiques; tantôt, il occupe toute la largeur du corps; tantôt, plus mince, il est appliqué contre la partie concave.

Nous n'avons rencontré aucune forme montrant des signes de division.

### D. Remarques sur les *Trypanosoma* des Poissons.

Les nombreuses observations que nous avons résumées dans la partie historique de ce travail, jointes à nos observations propres, prouvent que le genre *Trypanosoma* est bien représenté chez les Poissons téléostéens. Jusqu'à nos recherches, tous les poissons infectés étaient des poissons vivant dans les eaux douces; la découverte de *Tr. soleae* prouve que les poissons exclusivement marins peuvent aussi héberger des Trypanosomes. — Dans la courte comparaison

que nous allons faire des *Trypanosoma* des Poissons entre eux et avec les *Trypanosomes* des autres Vertébrés, nous ne pouvons tenir compte des nombreuses formes observées chez les Poissons par nos devanciers: leurs recherches manquent de la précision désirable.

Les *Trypanosoma* des Poissons ont le corps particulièrement long et effilé; mais il faut remarquer 1<sup>o</sup>) que la partie postcentrosomique ne participe pas à cet allongement, car elle est toujours très-courte; 2<sup>o</sup>) que le flagelle n'est jamais extrêmement long. C'est donc la partie du corps, bordée par la membrane ondulante, dont la longueur est surtout considérable, en particulier chez *Tr. soleae* et surtout *Tr. granulorum*. On s'explique ainsi facilement les contortions considérables du corps des *Trypanosomes* observés dans le sang frais. — Le centrosome est toujours bien développé.

Par leur morphologie, il est évident que les *Trypanosoma* des Poissons se rapprochent surtout des *Trypanosomes* des Mammifères; la ressemblance de *Tr. Remaki* et de *Tr. Lewisi*, en particulier, est très-grande. Les *Trypanosoma* des Poissons sont au contraire notablement différents des *Trypanosomes* de *Rana esculenta*, caractérisés surtout par la forme trapue du corps. — C'est là une conclusion que ne faisaient pas prévoir les affinités zoologiques des divers groupes de Vertébrés. —

La division des *Trypanosoma* des Poissons, autant qu'on peut conclure de ce que nous avons observé chez *Tr. Remaki*, est une division binaire, longitudinale, égale ou subégale. Elle est du type de *Tr. Brucei* et *Tr. equiperdum*. —

Cette conclusion s'accorde d'ailleurs avec les observations anciennes de DANILEWSKY et CHALACHNIKOW, faites sur le sang frais.<sup>1)</sup>

Le fait que nos poissons, infectés naturellement, ne montraient pas de formes de division, le résultat de nos infections expérimentales, rendent bien probable qu'il y a, comme chez les Rats infectés par *Tr. Lewisi*, une période de multiplication assez courte, après laquelle les parasites persistent dans le sang, mais ne se divisent plus. — D'après ce que nous avons observé chez nos deux petits Brochets, la multiplication des parasites se fait avec une bien plus grande lenteur que chez les Rats.

---

<sup>1)</sup> Nous avons dit (§ II) comment il fallait, à notre avis, interpréter les observations de CHALACHNIKOW sur le sang conservé quelques jours *in vitro*.

#### IV. Le genre *Trypanoplasma* LAVERAN et MESSIL.<sup>1)</sup>

La description qui va suivre de *Trypanoplasma Borreli* prouve que l'on peut caractériser ainsi le genre *Trypanoplasma*: Flagellés à corps allongé, présentant latéralement une membrane ondulante dont le bord épaissi se prolonge en avant et en arrière par un flagelle; vers le milieu de son trajet, la membrane ondulante est en relation avec une masse qui a la grosseur et les réactions colorantes du noyau. Probablement divisions longitudinales binaires égales. —

Il n'est pas douteux que *Trypanoplasma Borreli* devait être classé dans un genre différent de *Trypanosoma*. Il nous reste à justifier la création d'un nouveau nom générique.

CHALACHNIKOW a décrit des variétés de Trypanosomes des Poissons avec deux flagelles; mais cet observateur, qui n'examinait les Trypanosomes que dans le sang frais, ou sur des préparations incomplètement colorées, n'a pu se rendre exactement compte de la structure des Trypanosomes, structure qui ne devient apparente que sur des préparations colorées par certains procédés. L'observation dans le sang frais est extrêmement difficile à cause de la vivacité des mouvements des parasites et des déformations incessantes qu'ils subissent. C'est évidemment parce qu'il ne disposait que de moyens d'investigation incomplets que CHALACHNIKOW a pu admettre que le Trypanosome du Brochet avait une variété munie d'un flagelle antérieur et d'un flagelle postérieur.

