

MÉMOIRES
DE
L'ACADÉMIE IMPÉRIALE DES SCIENCES DE ST.-PÉTERSBOURG, VII^E SÉRIE.
TOME XXXVI, N^O 16.

BEITRAG
ZUR
SYMBIOSE VON ALGEN UND TIEREN.

VON
A. Famintzin.

Mit 2 Tafeln

(Lu le 17 janvier 1889.)

ST-PÉTERSBOURG, 1889.

Commissionnaires de l'Académie Impériale des sciences:

à St.-Petersbourg:
Eggers & C^o et J. Glasounof.

à Riga:
M. N. Kymmel.

à Leipzig:
Voss' Sortiment (G. Haessel.)

Prix: 80 Kop. = 2 Mark.

Mars 1889.

Imprimé par ordre de l'Académie Impériale des sciences

C. Vessélofski, Secrétaire perpétuel.

Imprimerie de l'Académie Impériale des sciences.

Vass.-Ostr., 9 ligne, № 12.

Die merkwürdigen Beziehungen, welche in vielen Fällen zwischen den heterogensten, symbiotisch verbundenen Organismen sich offenbart haben, sind in letzter Zeit vielfach Gegenstand sorgfältiger Untersuchungen gewesen. In den folgenden Zeilen beabsichtige ich einen Beitrag zur Kenntniss der Symbiose der Algen mit verschiedenen Thieren zu liefern.

Es lassen sich zwei extreme Formen der Symbiose unterscheiden, zwischen denen alle übrigen als allmähliche Uebergangsstufen sich einschalten lassen. In manchen Fällen ist die Vereinigung der symbiotisch verbundenen Organismen eine sehr lose, und die Selbstständigkeit eines jeden der Ingredienten ist so in die Augen springend, dass man jeden von ihnen ohne weiteres erkennt. Als Beispiel kann das Zusammenleben des Pagurus mit Sargatia und Adamsia dienen.

In anderen Fällen dagegen bedarf es sorgfältiger und mehr oder minder mühsamer specieller Versuche um die symbiotisch entstandene Form in ihre Bestandtheile zu zerlegen und die Selbstständigkeit der sie zusammensetzenden Organismen zu beweisen; so bei symbiotisch mit Thieren verbundenen gelben und grünen Algen und der Pilze und Algen in den Lichenen.

Hier will ich die von mir näher studirten Fälle der Symbiose nach einander beschreiben, indem ich mit den Formen aus lose verbundenen Organismen beginne und allmählig zu denen aus innig vereinigten übergehe.

I. Symbiose von *Tintinnus inquilinus* und *Chaetoceros* sp.

Die Symbiose von *Tintinnus inquilinus* mit dieser Alge ist zum ersten Male bei Villa Franca von Fol¹⁾ beobachtet und beschrieben worden: «cette curieuse espèce (*Tintinnus inquilinus*) a l'habitude d'appliquer sa coquille latéralement contre les cellules cylindriques d'une algue munie de longs prolongements, qui bien qu'étrangers à l'animal, paraissent cependant remplir exactement les mêmes fonctions que les prolongements de la carapace des zoeas. En effet, chacune des cellules de cette algue porte un grand prolongement dirigé en avant, un autre dirigé en arrière et des prolongements latéraux plus courts. Le nombre des cellules d'algue, que le *Tintinnus* transporte avec lui varie d'un à quatre.

Les *Tintinnus* nagent avec l'ouverture de la coquille en avant et n'ont pas du tout l'habitude de se mouvoir en sens inverse; s'ils le font, ce n'est qu'exceptionnellement et pendant un temps très court. Notre espèce, au contraire, nage aussi facilement dans un sens que dans l'autre, et lorsque la pointe antérieure de l'algue vient à rencontrer un corps étranger, l'animalcule se met à fuir à reculons aussi vite qu'il est venu».

Die Alge wird von Fol nicht näher bestimmt. In der Monographie der Familie der *Tintinnoideen* von E. Daday (Mittheil. a. d. zoolog. Station zu Neapel, B. 7, p. 473 (1886 bis 1887) wird diese Alge als eine zur Familie der Ectocarpeen gehörende beschrieben.

Diese Bestimmung hat sich nach meinen diesbezüglichen Untersuchungen als falsch erwiesen; die Alge gehört unzweifelhaft zu den Diatomaceen, und zwar in das Genus *Chaetoceros*, das zu den zahlreichsten Repräsentanten der herbstlichen und winterlichen Algenflora des Neapolitanischen Meerbusens gehört. Dieses Resultat bietet in der Hinsicht Interesse, dass es das erste Beispiel der Symbiose einer Diatomaceen-Alge mit Infusorien darstellt.

In manchem Auftrieb waren diese paarweise verbundenen Organismen so häufig, dass deren drei bis fünf Paare bei schwacher Vergrößerung gleichzeitig beobachtet werden konnten. Einige dieser Paare entsprachen den von Fol gegebenen Abbildungen vollkommen, mit dem alleinigen Unterschiede, dass die Hülse des *Tintinnus* an ihrem hinteren Ende niemals zugespitzt, sondern, den Zeichnungen Daday's entsprechend, abgestutzt und offen war (Taf. I, fig. 1, 2, 3, 4, 5). Von dem Vorhandensein dieser Oeffnung konnte ich mich mehrere Male dadurch auf's bestimmteste überzeugen, dass die in den Raum der Hülse entleerten Excremente, beim Zurückschnellen des *Tintinnus* in die Hülse, aus deren hinterem Ende mit ziemlicher Gewalt herausgestossen wurden.

Die mit *Tintinnus inquilinus* verbundene Alge erwies sich immer in der Art an die Hülse befestigt, dass ihr vorderes Ende mit dem vorderen Rande der Hülse in eine Ebene zusammenfiel.

1) Fol. Sur la famille des Tintinnoidea. Recueil zoologique suisse T. I, p. 27 (1884).

Die ziemlich complicirte Lage und verschiedene Richtung der haarähnlichen Auswüchse, der mit *Tintinnus inquilinus* verbundenen Alge wird leichter verständlich, wenn ich die Beschreibung des typischen *Chaetoceros* (Taf. I, fig. 3) werde vorangehen lassen. Schütt¹⁾, dem wir eine genaue Schilderung der Struktur des *Chaetoceros* verdanken, beschreibt sie in folgender Weise: «Die Zellen dieser Bacillariaceengattung, die zeitweise in ungeheuren Mengen auftreten, stellen einen kurzen Cylinder von elliptischem Querschnitt dar, der sich habituell vor anderen ähnlichen Bacillarienformen durch vier grosse Hörner auszeichnet. Die Hörner, die in der Zweizahl an jeder Schale entspringen, verleihen der Zelle ein sehr charakteristisches Gepräge». «Die Zellmembran findet man gewöhnlich nur aus drei Stücken, zwei Schalen und einem Gürtelbande zusammengesetzt». «Das Gürtelband stellt einen kurzen Cylinder mit elliptischem Querschnitt dar». «Selten übertrifft die grosse Axe der Querschnittellipse die kleine um mehr als das Doppelte». «Die Schalen besitzen einen cylindrischen Theil von demselben Querschnitt oder nur wenig geringerer Länge als das Gürtelband und eine eigenartig geformte Endfläche». «Die grosse Axe der Schalenellipse, welche morphologisch der Richtung der Naht auf der Schale der Naviculaceen und ähnlicher Diatomeenformen entspricht, ist dadurch ausgezeichnet, dass in ihr zwei Ausstülpungen der Membran und zwar entweder direkt am Scheitel der grossen Axe oder mehr nach Innen, selten jedoch weiter als die Brennpunkte der Ellipse nach innen hinein verschoben entspringen. Diese Ausstülpungen bilden die vorhin schon erwähnten Hörner, welche allen Gliedern der Gattung ihr charakteristisches Aussehen verleihen. Die Hörner, welche als hohle papillöse Ausstülpungen der Membran mit dem eigentlichen Zellinnern in ununterbrochenem Zusammenhang stehen, sind von Protoplasma gefüllt und enthalten häufig sogar Chromatophoren. Ihre Wand ist ebenso starr und verkieselt wie die übrige Zellmembran». «Ihre Dicke erreicht meistens noch nicht $\frac{1}{20}$ des Zelldurchmessers, während ihre Länge die des Zelleibes um das Vielfache übertrifft». «Form und Verlauf der Hörner sind für verschiedene Arten der Gattung charakteristisch».

Bei dem in der (Taf. I, fig. 1) abgebildeten, aus drei Zellen zusammengesetzten *Chaetoceros* sind die Hörner der Anlage und der Zahl nach denjenigen der übrigen Formen vollkommen gleich. Dagegen bieten sie in Hinsicht ihrer Grösse und Richtungen merkwürdige Abweichungen dar: Die beiden Hörner des vorderen Endes des *Chaetoceros* sind gewöhnlich verhältnissmässig schwach entwickelt; eines von ihnen, das aus der freien Seite hervorstwachsende fehlt manchmal vollständig; die beiden dem freien hinteren Ende entspringenden Hörner sind nach hinten gerichtet, erreichen eine stattliche Grösse und sind mit zahlreichen gelben Chromatophoren versehen. Die Hörner des mittleren Theiles des *Chaetoceros*-Fadens stellen folgendes sonderbare Bild dar: die der freien der *Tintinnus inquilinus* Schale entgegengesetzten Seite entspringenden Hörner der zweiten und dritten Zellen wachsen nach vorn heraus und bieten, indem sie sich aneinander legen, eine spiessartige Verlängerung des Chae-

1) Schütt. Ueber die Diatomeengattung *Chaetoceros*. Bot. Zeit. 1888, p. 161.

toceros-Fadens dar. Alle übrigen der seitlichen Oberfläche des Chaetoceros entspringenden Hörner sind als schwächliche Auswüchse nach der *Tintinnus inquilinus*-Schale gerichtet und umgeben sie von beiden Seiten, indem sie sich mehr oder weniger eng an sie bogenförmig anlehnen. Unter den mannigfaltigen Chaetoceros-Formen, die zeitweise in einer so ungeheuren Menge im Golfe von Neapel auftreten, dass der Oberflächen-Auftrieb eine blassgelbe Färbung annimmt, habe ich kein einziges Mal den der Zeichnung (Taf. I, fig. 1) entsprechenden Chaetoceros ohne *Tintinnus inquilinus* gefunden.

In der Struktur und Lage der Hörner weisen die verschiedenen Chaetoceros-Arten folgende Unterschiede auf: a) alle Hörner sind untereinander gleich und b) die Endhörner sind anders gestaltet als die Seitenhörner der Chaetoceros-Kette.

Bei aus vielen Zellen zusammengesetzten Chaetoceros-Ketten sind die Endpaare der Hörner an ihrer Basis bogenförmig nach aussen gekrümmt, im weiteren Verlaufe aber mehr oder weniger parallel der Verlängerung des sie tragenden Chaetoceros-Fadens gelagert, so dass sie an dessen Enden zwei gabelartige, einander diametral entgegengesetzte Fortsetzungen des Chaetoceros-Fadens bilden. Die übrigen seitlichen Hörner wachsen bei einigen Formen in gerade zur Axe der Chaetoceros-Kette senkrechte haarförmige Gebilde aus; bei anderen sind sie dagegen bogenförmig gekrümmt und zwar so, dass sie in jeder Hälfte des Chaetoceros-Fadens ungefähr parallel den entsprechenden Endhörnern gelagert erscheinen.

Unter den aus wenigen (1 bis 5) Zellen bestehenden Chaetoceros-Species lassen sich in grosser Menge Exemplare mit nur nach einer Richtung gekrümmten Hörnern auffinden, wie die in der (Taf. I, fig. 3) abgebildete Form.

Diese Species, welche alle Uebergänge von den ein- bis fünfzelligen Ketten darbietet, gehört zu den zahlreichsten Repräsentanten der Chaetoceros-Gattung in dem Neapolitanischen Meerbusen. Unter ihnen habe ich öfters symbiotisch mit *Tintinnus inquilinus* verbundene Exemplare beobachtet. Auch hier war der *Tintinnus* seitlich mit seiner Schale dem Chaetoceros angewachsen und zwar ebenfalls, wie in dem oben beschriebenen Falle (Taf. I, fig. 3), mit dem oberen Rande der Schale dicht an das vordere Ende des Chaetoceros-Fadens befestigt. Die Hörner haben also hier ihre normale Entwicklung und Richtung, trotz der Symbiose mit *Tintinnus inquilinus*, beibehalten.

Ich erkläre mir dieses dadurch, dass der *Tintinnus* wahrscheinlich sich an den schon ausgewachsenen Chaetoceros angeschmiegt und befestigt hatte. Leider ist es mir trotz aller Anstrengung kein einziges Mal gelungen die Art der Vereinigung dieser symbiotischen Wesen zu beobachten.

Ich habe dagegen mehrere Male Gelegenheit gehabt die Vereinigung von erwachsenen *Tintinnus inquilinus* mit ganz jungen, einzelligen, nur mit zwei Hörnern erst versehenen Chaetoceros aufzufinden.

Aus der (Taf. I, fig. 4 und 5) ist unzweideutig zu ersehen, dass auch hier, wie in allen oben beschriebenen Fällen, der Chaetoceros seitlich, dicht am vorderen offenen Ende der *Tintinnus* Schale befestigt wird. Aller Wahrscheinlichkeit nach wird sowohl das Aufsuchen als das

festen Anhängen an *Chaetoceros* vom *Tintinnus inquilinus* vollbracht, letzteres wahrscheinlich mittelst seiner Cilien, die eine ziemliche Länge haben und grosse Beweglichkeit besitzen. Der vollständige Mangel an Zoosporen, deren ich keine einzige während des ganzen Winters und zwar bei keiner der *Chaetoceros*-Formen gesehen, obwohl ich vielfach danach gesucht habe, zwingt mich zu der Annahme, dass diese einzelligen Stadien, welche später bis zu fünfzelligen Ketten anwachsen, durch Theilung und Loslösung von dem übrigen Zellencomplexen, bevor noch an ihnen sich die beiden Paare von Hörnern entwickelt haben, hervorgehen. An anderen Species des *Chaetoceros* habe ich ein solches Zerfallen in rundliche noch hornlose Zellen häufig direkt beobachtet.

Diese einzelligen *Chaetoceros* werden also während ihrer ganzen Entwicklung, von dem frühesten Jugendstadium an, vom *Tintinnus inquilinus* beeinflusst, und der Gedanke liegt nahe diesem Umstande die Ursachen der anomalen Entwicklung der Hörner sowohl der Richtung, als auch dem Grade der Entwicklung nach zuzuschreiben.

Da ferner die in der (Taf. I, fig. 1 und 3) abgebildeten *Chaetoceros*-Formen sowohl nach den Dimensionen und der Struktur der Zellen vollkommen übereinstimmen, so glaube ich nicht zu irren, wenn ich sie, trotz der verschiedenen Lage und Entwicklung ihrer Hörner, als zu einer und derselben Species gehörige Organismen betrachte, deren verschiedenes Aussehen ausschliesslich durch die Periode ihrer Vereinigung mit *Tintinnus inquilinus* verursacht wird.

Dieser Ansicht nach hätten wir also vor uns den ersten bekannt gewordenen Fall der Symbiose einer Diatomaceen-Alge mit einem Infusorium, der noch in zwei anderen Gesichtspunkten grosses Interesse darbietet: 1) als Beispiel einer vernunftmässigen Handlung seitens eines so niedrig organisirten Wesens, wie *Tintinnus inquilinus* und 2) einer Umbildung der Alge im Sinne der Anpassungsvorrichtung für den Schutz des mit ihr symbiotisch verbundenen *Tintinnus inquilinus*. Dass wir hier wirklich eine zweckmässige Anpassungserscheinung vor uns haben bezeugen folgende, sowohl von frühern Forschern, als auch von mir an *Tintinnus* angestellten Beobachtungen.

Die *Tintinnus*-Formen kleben ausserordentlich leicht an jeder zufällig im Wasser vorhandenen Schleimmasse an; man kann sie fortwährend zu Hunderten an der Oberfläche sowohl der lebenden, als toten Radiolarien beobachten; es genügt der Kontakt mit einem der dünnsten Pseudopodienfäden um den *Tintinnus* festzuhalten und zu Grunde zu richten. Es bedarf wohl nach diesen Bemerkungen kaum weiterer Auseinandersetzung über den Nutzen, den der *Tintinnus* von dem mit ihm verbundenen *Chaetoceros* zu ziehen im Stande ist; es bietet ausserdem keine Schwierigkeit sich durch direkte Beobachtungen zu überzeugen, wie der mit *Chaetoceros* symbiotisch verbundene *Tintinnus* vor dem Ankleben an schleimige Massen geschützt wird und deshalb ohne Gefahr zwischen den letzteren herumswimmen kann.

II. Gelbe Zellen.

Von den in verschiedenen Thieren vorkommenden gelben Zellen wurden zuerst die der Radiolarien als eingewanderte selbstständige Organismen (Algen), von Prof. Cienkowski erkannt. Es gelang diesem ausgezeichneten Forscher zu zeigen, dass die gelben Zellen nach dem Tode des sie beherbergenden Radiolärs (Collozoum) noch mehrere Wochen lang am Leben bleiben. und amöboide Bewegungen ausführen, wachsen und sich durch Theilung vermehren. Darauf wurden ganz entsprechende Gebilde bei Flagellaten, Ciliaten, Spongien, Coelenteraten (Hydrozoen, Anthozoen und Ctenophoren) Echinodermen, Bryozoen und Vermes (Turbellaria und Anneliden) entdeckt. (Siehe die Aufzählung der mit gelben Zellen versehenen Thieren bei Brandt: Morphologische und physiologische Bedeutung des Chlorophylls bei Thieren. (Mittheilung aus der zoologischen Station zu Neapel, Bd. 4, p. 194 (1883)). Wichtig, obwohl für die Algennatur der gelben Zellen nicht entscheidend, war der von Häckel durch Carminfärbung gelieferte Nachweis eines Zellkernes, als auch des Stärkegehaltes der gelben Zellen. Alle übrigen, die Struktur der gelben Zellen betreffenden Angaben, als auch die experimentelle Erforschung der Rolle derselben bei der Ernährung der Thiere haben wir den Untersuchungen Brandt's zu verdanken. Er hat genaue Studien über die Struktur der gelben Zellen angestellt und folgende Resultate erhalten: 1) bei den meisten gelben Zellen ist es ihm gelungen mittelst Schwefelsäure und Jod eine Cellulosemembran nachzuweisen (eine Ausnahme machen hiervon die gelben Zellen vieler *Acanthometriden* und *Acanthopractiden*, so wie der *Paralcyonien* und *Echinodermen*, bei denen bisher gar keine Membran zu erkennen möglich war); er hat ferner: 2) das von Häckel erkannte Vorhandensein eines Kernes in den gelben Zellen bestätigt und bald homogene Kerne (*Actinien*, *Radiolarien*, *Siphonophoren* und *Globigerinen*) bald differenzirte Kerne (*Convoluta*) gefunden; 3) hinsichtlich des Farbstoffes hat er nachgewiesen, dass letzterer an Chlorophyllkörperähnliche Plasmagebilde gebunden ist und aus zwei Farbstoffen, einem gelben und einem grünen, vollkommen dem Chlorophyll entsprechenden, zusammengesetzt wird; 4) in dem Inhalte der gelben Zellen vorhandenen Körnern gelang es Brandt zweierlei Arten zu unterscheiden: a) Körner, welche eine Vacuole enthalten und deshalb im optischen Querschnitte als Ringe erscheinen; sie sind niemals doppelbrechend, stets farblos oder blassbläulich, und werden mit reinem Jod braun bis violett, unter gewissen Umständen lauch blauviolett gefärbt; diese, schon von anderen Forschern (Häckel, Cienkowski) als Stärkekörner beschriebenen Gebilde, hält Brandt, wegen Mangel an Doppelbrechung und einer deutlichen Blaufärbung im frischen Zustande, für Ablagerungen einer Modification der Stärke; b) Körnchen, welche compact und zum grossen Theile doppelbrechend sind, eine unregelmässige Gestalt besitzen, röthlich bis violett erscheinen und durch Jodbehandlung nicht verändert werden. Diese doppelbrechenden Körnchen sind in allen gelben Zel-

len vorhanden, doch wird ihre Zahl, Grösse und die Stärke der Doppelbrechung durch die der Beobachtung vorangehende Beleuchtung der zu untersuchenden Thiere in hohem Grade beeinflusst. Beide Arten von Körnern, die doppelbrechenden sowohl, als auch die mit Jod färbbaren sind deshalb nach Brandt als Assimilationsproducte der gelben Zellen zu betrachten. Brandt hat ausserdem die Rolle der gelben Zellen bei der Ernährung der sie enthaltenden Thiere zu erörtern versucht. Da ausser ihm Niemand sich mit diesem Gegenstande befasst hat, so glaube ich den gegenwärtigen Standpunkt dieser Frage am genauesten mit Brandt's eigenen Worten wiederzugeben.

«In meinen bisherigen Veröffentlichungen» schreibt Brandt¹⁾ «über das Zusammenleben von Algen und Thieren suchte ich zu zeigen, dass die Zoochlorellen und Zooxanthellen in morphologischer Beziehung allerdings total verschieden sind von den Chlorophyllkörpern, dass sie aber in physiologischer Hinsicht ihnen fast ganz entsprechen. In der Leibessubstanz der Thiere befinden sich Algen, die wie Chlorophyllkörper functioniren. Die Funktion der echten (pflanzlichen) Chlorophyllkörper besteht in der Assimilationsthätigkeit, und ebenso ist die hauptsächlichste Bedeutung der Algen für die Pilze, mit denen sie zu Flechten vergesellschaftet sind, in der Ernährung zu suchen». «Es wurde vorhin angedeutet, dass sich gelbe Zellen vorzugsweise in Thieren finden, welche weniger Gelegenheit haben, andere Organismen zu fressen. Da gerade in solchen Fällen eine Ernährung durch die Algen von grossem Vortheil sein muss, so wären einige dieser Fälle namhaft zu machen. Die gelben Zellen finden sich besonders in festsitzenden oder in flottirenden pelagischen Thieren. Veellen und Radiolarien sind kaum im Stande sich zu bewegen, geschweige denn ihre Beute zu verfolgen. Wenn sie sich in animalischer Weise ernähren wollen, so müssen sie sich damit begnügen, dass ihnen von den Bewegungen des Wassers Thiere zugeführt werden, oder dass die Opfer selbst in den Bereich der Nesselkapseln bzw. Pseudopodien sich bewegen. Die festsitzenden Thiere sind noch weit eher, als die pelagischen, befähigt Beute zu fangen, so die Vorticellen, Bryozoen und besonders auch die Actinien und Korallen. Jedenfalls sind aber auch sie in viel höherem Grade als die freier und energischer Bewegungen fähigen Thiere auf Zufall und Gelegenheit bezüglich der Habhaftwerdung ihrer Beute abhängig.