D'autres Trypanosomes biflagellés ont été signalés, mais on sait trop peu de choses sur ces parasites pour que leur existence puisse être considérée comme démontrée. Le Trypanosome du Cobaye de KÜNSTLER est figuré<sup>2)</sup> avec deux flagelles; mais la figure n'est accompagnée d'aucune description. Il y aurait peut-être aussi deux flagelles (l'auteur est loin d'être affirmatif) chez un Trypanosome trouvé par A. LABBÉ<sup>3)</sup> dans le tube digestif de Sangsues qui avaient sucé du sang de Mammifère (de Cheval ou d'Ane, pense LABBÉ). LABBÉ compare ce Trypanosome aux éléments décrits par DANILEWSKY sous le nom de *Trypanomonas* et il l'appelle *Trypanomonas Danilewskyi*. Or, on sait maintenant que les *Trypanomonas* sont des formes particulières de l'évolution de certaines espèces du

<sup>1)</sup> LAVERAN et MESSIL: Comptes Rendus Ac. Sc., t. CXXXIII, 29 octobre 1901.

<sup>2)</sup> KÜNSTLER: Bull. scientif. France et Belgique, t. XXXI, p. 206; 1898.

<sup>3)</sup> A. LABBÉ: Bull. Soc. zool. France, t. XVI, p. 229; 1891.

genre *Trypanosoma*, qui n'ont jamais deux flagelles. Alors même que le Trypanosome de LABBÉ serait bien biflagellé, on n'aurait pas le droit d'adopter, avec DOFLEIN (*l. c.*), pour les Trypanosomes biflagellés, le nom générique *Trypanomonas*; ce nom doit disparaître de la nomenclature puisque, pris dans son sens originel, il ne désigne que des formes particulières de *Trypanosoma*.

En résumé, l'existence d'organismes à membrane ondulante et à deux flagelles pouvait paraître douteuse avant la découverte de l'Hématozoaire du Rotengle et il y avait lieu de créer pour ces organismes un genre nouveau.

#### Description de *Trypanoplasma Borreli* LAVERAN et MESNIL.

Ce parasite que nous avons dédié à M. le Dr. A. BORREL, de l'Institut PASTEUR, a été trouvé dans le sang de la moitié des Rotengles (*Scardinius erythrophthalmus*) pêchés dans les étangs de Garches. Les jeunes Rotengles sont plus rarement infectés que les Rotengles qui mesurent 15 à 17 cm de long. Chez tous les Rotengles que nous avons examinés, aussi bien chez eux infectés naturellement que chez ceux infectés expérimentalement (voir § II), les *Trypanoplasma* étaient en petit nombre dans le sang, un examen prolongé était nécessaire pour les découvrir.

Dans les préparations de sang frais, *Tr. Borreli* a des mouvements très-vifs et il est impossible de se rendre un compte exact de sa structure à l'examen de ces préparations. On constate seulement que le parasite change souvent de forme; tantôt il se courbe en forme de C et l'on voit, du côté de la convexité, une membrane ondulante; tantôt il s'étale comme une Amibe et le corps devient alors aussi transparent que la membrane ondulante; enfin il se déplace, l'extrémité la plus mince en avant. On ne distingue ni noyan ni granulations d'aucune sorte.

Les préparations colorées révèlent une structure assez différente de celle des *Trypanosoma*.

Le corps de *Trypanoplasma Borreli* est aplati, souvent recourbé en arc comme l'indique la figure 12; la partie située du côté de la concavité est évidemment plus épaisse que la partie située du côté de la convexité qui se continue, sans ligne de démarcation nette avec la membrane ondulante. Cette partie convexe du corps se colore plus faiblement que la région du côté de la concavité; le tout prend une teinte d'un bleu assez homogène au milieu duquel tranchent parfois des granules foncés (fig. 13). Chez certains exemplaires, l'extrémité antérieure se colore en bleu d'une façon intense

alors que l'extrémité postérieure reste claire. — L'extrémité antérieure est amincie; tantôt elle se termine brusquement (fig. 12); d'autres fois, elle finit en pointe très-aiguë en longeant le flagelle (fig. 13).