Ist es schon auffallend, dass die gelben Zellen sich besonders in Thieren finden, welche wenig Gelegenheit haben Beute zu erlangen, so wird die Bedeutung der Algen als Ernährerer ihrer Wirththiere noch sehr viel wahrscheinlicher durch die Thatsache, dass viele algenführenden Thiere gar keine Nahrung aufnehmen. Ein besonders schönes Beispiel hierfür bieten die coloniebildenden Radiolarien (Sphaerozoiden). «Eine rein animalische Ernährung ist für die älteren Exemplare von Sphaerozoiden sicher ausgeschlossen, andererseits macht der Umstand, dass alle grossen Radiolariencolonien, welche ich untersuchte,

1) Brandt. Morphologische und physiologische Bedeutung des Chlorophylls bei Thieren. Mittheil. a. d. zool. Station zu Neapel. B. 4, p. 250.

stets verhältnissmässig mehr gelbe Zellen als die jungen Exemplare enthielten, eine vegetabilische Ernährungsweise nahezu gewiss». «Aehnlich, wie die Radiolarien geben auch viele Süsswasserthiere (gewisse Heliozoen und Amoeben, ferner einige Infusorien) die animalische Ernährungsweise auf, wenn sie genügende Mengen von lebenden Algen in ihrem Protoplasma enthalten. In ihnen fand ich nie halbverdaute Organismen, wohl aber oft so reichliche Mengen von lebenden Algen, dass gar kein Platz für aufzunehmende andere Körper vorhanden war». «Unter den Coelenteraten und den anderen höher organisirten Thieren findet man dagegen, trotz des reichlichen Vorhandenseins der Algen häufig der Verdauung unterworfenen Thiere». «Der hauptsächlichste oder vielleicht sogar der einzige Grund für die Thatsache, dass die Coelenteraten trotz des Besitzes zahlloser Algen noch andere Thiere fressen und so weit wie möglich verdauen, besteht wohl in der maasslosen Gefrässigkeit dieser Thiere».

Die Frage ob die die Algen beherbergenden Thiere von ihnen ernährt werden, suchte Brandt auch auf experimentellem Wege zu prüfen. «In erster Linie galt es festzustellen, ob algenführende Thiere in filtrirtem Wasser längere Zeit als algenfreie Exemplare derselben Species zu leben vermögen. Ferner musste sich bei algenführenden Exemplaren ein Unterschied ergeben, wenn man sie im filtrirtem Wasser längere Zeit dem Tageslichte aussetzte oder aber, unter sonst gleichen Bedingungen, dunkel hielt. Ein derartiger Unterschied musste dagegen fehlen, wenn man algenfreie Exemplare derselben Species oder auch verwandte algenfreie Thiere belichtete oder im Dunkeln züchtete».

Diese Versuche wurden von Brandt an Hydren und Actinien ausgeführt und haben in der That übereinstimmend und ganz unzweideutig ergeben, dass diese Thiere durch die Assimilationsthätigkeit ihrer eingemiethteten Algen ernährt und vor dem Hungertode bewahrt werden können. Brandt fügt aber selber hinzu (l. c., p. 294) dass: «die allmähliche Verringerung der Körpermasse, welche er bei Hydren, Antheen und Aiptasien beobachtete, wenn dieselben ausschliesslich auf die Ernährung seitens ihrer Algen angewiesen waren, scheint aber darauf hinzuweisen, dass diese Thiere nicht dauernd auf jede Fleischnahrung verzichten können».

NB. Eine kritische Besprechung dieser Versuche werde ich unten folgen lassen.

Brandt sucht weiter die Art und Weise der Ernährung der Thiere seitens der in ihnen lebenden Algen aufzuklären. «In dieser Hinsicht galt es festzustellen, ob die gelben Zellen als solche dem Thiere zur Nahrung dienen können, oder ob vielleicht von den gelben Zellen im Ueberfluss producirte Stoffe von den Thieren weiter verarbeitet und verwerthet werden. Im ersteren Falle würden die gelben Zellen selbst verdaut werden, im letzteren aber am Leben bleiben, (l. c., p. 265)». «Die Untersuchung der verschiedensten algenführenden Actinien ergab zunächst, dass die Verbreitung der Algen stets auf das Entoderm beschränkt bleibt. Ferner konnte constatirt werden, dass alle im filtrirten Wasser gehaltenen und zugleich belichteten Actinien mit gelben Zellen, lebende und sich weiter entwickelnde Algen auswarfen. Endlich konnte ich mich nie bei Radiolarien, incl. Acan-

thometriden, bei Actinien und Veellen von dem Vorhandensein solcher Zooxanthellen, die sichtliche Spuren der Verdauung an sich tragen, überzeugen. Daraus glaube ich folgern zu dürfen, dass im Allgemeinen die Phytozoen den Ueberschuss an Algen nicht durch Verdauung sich zu Nutze machen, sondern einfach auswerfen, (l. c., p. 266)». Brandt giebt nur bei den im Dunkeln gehaltenen Thieren die Möglichkeit einer vollständigen oder theilweisen Verdauung der Algen zu (l. c., p. 266)». Den Nachweis für die Annahme, dass Thiere nicht die Algen fressen, sondern nur den Ueberschuss ihrer Assimilationsproducte sich nutzbar machen sucht Brandt dadurch zu stützen, dass man Assimilationsproducte der Algen auch im Thierplasma auffindet: «Wenn man ohne vorhergegangene Belichtung nie, andererseits aber nach starker Belichtung stets freie Körner von gelben Zellen im Thierplasma nachweisen kann, so ist damit auch entschieden, dass gewisse, von den Algenmütherinnen erzeugte Stoffe den Thieren zu Gute kommen, (l. c., p. 268)».

Als unzweifelhaftes Beispiel der aus lebenden gelben Zellen in das Thierplasma überangegangenen Assimilationsproducte giebt Brandt Collozoum an, in welchem zu wiederholten Malen zahlreiche kleine Stärkekörnchen im Protoplasma des Thieres nach Jodbehandlung sich nachweisen liessen». Er meint ferner, dass: «Da sie besonders häufig auf der äusseren Oberfläche der gelben Zellen und in der Nähe vollkommen intacter gelber Zellen vorkommen und da sie ausserdem in Form, Grösse und Mangel an Doppelbrechung ganz mit den innerhalb der gelben Zellen nach Belichtung vorhandenen kleinen Stärkekörnern übereinstimmen, man sie wohl als frei gewordene Assimilationsproducte der gelben Zellen ansprechen dürfe».

Aus allen diesen Gegenstand betreffenden Beobachtungen zieht Brandt den Schluss: «dass die Assimilationsproducte der lebenden gelben Zellen den Thieren theilweise zu Gute kommen. Die Algen können auf diese Weise ihre Thierwirth ernähren und entsprechen somit in ihrer Function den Chlorophyllkörnern der Pflanzen. Vielleicht werden die Algen deswegen im Thiere stärker assimiliren, weil ihnen weit mehr Kohlensäure zur Verfügung steht, als ausserhalb derselben, im freien Wasser, (l. c., p. 270)».

In diesen Sätzen ist Alles enthalten, was Brandt über die Rolle der gelben Zellen bei der Ernährung der Phytozoen ausgesprochen hat; in seiner Monographie der «Koloniebildenden Radiolarien» sind nur specielle diese Gruppe von Organismen allein betreffende Angaben enthalten; ich werde alle diese Folgerungen Brandt's weiter unten genau angeben und besprechen.

A. Radiolarien.

Die in den Radiolarien enthaltenen gelben Zellen will ich mit Häckel und Brandt, nach ihrem intra- oder extracapsularen Vorkommen in zwei Kategorien trennen und sie gesondert betrachten.

a) *Zooxanthella extracapsularis* Häck.

Die meisten der hier angeführten Beobachtungen sind an den in diese Kategorie gehörenden angestellt worden.

Es ist überaus leicht sich zu überzeugen, dass diese gelben Zellen selbstständige und in Radiolarien eingedrungene Algen sind; nach dem Zerzupfen der sie beherbergenden Radiolarien bleiben die gelben Zellen, den Angaben Cienkowski's gemäss, nicht nur eine unbestimmte Zeit am Leben, sondern nehmen an Masse zu und vermehren sich durch Theilung. Es bietet ferner keine Schwierigkeit an ihnen das Vorhandensein eines Zellkerns und öfters auch einer Membran nachzuweisen.

Die hier zu besprechenden Verhältnisse der gelben Zellen zu den sie beherbergenden Radiolarien sind auf's innigste mit deren Entwicklungsgeschichte verknüpft, so dass ich hier mit der Auseinandersetzung letzterer meine hauptsächlich die Kolonie-bildenden Radiolarien betreffenden Beobachtungen beginnen werde.

Nach Brandt¹⁾, dem sich auch Häckel in seinem letzten umfangreichen Werke vollständig angeschlossen hat, lassen sich «im Entwicklungscyklus der *Polyzoen* drei Stadien unterscheiden: der Schwärmzustand, der vegetative und der reproductive oder fructificative Zustand. Die Dauer des Schwärmzustandes und der Uebergang in das vegetative Stadium sind vorläufig noch gänzlich unbekannt. Der Hauptabschnitt des Lebens der *Polyzoen*, der vegetative Zustand, wird durch die Einschaltung einer reproductiven Periode — der Bildung «extracapsularer Körper» — in zwei Theile zerlegt. Als junge vegetative Zustände bezeichnet Brandt kleine, meist wurstförmige Kolonien mit verhältnissmässig wenigen und kleinen Individuen, als alte vegetative Zustände Kolonien, welche die volle Zahl der Individuen besitzen und die Specieseigenthümlichkeiten deutlich zeigen. Den Uebergang zwischen jungen und alten vegetativen Zuständen vermittelt, nach ihm, die Bildung der extracapsularen Körper. Nach dem Abschlusse des vegetativen Lebens beginnt, nach Brandt, der eigentliche reproductive oder fructificative Zustand: die Bildung der Schwärmsporen. Bei den meisten Arten ist es ihm nachzuweisen gelungen, dass die ausgewachsenen fructificativen Kolonien entweder *Isosporen* (Krystallschwärmer Hertwig's) oder *Anisosporen* (Krystallose Schwärmer Hertwig's, Makro- und Mikrosporen) produciren» (ib., p. 2).

Demnach unterscheidet Brandt im Leben der Sphaerozoöen folgende Phasen der Entwicklung: 1) einen Schwärmzustand, 2) junge vegetative Stadien, 3) junge reproductive Zustände, (Bildung extracapsularer Körper), 4) alte vegetative Stadien, 5) alte reproductive oder fructificative Zustände mit a) Bildung von Isosporen und b) Bildung von Anisosporen (ib., p. 200).

Diese schon a priori sonderbare und unwahrscheinliche, aus abwechselnden jungen und

1) Brandt. Die Kolonie-bildenden Radiolarien des Golfes von Neapel. 1885.

alten vegetativen als reproductiven Stadien bestehende Entwicklungsreihe hat sich nach meinen Untersuchungen als unrichtig erwiesen.