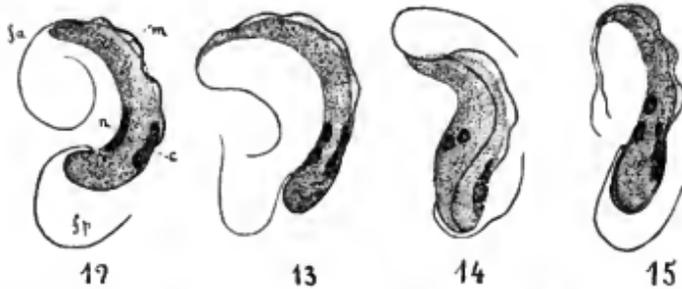


Fig. 12—15. Trypanoplasme du Rotengle. 12, forme normale, fa, flagelle antérieur, fp, flagelle postérieur. — 13—15, formes en voie de division longitudinale. Gr. 1800 D. environ.

La longueur du corps (flagelles non compris) oscille peu autour de  $20 \mu$ ; la largeur est variable:  $3 \mu$  à  $4 \mu$  ou même davantage.

A l'union du tiers postérieur du corps avec le tiers moyen, on voit deux petits amas de chromatine ( $n$ ,  $c$ , fig. 12) qui ont à peu près le même volume et qui, de forme allongée, ont leurs grands axes parallèles à celui du corps du parasite. De ces deux amas de chromatine, celui qui est situé du côté de la concavité représente vraisemblablement le noyau, celui qui se trouve du côté de la convexité nous apparaît assimilable au centrosome des *Trypanosoma*. Ce dernier amas de chromatine est souvent plus gros, mais se colore moins fortement que le premier.

Par le centrosome, passe une membrane ondulante, très-nette en avant de l'amas chromatique, mais qui n'est guère reconnaissable qu'à sa bordure dans la partie postérieure du corps.

La ligne bordant la membrane ondulante se termine en avant et en arrière par des flagelles libres de  $15 \mu$  environ de long. En arrière, la ligne contourne l'extrémité postérieure arrondie du corps, puis se replie brusquement pour donner le flagelle libre; l'extrémité de ce coudé se trouve souvent à une faible distance du noyau.

Pour ce qui regarde les formes de division, nous pouvons faire les mêmes remarques que pour *Tr. Remaki*; nous n'avons jamais trouvé, chez les Rotengles infectés naturellement, que de rares individus, tels que celui de la fig. 13, où le noyau était divisé en deux.

Nous n'avons trouvé d'autres formes que dans le sang de nos

Rotengles infectés expérimentalement. Elles étaient toujours rares. Nous avons pu observer la division amitotique du noyau et la séparation en deux de la ligne flagellifère qui borde le corps (fig. 14 et 15).

Cette ligne se dédouble d'abord dans sa partie médiane (fig. 14) et nous pensons que le dédoublement a pour point de départ le centrosome; mais, contrairement à ce qui se passe chez les *Trypanosoma*, la division du centrosome ne précède pas celle de la membrane ondulante. — La division de la ligne bordante gagne ensuite les flagelles libres et la figure 15 montre le flagelle antérieur dédoublé sur toute sa longueur.

Ces figures 13 à 15 prouvent nettement que la multiplication de *Trypanoplasma Borreli* se fait par divisions binaires longitudinales égales.

#### V. Sur quelques points de Cytologie générale, à propos des Trypanosomes.

L'étude des Trypanosomes est liée à quelques questions de cytologie générale; nous en avons déjà parlé dans nos travaux antérieurs; elles se trouvent également résumées dans la revue récente de G. SENN, publiée dans le 2<sup>e</sup> cahier du tome I de ces Archives. Nous n'y revenons aujourd'hui que pour bien marquer les points sur lesquels l'accord n'est pas encore complet et préciser notre manière de voir.

Notons d'abord que SENN déclare formellement que la division du noyau des Trypanosomes est toujours du type direct; c'est ce que nous avons toujours dit.

Notons aussi que, dans les divisions longitudinales des Trypanosomes, il est bien acquis que les flagelles se dédoublent toujours à partir du centrosome, comme nous l'avons montré les premiers.<sup>1)</sup> Tantôt (c'est le cas général, c'est en particulier celui de *Trypanosoma Remaki* et de *Trypanoplasma Borreli*, étudiés dans ce travail), le dédoublement du flagelle a lieu sur toute ou presque toute la longueur; tantôt, il n'a lieu que sur une très-faible longueur, comme nous l'avons établi les premiers dans le cas de la division inégale des grosses formes de *Tr. Lewisi*.