Brandt ist zu diesem Resultate hauptsächlich durch Beobachtungen an *Collozoum* (theilweise auch *Sphaerouzoum*) geführt worden. Häckel wurde schon darauf aufmerksam, dass «während er im October und November fast täglich (in Messina) grosse Mengen von beträchtlich grossen Sphaerozoiden-Kolonien, durchschnittlich etwa 1 Zoll lang, fischte, deren jede sehr viele, meist über 100 Nester mit je einem grossen Oeltropfen enthielt, waren diese Formen im Januar und Februar sehr selten, und er fing statt deren gewöhnlich nur sehr viele, ganz kleine Qualster von kaum einer Linie Durchmesser mit wenigen, durchschnittlich 5—20 Nestern, die häufig von extracapsularen Oeltropfen umgeben waren». (Häckel, Die Radiolarien, p. 145 (1862)). Häckel vermuthet, dass die Bildung dieser kleinen Kolonien durch Zerfall grösserer Qualster in mehrere Stücke geschieht, so dass also nicht einzelne Individuen, sondern Gruppen von solchen sich ablösen, um als Stamm der jungen Kolonie zu dienen.

Sehr eingehende Untersuchungen über das Vorkommen der Sphaerozoöen im Golfe von Neapel zu verschiedenen Jahreszeiten hat auch Brandt angestellt. Sie wurden vom September bis December 1879 und vom April 1882 bis März 1885 ausgeführt (l. c., p. 104). Während der angegebenen Zeit fuhren die Fischer der Station täglich, ausser bei stürmischem Wetter oder starkem Regen, in Barken hinaus, um sowohl «Oberflächen-Auftrieb» mit dem gewöhnlichen pelagischen Netze, als auch «Tiefen-Auftrieb» mit dem Schwebenetze zu fischen (l. c., p. 105). Das Vorkommen der verschiedenen Radiolarien hat sich als von Jahreszeiten in hohem Grade abhängig erwiesen (l. c., p. 112).

«Der Herbst beginnt «nach Brandt» für die Sphaerozoöen des Golfes schon Ende August oder Anfang September und dauert bis Mitte oder Ende November. Diese Jahreszeit ist die Hauptsaison für die Kolonie-bildenden Radiolarien. Alle häufigeren Species kommen in derselben in ausgewachsenen, grossentheils sogar schon in fructificativen Exemplaren vor. Ganz besonders häufig sind sie Ende September und im October. Auch die im allgemeinen selteneren Arten erscheinen in dieser Zeit verhältnissmässig am häufigsten. Eine Ausnahme hiervon machen *Collozoum fulvum* und *Acrosphaera spinosa*, welche vorzugsweise im Winter beobachtet wurden. Ende September oder im October treten auch Jugendzustände auf und werden im November immer zahlreicher».

«Der Winter (December bis April) unterscheidet sich von dem Herbste zunächst sehr auffallend durch das gänzliche oder doch nahezu vollständige Fehlen von älteren Entwicklungsstadien des *Collozoum inerme* und der *Myxosphaera coerulea*, sowie der selteneren Arten *Collozoum pelagicum* und *Siphonosphaera tenera*. Skelettlose Jugendzustände, die meist der Gattung *Collozoum* angehören, finden sich jedoch recht zahlreich während des ganzen Winters und sind sogar während dieser Zeit gewöhnlich häufiger als im Herbst».

«Der Frühling ist nicht so deutlich vom Winter abgesetzt, wie der Herbst. Er beginnt

für die Sphaerozoöen etwa Ende April und dauert bis Anfang oder Mitte Juni. In dieser Zeit traten einige in Schwärmeproduction begriffene Exemplare von *Collozoum inerme* und *Sphaerozoum neapolitanum* auf, welche im Winter stets vollkommen fehlten; ausserdem waren in dieser Jahreszeit die Jugendformen viel häufiger und mannigfacher als in anderen».

«Der Sommer endlich (Anfang oder Mitte Juni bis Ende August) zeichnet sich durch das fast vollständige Fehlen der jungen wie der alten Kolonien aus».

Der hier geschilderte Unterschied in dem Erscheinen der Kolonie-bildenden Radiolarien während des Herbstes und des Winters ist auch ausserordentlich deutlich während meines Aufenthaltes in Neapel aufgetreten. Häckel hatte schon, wie oben erwähnt, die Ansicht ausgesprochen, dass die kleinen winterlichen Kolonien der Radiolarien durch Zerfall der grossen Herbstqualster in mehrere Stücke erzeugt werden. Die rosenkranzförmigen Einschnürungen an den walzigen Qualstern, als die keilförmigen Einschnürungen an den ringförmigen Gallertkolonien werden von ihm als auf dieses Zerfallen der Qualster in mehrere kleine Kolonien zu deutende Erscheinungen betrachtet, obgleich es Häckel nie gelungen ist dieses Zerfallen direkt zu beobachten. Dasselbe wird auch von Hertwig vermuthet (Richard Hertwig. Zur Histiologie der Radiolarien 1876, p. 25).

Dagegen wird ein solches Zerfallen perlchnurartiger Kolonien in einzelne Glieder von Brandt bezweifelt und, auf Grund von negativen mit *Collozoum inerme* angestellten Versuchen, verworfen: es hatte nämlich keines von den 26 Exemplaren dieser Radiolarie, die er nach und nach isolirte und einige Tage lang fortgesetzt beobachtete, eine Abschnürung irgend eines Theiles gezeigt (l. c., p. 142).

Mit diesem Gegenstande habe ich mich während meines Aufenthaltes in Neapel viel abgegeben und bin zu folgenden, Brandt's Meinung widersprechenden Resultaten gelangt: das Zerfallen der grossen Qualster ist mir zwar, trotz aller darauf verwandten Mühe, ebenso wenig wie allen früheren Beobachtern geglückt direkt zu beobachten, dennoch habe ich mehrere sichere Beweise dafür erhalten, dass die von Brandt und mir beobachteten kleinen Winterexemplare nicht aus Schwärmern herkommen, sondern als Theilungsprodukte der Herbstqualster zu deuten sind. Diese, meistens extracapsulare Körper producirenden, Exemplare müssen daher, wenn meine weiter unten zu beschreibenden Beobachtungen richtig sind, nicht als Jugendzustände, wie es Brandt will, sondern als eines der Herbstqualsterperiode folgendes, den Cyklus der Entwicklungsreihe dieser Radiolarien schliessendes Endstadium betrachtet werden.

In eben solchem Grade ist meiner Ansicht nach auch die Deutung Brandt's der extracapsularen Körper als Knospengebilde (junges reproductives Stadium Brandt's) zu verwerfen; letztere müssen dagegen den Anisosporen an die Seite gestellt werden. Gegen Brandt sprechen mehrere seiner Beobachtungen, die weiter unten ausführlich besprochen werden. Hier genügt es zu erwähnen, dass nach Brandt's eigener Bekennung: 1) (l. c., p. 196) die von ihm angeführten Unterschiede der Anisosporen- und Extracapsularkörperbildung nicht durchgreifend sind; 2) extracapsulare Körper manchmal in erwachsenen

Herbstexemplaren gebildet werden, 3) eine Umbildung der Extracapsularkörper in Anisosporen zuweilen stattfindet und sogar in manchen Fällen als normaler Vorgang von Brandt geschildert wird (l. c., p. 196) und 4) bei *Sphaerozoum Häckeli* am Ende der jugendlichen vegetativen Lebensperiode, als Regel, eine Umbildung des Centrakörperinhaltes in Anisosporen stattfindet (l. c., p. 204).

Mir scheinen diese ganz genauen Beobachtungen mit den oben angeführten Ansichten Brandts im schroffen Gegensatze zu stehen und auf die ganze von Brandt gegebene Schilderung der Entwicklung und des Generationswechsels der Kolonie-bildenden Radiolarien ein ungünstiges Licht zu werfen. Ich sah mich daher genöthigt Brandt's entwicklungsgeschichtliche Resultate einer genauen Prüfung zu unterziehen.

Meine diesbezüglichen hauptsächlich an Collozoum-Arten angestellten Beobachtungen bestanden in Folgendem:

Während meines Aufenthaltes in Neapel vom 20. October bis Ende April habe ich mit wenigen Ausnahmen täglich Oberflächen-Auftrieb und, nach meinem Verlangen, auch öfters Tiefen-Auftrieb zur Untersuchung bekommen. Da ich fast ausschliesslich nur die Entwicklungsgeschichte der Kolonie-bildenden Radiolarien und ihr Verhältniss zu den gelben Zellen im Auge hatte, so konnte ich diesen Gegenstand vollständiger, als Brandt, der ausserdem noch die Struktur, die biologischen Verhältnisse, als auch die Systematik zu bearbeiten sich bemühte und in allen diesen Hinsichten eine Menge schätzenswerther Beobachtungen zusammengestellt hat, berücksichtigen.

Von *Collozoum*-Arten habe ich hauptsächlich *C. inerme*, *C. fulvum* und *C. pelagicum* studirt; ausserdem habe ich auch *Sphaerozoum*, nämlich: *S. punctatum* und *S. neapolitanum* der Untersuchung unterzogen. Den Angaben Häckel's und Brandt's gemäss habe auch ich eine reiche Ernte von erwachsenen Kolonien von *C. inerme* bis ungefähr Ende November erhalten, seit dieser Zeit wurde ihre Zahl im Auftriebe immer geringer. Statt ihrer kamen aber kleine (1 bis 5 Mm. lange) so genannte Winterkolonien zum Vorschein. An erwachsenen Herbstexemplaren von *Collozoum inerme* habe ich viele Male sowohl Iso-sporen- als Anisosporen-Bildung verfolgen können; dabei aber trotz einer grossen Menge (über 150) verschiedenster Experimente ist es mir kein einziges Mal gelungen die herausgetretenen Zoosporen vor dem Zerfliessen zu schützen. Die freigewordenen Zoosporen bewegten sich manchmal mehrere Stunden, kamen dann zur Ruhe und blieben eine Zeitlang, auf einem Stielchen sitzend, unbeweglich; dann aber trat in allen Fällen ein plötzliches Erblassen und Auflösung der Zoospore im Wasser bis auf ganz kleine Fetzen ein.

Ebensowenig ist es mir, wie auch Brandt, gelungen freischwimmende aus einer oder ein paar kleiner einkerniger Kapseln bestehende Kolonien, deren Hertwig erwähnt, zur Ansicht zu bekommen, obwohl ich während des ganzen Winters mehr oder weniger reichliche Ernten kleiner frisch aus dem Meere herausgefischter Winterkolonien zur Ansicht bekam.

Dagegen konnten junge ein bis mehrkernige Kapseln sehr oft innerhalb der Gallerte

der ausgewachsenen Qualstern sowohl von *Collozoum* als *Sphaerouzoum* beobachtet werden. Einige der den Qualster zusammensetzenden Kapseln zerfielen unter meinen Augen allmählig in eine ganze Menge von Theilungsstücken verschiedener Grösse; unter den letzteren waren einkernige Kapseln (Taf. I, fig. 10 und 12; Taf. II, fig. 14 und 15) ausserordentlich häufig, manchmal löste sich die ganze Kapsel in lauter einkernige Plasmastücke auf, welche, sich von einander lostrennend, längs den Pseudopodien nach verschiedenen Richtungen innerhalb des Qualsters transportirt wurden, so dass manchmal schon nach kurzer Zeit keine Spur der Kapsel an dem vor ihrer Theilung eingenommenen Platze zu finden war.