Nous arrivons maintenant à la question la plus discutée, celle de la signification morphologique du corpuscule „Geißelwurzel“ de v. WASIELEWSKY et SENN) qui sert pour ainsi dire de racine à la

<sup>1)</sup> LÉGER: (Soc. Biologie, 22<sup>e</sup> mars et 12 avril 1902) a observé le même fait chez d'autres Flagellata.

ligne bordant la membrane ondulante et se terminant par le flagelle libre. Etant donné le sens attribué au mot blépharoplaste par WEBBER qui l'a créé <sup>1)</sup>, sens consacré par l'unanimité des auteurs, la „Geißelwurz“ est un blépharoplaste. Or, parmi les opinions des savants qui font autorité en cytologie, nous avons déjà rappelé <sup>2)</sup> celle de HENNEGUY que les centrosomes doivent être regardés non-seulement comme centres cinétiques pour les mouvements internes de la cellule, mais encore comme centres cinétiques pour les mouvements externes <sup>3)</sup>, et celle de GUIGNARD que les blépharoplastes de WEBBER sont assimilables à des centrosomes. <sup>4)</sup> Et nous pouvons ajouter, à ce propos, que des observations récentes, telles que celles de MEVES et VON KORFF <sup>5)</sup>, ont permis de réduire considérablement la portée des objections, formulées par WEBBER et STRASBURGER, contre cette conception, en ce qui regarde les anthérozoïdes végétaux. La question se pose donc seulement de savoir si les blépharoplastes des Flagellata sont de même nature que ceux des spermatozoïdes animaux ou des anthérozoïdes végétaux. Or, d'après les travaux de ISHIKAWA, les blépharoplastes des bourgeons flagellés des Noctiluques sont incontestablement des centrosomes. Jusqu'à preuve du contraire, il nous semble rationnel d'attribuer la même signification morphologique aux blépharoplastes des Trypanosomes. Il faudrait prouver, par exemple, que les blépharoplastes des Trypanosomes ne remplissent pas le rôle de centrosomes dans une mitose. Malheureusement, nous avons eu le soin de le faire remarquer tout-à l'heure, les noyaux des Trypanosomes ne se divisent pas par mitose. <sup>6)</sup>

<sup>1)</sup> WEBBER: Bot. Gaz. 1897.

<sup>2)</sup> LAVERAN et MÈSNIL: Soc. Biologie, 17 nov. 1900.

<sup>3)</sup> HENNEGUY: Arch. Anat. microsc., t. I, 1897—98, p. 495.

<sup>4)</sup> GUIGNARD: Ann. Sc. Nat., Botanique, t. VI, p. 177.

<sup>5)</sup> MEVES et VON KORFF: Arch. f. mikr. Anat., t. LVII, 1901.

<sup>6)</sup> Dans un travail récent, où d'ailleurs la bibliographie relative aux Trypanosomes est traitée de façon fort inexacte, P. VIGNON (Arch. Zool. expérim. (3), IX, 1902, p. 611) tire argument contre nous de ce que STASSANO (Soc. de Biologie, 4 mai 1901) a vu des divisions mitotiques, auxquelles le blépharoplaste ne prenait pas part, chez les Trypanosomes de la grenouille. Or STASSANO n'a jamais parlé que du Trypanosome des rats et il dit simplement avoir vu, chez des noyaux de ce Trypanosome, venant de se diviser, des granules chromatiques disposés régulièrement à la périphérie, ce qui, dit-il, l'empêche (!) d'admettre que la division de ce noyau s'effectue par un mode purement amitotique. Et, de sa citation inexacte de STASSANO, VIGNON tire des arguments de premier ordre en faveur de la thèse qu'il défend (voir p. 613 et au résumé général, p. 683). — Il nous paraît inutile d'insister.