In vielen Fällen wurde der ganze Kapselinhalt, inclusiv der in ihr früher vorhandenen grossen centralen Oelkugel zur Bildung dieser Theilungsprodukte verwendet; letztere stellten in diesen Fällen den Isosporen verwandte Bildungen dar, indem die kleineren einkernigen Theilungsprodukte einer einzelnen Isospore, mehrkernige — einem Conglomerate aus letzteren entsprachen. (Taf. I, fig. 10 und 12). In anderen Fällen wurden den eben beschriebenen beweglichen Theilungsprodukten ganz gleiche Gebilde mit dem Unterschiede aber erzeugt, dass zu ihrer Bildung nur der peripherische Theil der Kapsel verwendet wurde, der centrale die Oelkugel einschliessende Theil sich dagegen gar nicht betheiligte und eine vollkommen unveränderte centrale Oelkugel behielt, oder aber, obwohl von der Theilung der Kapsel ausgeschlossen, eine mehr oder weniger fortgeschrittene Auflösung der Oelkugel offenbarte. (Taf. II, fig. 14o und 15o).

Manche der einkernigen Theilungsprodukten wurden in den Pseudopodienbahnen mit einer oder mehreren gelben Zellen durch Pseudopodienplasma innig verbunden und stellten also Conglomerate dar, die alle Elemente des Radiolarienkörpers enthielten und als junge neu entstandene Individuen angesehen werden konnten. (Taf. I, fig. 7).

Ob die bei der Theilung derjenigen Kapseln, in denen die Oelkugel erhalten blieb, ebenfalls als normale junge Kapseln zu deuten sind, lasse ich dahingestellt. Leider ist mir, wegen der Unmöglichkeit die Radiolarien in der Zimmerkultur normal zu erziehen, nicht gelungen das weitere Schicksal weder der jungen Kapseln, noch der Theilungsprodukte der letzteren Kategorie zu verfolgen.

Alle weiteren Beobachtungen sind fast ausschliesslich an *Collozoum* angestellt worden. Die kleinen winterlichen Exemplare des *Collozoum* lassen sich durch folgende Merkmale charakterisiren: 1) die geringere Zahl und öfters auch geringere Dimension aller, oder der meisten sie zusammensetzenden Individuen; 2) das Vorhandensein von wenigen oder manchmal von nur einem Kern in einigen ihrer Kapseln; 3) die geringere Zahl oder sogar völliges Ausbleiben der gelben Zellen; letztere nehmen an Zahl mit dem Wachsen der Kolonie zu.

Keines dieser Merkmale kann als Beweis der Heranbildung der Winterkolonien aus Schwärmern betrachtet werden. Vielmehr sind die Winterkolonien bestimmt als Theilungsprodukte der Herbstqualster zu deuten und zwar aus folgenden Gründen: seit dem Erscheinen der ersten Winterexemplare im December-Monat bieten die bis 5 Mm. in der Länge messenden

Kolonien verschiedenes Aussehen dar: a) Bei vielen sind in der durchsichtigen Gallertmasse lauter kleine, öfters noch in der Zweitheilung begriffene Kapseln vorhanden, deren Durchmesser die Hälfte oder ein Viertel der erwachsenen Kapsel beträgt. Diese Kapseln werden, worauf schon frühere Beobachter (Häckel, Hertwig, Brandt) hinweisen, durch Zweitheilung der erwachsenen Kapseln gebildet. Ihren geringeren Dimensionen entsprechend, sind sie mit einer geringeren Zahl von Kernen versehen und entbehren manchmal vollkommen der centralen Oelkugel und der gelben Zellen. Diese Kolonien unterscheiden sich am meisten von den herbstlichen Exemplaren und entsprechen vollkommen Brandt's «jungen vegetativen Stadien». b) Neben ihnen kommen aber fortwährend andere kleine Qualster vor, in denen, ausser den beschriebenen kleinen, noch eine oder mehrere den ausgewachsenen Kapseln herbstlicher Qualster, sowohl dem Volumen als der Struktur nach gleiche und mit letzteren noch darin übereinstimmende Kapseln vorkommen, die in Iso- oder Anisosporen sich auflösen, also, nach Brandt's Ansicht «alte, reproductive Stadien» darstellen. Das Vorhandensein von diesen vereinzelt «alten reproductiven Stadien» in den kleinen Winterkolonien (Brandt's junges vegetatives Stadium) beweist, meiner Ansicht nach, ganz unzweideutig, dass letztere durch das Zerfallen der herbstlichen Qualster in einzelne Glieder gebildet werden. c) Endlich kommen sehr viele kleine Winterkolonien vor, deren sämtliche Kapseln, den Dimensionen und der Struktur nach, denen der Herbstexemplare vollkommen entsprechen und gewöhnlich extracapsulare Körper erzeugen.

Ebensowenig wie die geringere Grösse der Kapseln der kleinen Winterexemplare von *Collozoum* und die geringere Zahl der in ihnen enthaltenen Kerne, kann der vollständige oder fast völlige Mangel der gelben Zellen, als ein sicheres Merkmal ihres jugendlichen vegetativen Zustandes gedeutet werden. Das Ausbleiben der gelben Zellen wird, nach meinen Untersuchungen, in diesen Fällen (siehe unten) am wahrscheinlichsten durch das Auflösen der in herbstlichen Exemplaren enthaltenen gelben Zellen verursacht, welches soweit gehen kann, dass in der kleinen Kolonie mit der Zeit keine einzige gelbe Zelle zu finden ist. Obgleich es, wie ich schon früher erwähnte, mir, wie meinen Vorgängern, nicht gelungen ist das Zerklüften der herbstlichen grossen Qualster in kleine winterliche Kolonien direkt zu beobachten, und also schrittweise das allmähliche Schwinden der gelben Zellen zu constatiren, glaube ich dennoch, gestützt auf eine ganze Reihe genauer Beobachtungen diesen Schluss ziehen zu können. Das Erscheinen seit Anfang December von kleinen ($\frac{1}{2}$ —1 Mm.) im Durchmesser messenden Winterexemplaren, mit vollkommen ausgewachsenen Kapseln, denen die gelben Zellen dabei aber öfters ganz fehlen, wird auf diese Weise verständlich.

Einige der zahlreichen protokollirten Beobachtungsreihen will ich sogleich anführen:

Am 4. December wurden vier kleine frisch gefangene *Collozoum*, in denen ich keine einzige gelbe Zelle entdecken konnte, in ein Gefäss mit Meerwasser gebracht. Am 5. December hatten sie die äusserste, mit Schmutzpartikelchen bedeckte Gallertschicht abgeworfen; in der äusseren Schicht ihrer ganz durchsichtigen Gallerte gelang es mir einige gelbe Zellen zu entdecken; ausserdem waren an einigen der Kapseln 1 bis 2 gelbe Zellen

zu sehen. Die Dimensionen der Kapseln finde ich leider nicht angegeben. Den anderen Beobachtungsreihen zufolge glaube ich, dass auch in diesem Falle sie denen der herbstlichen Exemplare gleich waren. Am 11. December hatten sich die gelben Zellen vermehrt, obwohl bei weitem noch nicht sämtliche Kapseln mit ihnen versehen waren. Indessen haben mehrere der Kapseln krystallführende Zoosporen gebildet, die theilweise innerhalb der Kapseln sich noch befanden, theilweise aber ausserhalb von ihnen, zwischen benachbarten Kapseln sich vereinzelt oder gruppenweise nach verschiedenen Richtungen bewegten.

Am 10. December wurden ebenfalls zwei sehr kleine Collozoum in ein Gefäss mit Meerwasser versetzt. Die meisten Kapseln enthielten einen grossen Oeltropfen. Am folgenden Tage lösten sich einige der Kapseln in Isosporen auf.

Am 10. December brachte ich ein ganz kleines Collozoum in einen hängenden Tropfen einer feuchten Kammer. Am 11. December wurden die anhängenden Schmutzpartikelchen, sammt der äussersten Schicht der Gallerte abgeworfen. In der ganzen Kolonie war nur eine gelbe Zelle vorhanden. Die Kapseln besaßen die Dimensionen erwachsener herbstlicher Individuen (0,08 — 0,1 Mm.) und waren mit Oelkugeln, von $1\frac{1}{3}$ Durchmesser der Kapsel versehen. Am 17. December waren die Kapseln ganz frisch; darunter befanden sich einige vollkommen undurchsichtige, die bereit waren sich in Isosporen aufzulösen. Indessen war, wie am Anfange der Versuche, nur eine gelbe Zelle in der ganzen Kolonie vorhanden.

Am 25. Februar wurde ein kleines, ungefähr 1 Mm. messendes *Collozoum* in ein Uhrgläschen mit Meerwasser versetzt. Die meisten Kapseln waren ganz durchsichtig; nur einige wenige erschienen im durchfallendem Lichte vollkommen schwarz und bildeten Isosporen. Am 26. Februar hatten sich die Kapseln einander genähert, so dass die ganze Kolonie, zu einem Klumpen von einem $\frac{1}{2}$ Mm. Durchmesser zusammensank. Die am Tage vorher herausgetretenen Zoosporen waren zerflossen; frisch ausgetretene Zoosporen schwammen in der Gallerte, zwischen den Kapseln umher; mehrere von ihnen erschienen von Pseudopodien rings umflossen und wurden, indem sie sich noch lebhaft innerhalb der sie einschliessenden Vacuole bewegten, von den Pseudopodien nach verschiedenen Richtungen getragen. Am 27. Februar wurden in anderen Kapseln Isosporen gebildet, welche aber nach dem Ausschwärmen ebenfalls zerflossen. In der Hoffnung letzteres zu verhindern übertrug ich die Collozoum-Kolonie in ein Gemisch von Meerwasser mit Hühnereiweiss. Am 28. Februar reiften die Zoosporen in nebenliegenden Kapseln; am 29. waren noch schwärmende Zoosporen zu beobachten, worauf das Präparat zu Grunde ging.

Wie schon erwähnt, ist für die kleinen Winterkolonien der Sphaeroizoden die Bildung der Extracapsularkörper charakteristisch. Auf die Herstammung dieser sonderbaren Gebilde aus dem Inhalte der Kapseln hat zuerst Hertwig hingewiesen; er sprach nämlich die Vermuthung aus (l. c.)¹⁾, dass sie entstehen, indem in irgend einer Weise die

1) Hertwig. Zur Histologie der Radiolarien. 1876.

Derselbe. Der Organismus der Radiolarien (Monatsber. d. königl. Ak. Berlin. 1881).

den Ausgangspunkt der Schwärmerentwicklung bildenden Kernhaufen mit umgebendem Protoplasma und centraler Oelkugel nach aussen gelangen und sich in der Umgebung der Centralkapsel weiter entwickeln». Er hat ebenfalls die gelappten Formen der Extracapsularkörper als deren Theilungszustände gedeutet und das Vorhandensein des Oels in Körnchenhaufen in den Extracapsularkörpern beschrieben. Brandt behauptet auf Grund seiner Beobachtungen dasselbe; nach ihm (l. c., p. 187) sollen aber die extracapsularen Körper durch Knospung aus der Markmasse hervorgehen» «es lässt sich ferner nach ihm durch Züchtungsversuche mit Bestimmtheit nachweisen, dass bei der Zunahme der extracapsularen Körper an Masse und Zahl, der Umfang der Individuen sich bedeutend verringert. In einem Falle besaßen die Nester einer Kolonie mit jungen einkernigen extracapsularen Körpern 0,07 — 0,08 Mm. im Durchmesser; 4 Tage später maassen die Nester 0,03 bis 0,04 Mm., während sich die extracapsularen Körper erheblich vermehrt und zugleich vergrössert hatten. Da aber Brandt, wie oben schon erwähnt wurde, die kleinen winterlichen Exemplare als Jugendzustände betrachtet, so sind nach ihm: «echte extracapsulare Körper bisher nur in jugendlichen Sphaeroiden constatirt worden» (ib., p. 194).

«Wegen grosser Uebereinstimmung, welche die jugendlichen Kolonien beider Familien (Sphaeroiden und Collosphaeriden) mit gewissen fructificativen Zuständen zeigen, und wegen der Bedeutung, welche diese Vorgänge in den Jugendzuständen für das spätere Leben der Sphaerozoëen haben, ist man berechtigt, die in Rede stehenden Entwicklungsstadien als reproductive zu bezeichnen und sie den in Brustknospen-Bildung begriffenen Thallophyten an die Seite zu stellen» (ib., p. 196).

Obgleich Brandt die Aehnlichkeit der in Rede stehenden Jugendzustände mit der Anisosporen-Bildung zugiebt, so betrachtet er doch die extracapsularen Körper als von den Anisosporen verschiedene Gebilde: «Der hauptsächlichste Unterschied zwischen beiden Entwicklungszuständen besteht (nach ihm) darin, dass die Bildung der Anisosporen im allgemeinen nur in ausgewachsenen vegetativen Kolonien stattfindet, während echte extracapsulare Körper, bezw. die entsprechenden Gebilde der Collosphaeriden, in der Regel ausschliesslich in Jugendzuständen vorkommen. Ein zweiter, fast ebenso wichtiger Unterschied ist der, dass sich die Individuen der in Rede stehenden jugendlichen Kolonien in zahlreichen Fällen sicher nicht in Schwärmer verwandeln» (ib., p. 196).

Diese Ansicht kann ich nicht billigen und sehe mich, in Folge meiner zahlreichen Beobachtungen genöthigt, der Ansicht Hertwig's mich anzuschliessen und die Bildung der extracapsularen Körper nur als eine Modification der Anisosporen-Bildung zu betrachten.

Nach Brandt's eigener Bekennung (ib., p. 196) sind die von ihm erwähnten Unterschiede in der Bildung der extracapsularen Körper und der krystallosen Schwärmer (Makrozoosporen) nicht ganz durchgreifend. Auf Taf. V, fig. 67 bildet er «eine ausgewachsene Kolonie von *Collozoum inerme* ab mit Körpern, welche den extracapsularen Körpern ausserordentlich ähnlich waren. Die Kolonie repräsentirt ein spätes Stadium der Anisosporen-Bildung und enthält nicht nur in den Individuen, sondern auch frei in den Pseudo-

podien, weit von den Nestern entfernt, Schwärmeranlagen. In diesem Falle war, wie die verschiedene Grösse und die unregelmässige Umgrenzung der Nester zeigte, ein Theil der intracapsular entstandenen Knospen befreit worden, und entwickelte sich nun extracapsular zu Anisosporen» (ib., p. 196).

Weiter finden sich bei Brandt Angaben über die Bildung, sowohl bei *Collozoum* als *Sphaerouzoum*, von Anisosporen in jugendlichen Kolonien: «In einem Falle überzeugte ich mich, dass die extracapsularen Körper (des *Collozoum inerme*) sich in krystallose, bohnenförmige Schwärmer, die unter einander gleich gross waren (wahrscheinlich Makrosporen), umbildeten. Man könnte einwenden, dass die Beobachtung an einem gezüchteten Exem-
plare gemacht worden sei, und dass ungünstige Culturbedingungen den Zerfall der extracapsularen Körper in Schwärmer herbeigeführt hätten. Ein solcher Einwand ist jedoch nicht stichhaltig, denn auch frisch gefangene kleine Kolonien zeigten zuweilen ebenso tief eingeschnürte viellappige extracapsulare Körper wie die cultivirten. Die Umbildung von extracapsularen Körpern in Anisosporen ist also in manchen Fällen ein normaler Vorgang» (ib., p. 196).

«Bei *Sphaerouzoum Haeckeli* findet am Ende der jugendlichen vegetativen Lebensperiode eine Umbildung des Centralkörperinhaltes in Anisosporen statt. Es bleibt dahingestellt, ob bei dieser Species die Anisosporen-Bildung immer schon in diesen frühen Entwicklungsstadien, in denen die Individuen nur wenige Kerne enthalten, eintritt, und ob auch die andere (Isosporenbildende) Generation ebenso kurzlebig ist» (ib., p. 204).

Das Bekenntniss Brandt's, dass 1) die Umbildung von extracapsularen Körper in Anisosporen in manchen Fällen als normaler Vorgang anzusehen sei und 2) die von Brandt beobachteten Fälle der Bildung der extracapsularen Körper in herbsthlichen, erwachsenen Kolonien, sowohl bei *Collozoum inerme* als *Sphaerouzoum Haeckeli* geben schon gewichtigen Anlass an der Richtigkeit von Brandt's Ansichten zu zweifeln.

Die Entwicklung der extracapsularen Körper innerhalb der Kapsel, als auch ihr Schicksal nach dem Heraustreten in die extracapsulare Gallerte sind bis jetzt sehr mangelhaft untersucht worden. Bei Brandt habe ich nur einige Hinweisungen auf ihre Weiterentwicklung nach dem Heraustreten aus der Kapsel gefunden: sie sollen aus der Kapsel als einkernige den Makrozoosporen ähnliche Gebilde heraustreten und erst im Verlaufe der folgenden Tage an Volumen zunehmend, mehrkernig werden. Sie ändern oft ihre Gestalt und Lage, indem sie längs den Pseudopodien in der Gallerte herumkriechen. Ausser den Kernen enthalten sie eine kleine Oelkugel oder ein Aggregat von solchen. Sie sind membranlos und vermehren sich durch Zweitheilung, so dass nach wenigen Tagen 15–20 an jeder Kapsel liegen (ib., p. 188). In diesem Zustande verbleiben sie mehrere Tage, worauf sie alle zerfliessen. Brandt spricht (p. 189) die Vermuthung aus, dass in normalen Verhältnissen die extracapsularen Körper in junge Nester sich umwandeln. Die Kapselreste sollen am wahrscheinlichsten sich ebenfalls in Schwärmer auflösen, die in kleine Kapseln sich umgestalten (ib., p. 191). Widersprechend dagegen sind die Angaben Brandt's über die

nach dem Austreten der extracapsularen Körper zurückbleibenden Nester: «Die Nester selbst sind inzwischen immer kleiner geworden und haben eine unregelmässige, oft ausgezackte Form angenommen (Taf. VI, fig. 9, 18). Die Oelkugel ist sehr klein oder fehlt gänzlich. Dem entsprechend hat sich die Anzahl der stark lichtbrechenden, grossen Körner in der Marksubstanz so bedeutend vermehrt, dass die Kerne vollkommen verdeckt werden. Bei Anwendung von Färbemitteln erkennt man aber, dass stets noch einige grosse Kerne vorhanden sind. Die Körner liegen zum Theil zwischen, zum Theil in den Vacuolen der Marksubstanz und zeigen im letzteren Falle eine lebhaftige Molecularbewegung» (ib., p. 189).

Dagegen wurde von Brandt an einem mit Grenacher's Alkohol-Karmin gefärbten und in Canadabalsam eingeschlossenen *Collozoum fulvum* Folgendes beobachtet: «Die extracapsularen Körper, welche als grosse lappige Massen die Nester dicht umlagerten, enthielten zahlreiche sehr aesehnliche Kerne von 0,008 — 0,009 Mm. Durchmesser. Die Kerne bestanden aus einer blassgefärbten Grundsubstanz und stärker (rothviolett) gefärbten feinen Fäden (Taf. VI, fig. 8 N) bezw. Körnchen. Auch die Kerne der Nester zeigten eine deutliche Differenzirung (Taf. VI, fig. 7 N); sie waren bedeutend kleiner (Durchmesser 0,0045—0,005 Mm.) lagen viel dichter beisammen, waren tiefer (rein carminroth) gefärbt und enthielten dicke Fäden bezw. Körner. Die Kerne der verschiedenen Nester waren unter einander gleich und ebenso die der sämmtlichen extracapsularen Körper unter einander. Die Kerne der Nester sind mithin durchgreifend verschieden von denen der extracapsularen Körper, und zwar entsprechen die ersteren den Mikrosporen-Kernen, die letzteren den Makrosporen-Kernen» (ib., p. 192). Es wird hier also, im Gegensatz zu den auf p. 189 angeführten Beobachtungen von Brandt in den nach dem Austreten der extracapsularen Körper zurückbleibenden Nestern von *Collozoum* das Vorhandensein von kleinen, denen der Mikrosporen entsprechenden Kernen nachgewiesen, ohne auf diesen Widerspruch weiter einzugehen.

Meinen Untersuchungen nach sind die Veränderungen, die in den Nestern der Bildung der extracapsularen Körper vorangehen, denen der Anisosporen-Bildung so ähnlich, dass ich öfters nicht zu bestimmen vermochte ob in der beobachteten Kapsel Anisosporen oder extracapsulare Körper gebildet werden. Die die extracapsularen Körper heranbildenden Kapseln enthielten nahe der Oberfläche den Makrosporen, sowohl der Grösse als der Form und Struktur nach, vollkommen ähnliche Gebilde und entsprachen demnach den von Hertwig auf Taf. I, fig. 3, 4, 5 und von Brandt auf Taf. V, fig. 22 gegebenen Abbildungen der zur Anisosporen-Bildung sich vorbereitenden Kapseln.

Zum ersten Male habe ich extracapsulare Körper von *Collozoum inerme* am 9. November zur Ansicht bekommen. Ungeachtet der zahlreichen Versuche ist es mir nicht gelungen direkt das Austreten von extracapsularen Körpern aus der Kapsel zu beobachten. Dagegen kann ich alle oben angeführten Angaben Hertwig's und Brandt's bestätigen. Vor dem Austreten der extracapsularen Körper hatten die Kapseln bis 0,1 Mm. Durchmesser; nach ihrem Austreten — 0,054 — 0,067 Mm. Ich habe ebenfalls das Zerfallen der extra-

capsularen Körper in mehrere einkernige membranlose Gebilde, welche ebenfalls ihre Form wechselten und die Pseudopodien entlang sich bewegten, öfters wahrgenommen. In keinem Falle war ich im Stande sie vor dem Zerfliessen zu retten. Es ist mir nur gelungen die Weiterentwicklung der Kapselreste nach dem Austreten der extracapsularen Körper etwas weiter als meine Vorgänger zu verfolgen. An einigen mit Borax-Carmin gefärbten Präparaten konnte ich mit Bestimmtheit in ihnen das Vorhandensein von vielen Kernen, die bedeutend kleiner und zahlreicher als die der anliegenden extracapsularen Körper waren, constatiren und die von Brandt für *Collozoum fulvum* (p. 192) angeführte Beobachtung bestätigen. In anderen ebenso behandelten Präparaten waren dagegen in den von extracapsularen Körpern umgebenen Kapselresten nur wenige grosse, in manchen Fällen aber gar keine Kerne vorhanden. Ich glaube nicht zu irren, wenn ich letztere Präparate als in Auflösung begriffene auffasse, und das Vorhandensein der grossen Kerne in diesen Kapselresten, als ein dem Auflösen vorangehendes Stadium der Quellung betrachte.