La raison qui, d'après SENN (*l. c.*), s'oppose à notre conception centrosomique, c'est que la „Geißelwurzel“ se colore comme le Périplaste et, comme lui, est distincte du reste du plasma, ce qui ne saurait être le cas pour un centrosome. Parlons donc du „périplaste“ de SENN. D'après lui<sup>1)</sup>, c'est une couche de protoplasme particulier (reconnaissable surtout à une coloration spéciale) qui entourerait le corps des Trypanosomes et formerait l'organe de mouvement. Or, nous avons n'avoir jamais vu une pareille couche, bien que nos préparations soient aussi finement colorées que celles de SENN. Nous voyons bien la membrane ondulante prendre une teinte un peu spéciale<sup>2)</sup>; mais le reste de la périphérie des Trypanosomes ne nous a montré de différenciation d'aucune sorte, pas plus chez le *Tr. Lewisi*, seule espèce étudiée par SENN, que chez des Trypanosomes beaucoup plus gros, ceux de la *Rana esculenta*, par exemple. Chez ces derniers, nous avons d'ailleurs constaté que le centrosome est situé parfois à une certaine profondeur dans le corps, dans une couche que SENN ne pourrait certainement pas regarder comme périplaste. Mais, même chez *Tr. Lewisi*, SENN a mis lui-même en évidence<sup>3)</sup> des faits qui parlent contre sa conception. Au moment des divisions du corps, il a noté et bien figuré les migrations de sa „Geißelwurzel“ à l'intérieur du protoplasme; il l'a vue venir s'accoler au noyau et il se pose même la question de savoir si quelquefois elle ne devient pas intra nucléaire. En résumé, l'individualité du périplaste de SENN ne nous paraît nullement prouvée, si tant est que cette couche existe et le blépharoplaste des Trypanosomes peut, comme un centrosome, émigrer dans l'intérieur du corps des Trypanosomes. L'objection de SENN à notre conception ne nous paraît donc pas fondée.

À côté de contradictions, notre conception a obtenu des adhésions. LÉGER, qui a décrit des blépharoplastes chez les microgamètes flagellés de certaines Grégariines<sup>4)</sup>, puis chez des *Flagellata*, voisins des *Trypanosoma*, mais sans membrane ondulante<sup>5)</sup>, regarde ces

<sup>1)</sup> V. WASIELEWSKY et SENN: *Zeitschr. f. Hygiene*, t. XXXIII, 1901 p. 459 et 460.

<sup>2)</sup> Cette teinte est généralement lilas comme celle du noyau; en revanche, chez plusieurs espèces de Trypanosomes, la teinte de la „Geißelwurzel“ est violet foncé, différente de celles du noyau et de la membrane ondulante (ex: *Trypanosome* de la *Rana esculenta*).

<sup>3)</sup> V. WASIELEWSKY et SENN: *l. c.*, p. 461.

<sup>4)</sup> LÉGER: *C. R. Ac. Sciences*, t. CXXXII, 10 juin 1901.

<sup>5)</sup> LÉGER: *Soc. de Biologie*, 22 mars et 12 avril 1902.

blépharoplastes comme des centrosomes. SCHAUDINN<sup>1)</sup>, dans son excellent travail sur la Coccidie des Taupes, fait remarquer, en parlant de notre conception que, déjà, en 1894, il avait signalé un corps particulier à la base des cils des gamètes de *Hyalopus* (*Gromia*) *Dujardini* et avait parlé de sa nature centrosomique possible.

En somme, nous ne pouvons que maintenir nos conclusions antérieures.

Notre étude de *Trypanoplasma Borreli* a mis en évidence un fait intéressant, l'existence, chez cette espèce, de deux corps avant sensiblement mêmes dimensions, même structure, mêmes réactions chromatiques et paraissant l'un et l'autre de nature nucléaire. L'un des deux corps est en relation avec le flagelle. Dans cette région, la membrane ondulante fait défaut et le corps en question est nettement plongé dans le protoplasme qui forme toute la masse du *Trypanoplasma*. Il ne saurait donc s'agir, encore moins dans ce cas que dans celui des *Trypanosoma*, de corps essentiellement périplastique. Il nous a paru rationnel de regarder cette masse, de même que son analogue chez les *Trypanosoma*, comme un centrosome.

Cette manière de voir entraîne quelques considérations qui vous paraissent dignes d'intérêt. La question des homologues du centrosome et de son origine phylétique a été très discutée depuis dix ans. En 1896, au congrès de la Deutsche Zoologische Gesellschaft<sup>2)</sup>, une discussion fort intéressante s'est élevée à la suite d'une communication de SCHAUDINN sur le corps central (*Central-korn*) des Hélozoaires. SCHAUDINN, et après lui LAUTERBORN, recherchant la phylogénie du centrosome, ont émis l'opinion que c'est l'aboutissant d'une série de corps ayant pour point de départ un véritable noyau. Ils trouvent le point de départ de leurs lignées morphologiques<sup>3)</sup> dans le cas d'*Amoeba binucleata* qui possède deux noyaux identiques. L'étape suivante est réalisée par *Paramoeba Eilhardi*, où existent deux masses déjà différentes, l'une jouant le rôle de noyau, l'autre de centre cinétique interne. On passe ensuite, d'après LAUTERBORN, au centrosome des Diatomées et peut-être de *Noctiluca*, et enfin au centrosome des Métazoaires.<sup>4)</sup> Il

<sup>1)</sup> SCHAUDINN: Arbeiten a. d. kais. Gesundheitsamte, XVIII, Heft 3, 1902 (voir p. 395).

<sup>2)</sup> Voir Verhandlungen, p. 113 et suivantes.

<sup>3)</sup> R. SANB (Bull. Soc. belge Microscopie, t. XXIV, 1899, p. 64 et suivantes) qui donne un excellent aperçu de toutes ses discussions, fait fort justement remarquer qu'il s'agit de lignées morphologiques et non phylétiques.

<sup>4)</sup> D'après LAUTERBORN, une seconde lignée morphologique partirait d'*Amoeba binucleata*, l'un des noyaux donnant le macroucleus des Ciliés, l'autre le

nous semble que *Trypanoplasma Borreli* présente aussi une étape, peut-être antérieure à celle réalisée par *Paramoeba Eilhardi*, où les deux corps sont encore semblables morphologiquement, mais dont l'un a déjà le rôle de blépharoplaste. Des corps nucléaires, en évoluant dans le sens centrosomique, ont donc pu acquérir, d'une façon indépendante, le rôle de centre cinétique interne et celui de centre cinétique externe de la cellule. Les deux propriétés se trouvent réunies chez le centrosome de *Noctiluca*; le centrosome de *Trypanosoma* n'est que le centre pour les mouvements externes.

En résumé, nous voyons que notre manière de voir s'harmonise fort bien avec les théories les plus satisfaisantes qui aient été émises sur l'origine du centrosome, et que, jusqu'à un certain degré, elle les complète.

### Addendum.

Depuis l'envoi à l'impression de ce mémoire (10 juillet), nous avons fait, sur les *Trypanosomes* des Poissons, de nouvelles observations, que nous allons brièvement résumer.

#### A. *Trypanosome* de l'anguille.

Le 12 juillet, nous avons reçu de Sablé (Sarthe), par les soins du Conducteur des Ponts et Chaussées, 5 anguilles. Elles nous sont parvenues en parfait état; l'une d'elles était encore vivante. Toutes renfermaient dans leur sang le *Tr. granulosum*; il y était ou assez rare ou même non rare. Nous avons pu vérifier les détails de structure décrits dans le § III de ce mémoire. Nous n'avons pas vu de formes de multiplication.

Une anguille, n'ayant jamais montré de *Trypanosomes*, est inoculée, dans le péritoine, avec du sang de l'anguille encore vivante mélangé à de l'eau physiologique citratée. Le sang de l'anguille inoculée, examiné 12 et 17 jours après, a montré des *Trypanosomes*; mais ils étaient extrêmement rares. —

Sur neuf anguilles examinées à Roscoff (Finistère) dans la première quinzaine d'août, une seule a montré des *Trypanosomes* très-rares.

La première description du *Tr. granulosum* est due à micronucleus. SCHAUDINN regarde aussi le micronucleus des Ciliés comme pouvant se trouver sur une même lignée que le centrosome. Le blépharoplaste des *Trypanosomes* pourrait donc être à la fois un micronucleus (comme le pensent PLIMMER et BRADFORD, et STASSANO) et un centrosome. Nous nous refusons néanmoins à y voir un micronucleus, car il n'a rien du rôle physiologique si bien défini d'un pareil élément; de plus le noyau des *Trypanosomes* ne peut pas être regardé comme un macronucleus.

SABRAZÈS et MURATET, de Bordeaux.<sup>1)</sup> Les anguilles parasitées avaient été pêchées dans la Garonne, à Portets, et mesuraient de 25 à 30 cm de longueur. Des anguilles de même taille pêchées en divers autres points de l'ouest de la France n'avaient pas de Trypanosomes. La description de SABRAZÈS et MURATET, très-détaillée et très-précise, concorde avec la nôtre; les chiffres donnés pour la longueur du parasite et qui ne concernent sans doute que le corps proprement-dit sont seulement un peu plus faibles que les nôtres. Les auteurs ne donnent pas de nom à leur Trypanosome.