Diese von extracapsularen Körpern umringten Kapselreste bestanden aus einem feinkörnigem Plasma (Taf. II, fig. 20) welches eine kugelförmige, in anderen Fällen aber unregelmässige, nach mehreren Richtungen strahlenartig ausgezogene Gestalt hatte und ringsum von dem durchsichtigen extracapsularen Plasma umgeben war. In letzterem waren sowohl die extracapsularen Körper als auch gelbe Zellen eingeschlossen, es bot immer eine strahlenartige, in die Pseudopodien sich auflösende Masse dar und bildete stellenweise grosse, verschiedengestaltete und fortwährend sich verändernde Auswüchse. In diese Auswüchse ragte nun öfters das körnige Plasma hinein, wobei, unter fortwährender Formveränderung, manchmal kleine Stücke des körnigen Kapsel-Plasma's von dem centralen Theile sich abschnürten und sammt dem sie umgebenden extracapsularen Plasma die Pseudopodienbahnen entlang fortgeführt wurden (Taf. II, fig. 21, 22, 23, 24, 25). Das centrale körnige Plasma nahm dabei immer eine kugelförmige Gestalt von 0,013–0,022 Mm. Durchmesser an und hatte ganz das Aussehen einer jungen Kapsel, besonders in den Fällen, wenn in ihrem Centrum ein winziges Oeltröpfchen zu sehen war. Dessen ungeachtet wage ich nicht sie als junge Kapsel zu deuten und zwar aus folgenden Gründen: 1) weil sie aus dem den Mikrosporen entsprechendem Theile entstanden ist und 2) weil ich öfters in dem sie umgebenden extracapsularen Plasma extracapsulare Körper in inniger Berührung mit ihnen angetroffen habe (Taf. II, fig. 23, 25). Ich vermuthe deshalb, dass nur aus dem Verschmelzen dieser beiden Componenten mit der Zeit junge Kapseln gebildet werden. Leider bin ich, trotz aller meiner Bemühungen, nicht im Stande gewesen über das weitere Schicksal dieser Gebilde sicheren Aufschluss zu bekommen. Wegen Mangel an Präparaten, in denen solche von den Nestern sich ablösende Theile zu erlangen waren, konnte ich nicht entscheiden ob sie ein- oder mehrkernig waren. Den auseinandergesetzten Vermuthungen zufolge glaube ich ebenfalls mich berechtigt an der Möglichkeit der Verwandlung der extracapsularen Körper in junge Kapseln zu zweifeln.

In diesen Ansichten bestärken mich an Anisosporen gemachte Beobachtungen: oben

(p. 17 u. 18) ist angeführt worden, dass schon Brandt sowohl bei *Collozoum*, als bei *Sphaerouzoum* die Anisosporen-Bildung an winterlichen Exemplaren (Brandt's Jugendzuständen) wahrgenommen hat. Ich kann dieses aus eigener Anschauung bestätigen und will nun noch folgende Beweise für die von mir vertretene Ansicht Hertwig's: «dass die Bildung der extracapsularen Körper nur eine Modification der Anisosporen-Bildung sei» anführen. Die zur Auflösung in Anisosporen sich vorbereitenden Kapseln sind von denen, die extracapsulare Körper enthalten, sehr oft nicht zu unterscheiden. Unter der Oberfläche der Kapsel bilden die Anlagen der Makrosporen, resp. extracapsularer Körper eine ununterbrochene Schicht. Mikrosporen-Anlagen sind dagegen durch obige vollständig verdeckt; da zu dieser Zeit die centrale Oelkugel schon vollständig aufgelöst und von ihr keine Spur im Centrum der Kapsel zu sehen ist, so vermute ich, dass die Mikrosporen-Anlagen aus dem centralen Theile der Kapsel sich heranbilden. Dass die Makro- und Mikrosporen bildenden Theile der Kapsel gesondert und nicht untereinander vermischt seien, vermute ich aus dem von mir constant vor dem Ausschwärmen beobachteten Ansammeln der Makrozoosporen an einem und der Microzoosporen an dem gegenüberliegenden Rande der Kapsel. In Verbindung damit steht auch das öfters wahrgenommene Ausschwärmen der Makro- und Mikrozoosporen aus zwei entgegengesetzten Oeffnungen der Kapsel.

In denjenigen Fällen, wo das Ausschwärmen nicht gleichzeitig aus den Kapseln der Kolonie erfolgt, habe ich öfters die Makrozoosporen die Pseudopodien entlang, nach der Art der extracapsularen Körper, sich bewegen gesehen, wobei sie sich manchmal in grosser Zahl an der Oberfläche einiger der benachbarten Kapseln ansammelten und sogar in ununterbrochener Schicht manche dieser Kapseln allseitig umgaben. Würden in diesem Falle keine Mikrosporen-Schwärmer zu sehen sein, so wäre es unmöglich gewesen zu entscheiden ob die die Kapseln umringenden Gebilde Theilungsprodukte der extracapsularen Körper oder Makrozoosporen seien.

Aus den eben geschilderten entwicklungsgeschichtlichen Thatsachen lassen sich, meiner Ansicht nach, folgende Schlüsse ziehen:

1) Während des Herbstes erscheinen in ausserordentlich grosser Anzahl ausgewachsene Qualster von *Collozoum* (und *Sphaerouzoum*), deren Kapseln sich theilweise in Isosporen (Krystallschwärmer), theilweise in Anisosporen (Makro- und Mikrosporen), auflösen, manchmal (nach Brandt's Angaben) sogar extracapsulare Körper bilden.

2) Gegen Ende November wird die Zahl der herbstlichen Exemplare immer geringer, und durch kleine, winterliche Kolonien ersetzt. Letztere werden unmittelbar aus herbstlichen Qualstern durch deren Auflösen in kleine Partien von $\frac{1}{2}$ bis 5 Mm. Länge gebildet.

3) Die winterlichen kleinen Kolonien werden hauptsächlich durch die Bildung von extracapsularen Körpern charakterisirt, welche gleichzeitig mit Mikrosporenartigen Gebilden innerhalb der Kapseln entstehen und den Makrozoosporen analoge Gebilde darstellen; sie sind also als den Anisosporen entsprechende Entwicklungsstadien (wahrscheinlich eben-

falls geschlechtliche Produkte) und nicht als auf ungeschlechtlichem Wege entstehende Knospengebilde (Brandt's jungdliches reproductives Stadium) zu betrachten.

4) Die ganze von Brandt geschilderte Entwicklungsgeschichte der Koloniebildenden Radiolarien inclusive deren Generationswechsel, ist demnach nach den jetzt schon vorhandenen Daten als eine verfehlte zu erklären.

5) Wegen der bis jetzt unüberwundenen Schwierigkeit die Isosporen, Anisosporen als auch extracapsulare Gebilde vor dem Zerfliessen zu schützen und deren weitere Entwicklung zu verfolgen, lassen sich jetzt keine genaueren Schlüsse über die Entwicklung der Koloniebildenden Radiolarien ziehen.

Eine der beschriebenen ganz gleiche Entwicklung ist von mir auch bei *Sphaerzoum*, nämlich an *S. punctatum* beobachtet worden. Den Schilderungen Brandt's die Bildung und Struktur der Iso- und Anisosporen von Sphaerzoum betreffend habe ich nichts hinzuzufügen; dessen extracapsulare Körper habe ich nur selten zur Ansicht bekommen. Die für Collozoum gezogenen Schlüsse müssen auch für Sphaerzoum als gültig angesehen werden.

b) *Zooxanthella intracapsularis* Haeck.

Kommt wie bekannt unter den Radiolarien nur den Acanthometriden zu; die in ihren Kapseln enthaltenen gelben Zellen sind ausführlich und genau von Brandt beschrieben worden. Ich habe sie ausschliesslich nur auf das Vermögen nach dem Abtöden des Radiolars ein selbstständiges Leben zu führen untersucht, aber leider gleich allen übrigen Beobachtern nur negative Resultate erhalten. Nach dem Zerquetschen verschiedener Species von *Acanthometra* und *Amphilonche* gingen die gelben Zellen in allen zahlreichen speciell in dieser Hinsicht angestellten Versuchen rasch zu Grunde und erwiesen sich also unfähig ausserhalb des Radiolars sich weiter zu entwickeln.

Ernährung.

Eine genaue Schilderung der Nahrungsaufnahme der Radiolarien hat schon Haeckel in seiner oben erwähnten Monographie der Radiolarien (p. 134) gegeben. «Die Zuführung und Aufnahme der Nahrungsmittel erfolgt (nach Haeckel) bei den Radiolarien ganz in derselben Weise, wie bei den Polythalamien, indem die kleinen fremden Körper, welche in die Nähe der ausgestreckten Pseudopodien kommen und dieselben berühren, an deren klebriger Substanz haften bleiben, von derselben umflossen und durch Einziehen der Pseudopodien d. h. durch eine centripetale Sarcodeströmung, in den Mutterboden hinabgeführt werden. In dem Moment, wo der fremde Körper die Fadenoberfläche berührt, scheint stets sofort eine stärkere Strömung nach dieser gereizten Stelle hin einzutreten und, indem sich dieser Erregungszustand den benachbarten Fäden mittheilt, wird auch deren Sarcodestrom

gegen diesen Punkt hingeleitet. Bei grösseren Körpern, wo gleichzeitig viele Fäden berührt und gereizt werden, geschieht dieses Zusammenströmen der Sarcode von vielen benachbarten Punkten in sehr auffallender Weise, so dass bald ein conisches Bündel zahlreicher convergirender Fäden sichtbar wird, welche sich an den fremden Körper anlegen und, indem sie untereinander zu einem zusammenhängenden Netze oder endlich einer homogenen Platte verschmelzen, denselben in einen Schleimüberzug einhüllen. Ist der ergriffene Körper lebendig und reagirt gegen die Umstrickung des Fadennetzes durch Fluchtversuche, so scheinen die dadurch hervorgerufenen Erschütterungen der Fäden ebenfalls einen vermehrten Zufluss von Sarcode zu veranlassen, bis die hinzugeströmte Masse genügt, die Beute zu bewältigen und zu umschliessen». «Die Verdauung und Assimilation der ergriffenen und von der Sarcode umschlossenen Beute, welche theils mittelst einfacher Endosmose ausgesogen, theils durch die, wie es scheint, bedeutende, zersetzende und verdauende Kraft der Sarcode, vielleicht im Verein mit der Inhaltsflüssigkeit der gelben Zellen, unmittelbar gelöst wird, scheint an jedem Orte des Sarcodkörpers geschehen zu können. Allerdings wird dieselbe leichter in dem Mutterboden geschehen, wo der fremde Körper von einer grösseren Sarcodemenge allseitig umschlossen ist, weshalb man auch meistens verschiedene in der Verdauung begriffene Nahrungsstoffe dort abgelagert findet. Indess sind jedenfalls die peripherischen Enden der Pseudopodien ebensogut dazu fähig...». «Die Aufnahme der fremden Körper scheint ohne Auswahl vor sich zu gehen...». «Dass die aufgenommenen festen Stoffe allein zur Nahrung dienen, ist nicht wahrscheinlich; ebenso gut ist es denkbar, dass auch im Meerwasser aufgelöste, organische und unorganische Substanzen direkt assimilirt werden».