### B. Trypanosomes des Téléostéens marins.

Nous décrivons, dans le § III, le Trypanosome de la Sole. Nous avons examiné un grand nombre d'autres poissons osseux, tant dans l'anse St Martin (Manche), où nous avons découvert le *Tr. soleae*, qu'à Roscoff (Finistère). Ainsi, dans la première quinzaine d'août, l'un de nous a étudié, à Roscoff, le sang de 84 Téléostéens appartenant à une vingtaine d'espèces de tous les groupes de l'ordre, sans y rencontrer un seul Trypanosome. En particulier, 7 soles ont été examinées avec un résultat constamment négatif. Trois soles examinées dans l'anse St Martin en août 1902 n'étaient pas non plus parasitées.

On peut donc affirmer que, au moins dans la mer de la Manche, les Téléostéens marins hébergent rarement des Trypanosomes.

### C. Trypanosomes des Sélaciens.

Les Poissons cartilagineux paraissent être assez fréquemment parasités par des Trypanosomes. Ainsi, en août de cette année, nous avons trouvé ces hématozoaires chez *Scyllium stellare* (*S. catulus*), *Raja punctata* et *Raja mosaïca*. En revanche, l'examen du sang a été négatif chez 1 *Scyllium canicula*, 2 raies d'autre espèce que celles à parasites, 1 *Torpedo torpedo* et 2 *Mustelus canis*.

Les Trypanosomes de Sélaciens que nous avons découverts (on n'en avait jamais signalé dans cet ordre de Poissons) appartiennent au genre *Trypanosoma* et constituent deux espèces nouvelles que nous allons succinctement décrire.

***Trypanosoma rajae* n. sp.** A Roscoff, au mois d'août 1902. ce Trypanosome a été trouvé 2 fois sur 2 chez *Raja punctata* et 1 fois sur 2 chez *Raja mosaïca*. Chez 2 raies d'une autre

<sup>1)</sup> J. SABRAZÈS et L. MURATET, Trypanosome de l'Anguille (Résumé de communications faites à la Soc. linnéenne de Bordeaux en déc. 1901, mars 1902 et 2 juillet 1902).

espèce et de grande taille, l'examen du sang a été négatif. Les parasites, chez les raies infectées, étaient rares ou très rares.

*Tr. rajae* mesure de 75 à 80  $\mu$  de long, dont 20  $\mu$  environ pour le flagelle; la largeur est de 6  $\mu$  environ. L'extrémité postérieure est en général très effilée, si bien qu'on pourrait croire qu'elle se termine, comme l'extrémité antérieure, par un flagelle; les variations de forme de l'extrémité postérieure et ses réactions colorantes permettent d'écarter cette idée.

Le protoplasme du corps du Trypanosome se colore fortement en bleu par notre procédé de coloration ordinaire, il contient de fines granulations chromatiques.

Le noyau, arrondi ou ovalaire, est situé à l'union du tiers antérieur du corps du parasite avec le tiers moyen.

Le centrosome, petit, arrondi, se colore fortement, il est situé d'autant plus loin de l'extrémité postérieure que cette extrémité est plus effilée.

Le flagelle, dans sa partie libre ou dans la partie qui borde la membrane ondulante, est très grêle, il aboutit au centrosome.

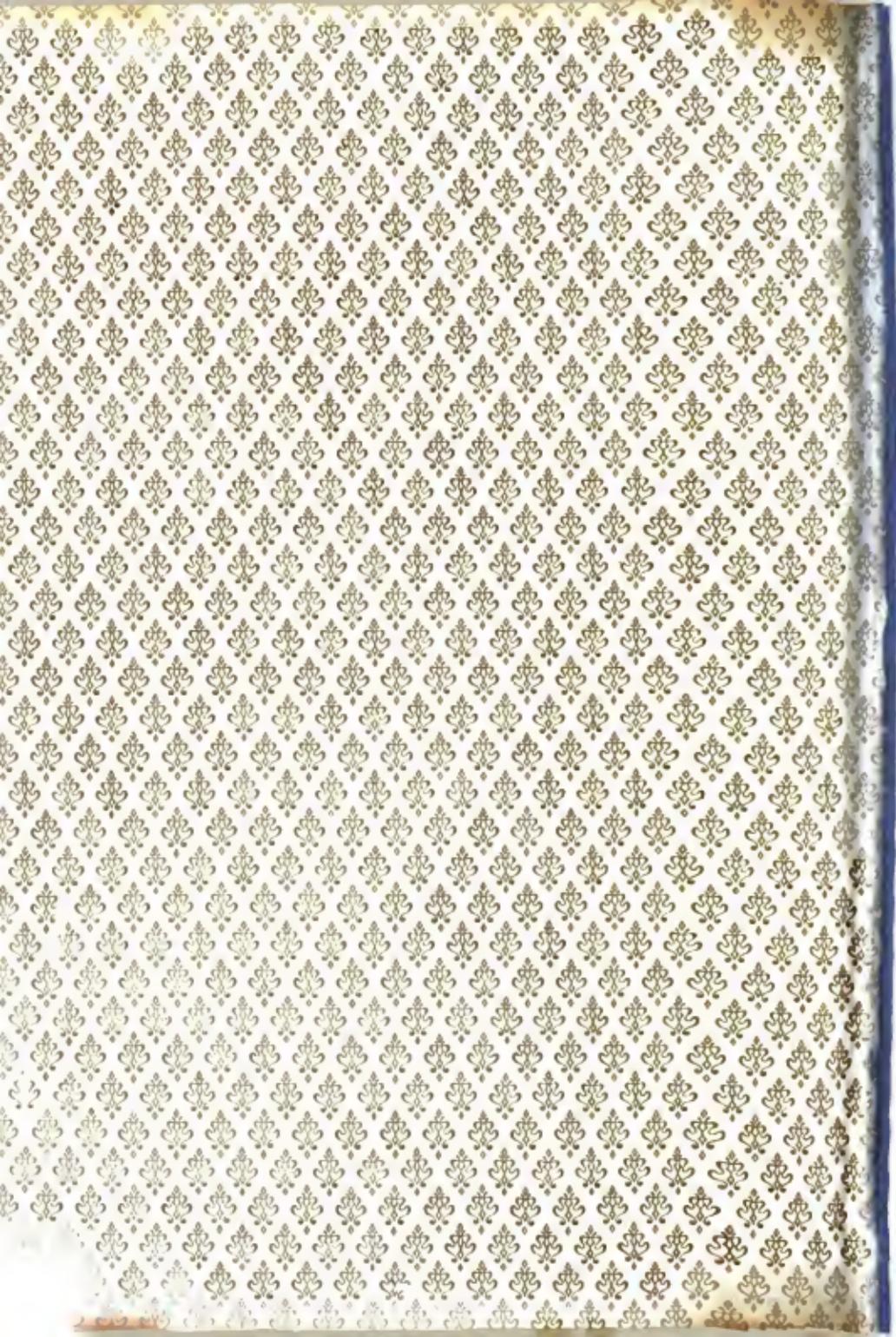
Nous n'avons pas vu de formes de multiplication.

*Trypanosoma scylliumi* n. sp. Sur 16 *Scyllium stellare* examinés à Roscoff, au mois d'août 1902, ce Trypanosome a été vu 9 fois; il était toujours rare ou très rare dans le sang. L'examen du sang d'un *Scyllium canicula* a été négatif.

*Tr. scylliumi* est presque toujours enroulé sur lui-même; souvent, dans les préparations de sang desséché, il forme des cercles réguliers. La longueur est de 70 à 75  $\mu$ , dont 14  $\mu$  environ pour le flagelle, la largeur de 5 à 6  $\mu$ . L'extrémité postérieure est conique, non effilée. Le protoplasme qui se colore fortement en bleu, par notre procédé ordinaire de coloration, se distingue bien de la membrane ondulante qui se colore en bleu pâle; il ne présente à signaler, en dehors du noyau et du centrosome, que de fines granulations, peu apparentes. Le noyau, arrondi, est situé à l'union du tiers antérieur du corps du Trypanosome avec le tiers moyen; le centrosome, situé près de l'extrémité postérieure, est petit, contrairement à ce qu'on observe chez *Tr. soleae* qui présente d'ailleurs avec le Trypanosome des *Scyllium* une grande analogie. Le flagelle borde la membrane ondulante qui est large et bien plissée et aboutit au centrosome. Nous n'avons pas vu de formes de multiplication.

1<sup>er</sup> Septembre 1902.





UNIVERSITY OF MICHIGAN



3 9015 06970 4503