Dass die gelben Zellen bei der Ernährung der Radiolarien eine Rolle spielen, hat ebenfalls schon Häckel vermuthet und in dem citirten Werke sie als secernirende Zellen oder Verdauungsdrüsen beschrieben.

Darauf entdeckte Patrik Geddes ¹⁾, dass die gelben Zellen im Sonnenlichte Kohlensäure zersetzen und Sauerstoff ausscheiden und glaubte deshalb, dass die Hauptfunktion derselben in der Versorgung der Radiolarien mit Sauerstoff bestehe.

Am eingehendsten sind aber die gelben Zellen (siehe p. 6) nicht nur bei Radiolarien, sondern auch in verschiedenen anderen Thierformen von Brandt untersucht worden. Seine speciell die Rolle der gelben Zellen bei der Ernährung der Radiolarien, hauptsächlich der Polyzoen, betreffenden Angaben bestehen in Folgendem.

Den Angaben Häckel's und Geddes gegenüber sucht Brandt in seiner Monographie der Kolonie-bildenden Radiolarien seine früheren, diesen Gegenstand betreffenden Ansichten

1) Patrik Geddes. Further researches on Animals containing Chlorophyll. Nature. Vol. 25, № 639 (26. Jan. 1882), p. 303—305.

P. Geddes. On the Nature and Functions of the «Yellow Cells» of Radiolarius and Coelenterates. Proceed. Roy. Soc. Edinburgh 16 Jan. 1882. Mit Postscript. vom 21. April (p. 377—396).

mit weiteren Beweisen zu begründen. Er giebt zwar (p. 88) an, dass bei der Untersuchung der «Sphaerozoöen, die zusammen mit zahlreichen anderen pelagischen Thieren mit dem pelagischen Netze gefischt sind und stundenlang in einem Glase gestanden haben, häufig Diatomeen, Infusorien, Peridiniën und kleine Radiolarien, zuweilen aber auch grössere, mit blossem Auge erkennbare Thiere: Ostracoden, Copepoden, Larven von Decapoden, Appendicularien, Echinodermen-Larven etc. an der Oberfläche der Radiolarien oder in ihnen zu finden seien. Wenn man dann eine solche Kolonie im filtrirten Meerwasser weiter beobachtet, so kann man nicht selten wahrnehmen, dass Pseudopodien der Kolonie in das abgestorbene Thier eindringen, und dass nach kurzer Zeit der Weichkörper des letzteren fast vollständig verschwunden ist». Dann fügt er aber hinzu: «Die bisher angegebenen Beobachtungen zeigen zwar, dass die Sphaerozoöen im Stande sind, andere Organismen zu verdauen; es fragt sich aber, ob die Verhältnisse, unter denen sie sich befanden, den natürlichen Verhältnissen entsprechen und ob man auf Grund der Beobachtungen an diesen gefangenen Thieren behaupten darf, dass auch im freien Meere die Sphaerozoöen häufig andere Organismen festhalten und verdauen». Brandt meint, dass der üblichen Art des Fischens wegen (p. 89): «die recht widerständigen Sphaerozoöen zwar grösstentheils am Leben bleiben, aber sich bei der Untersuchung nicht mehr als ganz normal erweisen; bei Gegenwart von sehr vielen verwesenden Körpern erleidet die Gallertsubstanz eine Veränderung und wird an der Oberfläche klebrig. Anorganische Partikel, todte und lebende Organismen, die zufällig die Gallertoberfläche berühren, bleiben daran, wie an einer Leimruthe, kleben. Irgend eine Auswahl seitens der Sphaerozoöen findet dabei nicht statt. Die lebenskräftigeren Organismen reissen sich gewöhnlich bald wieder los; solche aber, die schon im Absterben begriffen sind, vermögen sich gewöhnlich nicht mehr von der gallertigen Umhüllung zu befreien und gerathen bei ihren verzweifelten Bestrebungen loszukommen, nur noch tiefer in die Gallerte hinein. Ich habe im Innern der Kolonie stets nur solche Thiere gefunden, die sich kräftig bewegen können, und schliesse daraus, dass alle Thiere, die man innerhalb der Gallerte findet, sich selbst hineingebohrt haben. Die Gallerte bietet, selbst im erweichten Zustande, viel zu grossen Widerstand, als dass die zarten Pseudopodien todte Thiere in die Kolonie hineinziehen könnten».

Häckel's Angabe (l. c., p. 254), dass die fremden zur Nahrung dienenden Körper im Pseudopodienmutterboden der einzelnen Individuen angehäuft werden, konnte Brandt nicht bestätigen (l. c., p. 90).

«Je reicher der Auftrieb an Thieren ist und je mehr absterbende Organismen sich darin befinden, desto häufiger hat man Gelegenheit (nach Brandt), Sphaerozoöen mit anhaftenden Fremdkörpern zu sehen. Ist dagegen der Auftrieb arm an lebenden, und besonders auch arm an todten Thieren, so findet man nur selten angeklebte Organismen an den Sphaerozoöen. Fährt man aber hinaus, um Meerwasser, in dem man Sphaerozoöen schwimmen sieht, mit dem Glase zu schöpfen, so findet man unter Tausenden von Sphaerozoöen vielleicht ein Exemplar, an welchem ein kleiner Krebs etc. fest sitzt. Bei mikroskopischer Unter-

suchung gewahrt man vielleicht noch einige Diatomeen und einige Schalen von Tintinnoden an der Oberfläche der so gefangenen Kolonien; doch ist die Masse dieser fremden Organismen so gering, dass sie keinen nennenswerthen Einfluss auf die Ernährung der Kolonien haben können, selbst dann, wenn sie wirklich verdaut werden. Das Letztere geschieht aber in manchen Fällen entschieden nicht. Die angeklebten kleinen Organismen verwesen sehr häufig, ohne dass die Pseudopodien an sie herantreten und die Theile des zerfallenden Weichkörpers aufnehmen. Ausserdem hat Géza Entz neuerdings angegeben, dass manche Tintinnoden (*Codonella beroidea*) ihre Hülse verlassen, sobald sie an der Oberfläche der Kolonie haften geblieben sind. Wenn man also die leeren Hüllen von Tintinnoden an den Kolonien kleben sieht, so geht daraus noch keineswegs hervor, dass die Radiolarien den Weichkörper verdaut haben».

«Ueber die normale Ernährungsweise der Radiolarien kann die Untersuchung des mit dem pelagischen Netze gefischten Auftriebmaterials keinen sicheren Aufschluss geben, am allerwenigsten dann, wenn das Material in der Nähe grösserer Städte in schmutzigem Wasser gesammelt worden ist und erst einige Stunden nach dem Fange untersucht wird. Bei unmittelbarer Untersuchung der in reinem Wasser, z. B. im äusseren Theile des Golfes vorkommenden Kolonien war stets die Menge der anhaftenden Fremdkörper zu gering, als dass sie für die Ernährung der Radiolarien ausreichend gewesen wäre. Dass die Sphaerozoëen aber selbst dann keineswegs fasten, wenn ihnen von aussen gar kein Ernährungsmaterial zugeführt wird, zeigt die stete Zunahme der Masse und der Zahl der Individuen. Für diese Thatsache kann ich ebenso, wie in meinen früheren Publicationen, keine andere Erklärung finden, als dass die chlorophyllführenden Algen, welche in den Kolonien leben, mehr Ernährungsmaterial produciren, als sie zu ihrer Ernährung nöthig haben, und den Ueberschuss an ihre Wirthle abliefern. Dafür spricht zunächst (p. 92), dass die Algen allein in ganz jungen Kolonien, die nur aus wenigen Individuen bestehen, zuweilen noch gänzlich fehlen».

«(p. 92). Ich habe bereits früher den Beweis geliefert, dass die Assimilationsproducte der gelben Zellen in der That den Radiolarien zu Gute kommen». «Der Einwand, dass es sich in diesem Falle um Stoffe von halbverdauten gelben Zellen oder anderen pflanzlichen Organismen handle, ist ausgeschlossen, denn die Körnchen fanden sich in der Nähe vollkommen intacter gelber Zellen». «Ausserdem färbten sich mittelst Jodiodkalium grössere Portionen von Rindensubstanz blass violett, vermuthlich weil sie halbverdaute, gelöste Stärke enthielten. Bei *Collozoum inerme* und *Sphaerouzoum neapolitanum* fanden sich sowohl die Stärkekörnchen, als die mit Jod blassviolett färbbaren Massen in dem Pseudopodienmutterboden, der auch die gelben Zellen enthielt».

«Noch besser als diese beiden Species und als alle übrigen Sphaerozoëen ist *Siphonospaera tenera* zu Untersuchungen über die Bedeutung der gelben Zellen für die Ernährung ihrer Wirthle geeignet. Bei dieser Species kommen grosse Klumpen vor, deren Substanz sich in jeder Hinsicht ebenso verhält, wie die Substanz des Pseudopodienmutterbodens von

Collozoum inerme, *C. fulvum*, *Sphaerouzoum neapolitanum* und *S. acuferum*, und welche fast sämtliche gelbe Zellen der Kolonie enthalten. Die Substanz dieser Klumpen bezeichnete ich als Assimilationsplasma. An den von zarter Schale umgebenen Nestern kommen weder gelbe Zellen, noch Assimilationsplasma vor. Behandelt man ein Stück einer *Siphonosphaera*-Kolonie unter dem Deckglase mit Jodiodkalium, so werden die Individuen gelb, die Klumpen von Assimilationsplasma aber tief violett gefärbt. Der ganze Klumpen wird gleichmässig violett tingiert; ein Theil der Stärke befindet sich also in gelöster Form im Assimilationsplasma. Ausserdem kommen noch zahlreiche tiefviolette (Stärke-) Körner in den Massen vor. Der Inhalt der gelben Zellen endlich wird theils braun, theils dunkelviolett gefärbt. Lässt man Jodspiritus auf lebende Siphonosphaeren einwirken, so werden ebenfalls die Klumpen violett, die in ihnen liegenden gelben Zellen noch dunkler violett gefärbt. Ausserdem aber sind sämtliche Massen des Assimilationsplasma von einem violett gefärbten Hof umgeben, welcher an seiner der Oberfläche der Kolonie zugekehrten Seite mit einem besonders tief gefärbten, scharfen Rande umgeben ist, und sich an der anderen Seite verliert».

«Diese Erscheinung lässt sich, wie mir (Brandt) scheint, nur in folgender Weise erklären: Die gelben Zellen, welche fast sämtlich im Assimilationsplasma liegen, produciren mehr Stärke, als sie für ihren Bedarf nöthig haben. Der Ueberschuss von Amylum diffundirt durch die Membran und findet sich dann im Assimilationsplasma, theils in Form von kleinen Körnern, theils in gelöstem Zustande. Im Assimilationsplasma geschieht dann die weitere Verarbeitung der Stärke und die Umwandlung in Stoffe, welche für den Aufbau des Radiolarienkörpers verwerthet werden können».

«Zur weiteren Begründung dieser Erklärung habe ich (Brandt) zunächst ausdrücklich hervorzuheben, dass ich mich vor der Anwendung von Jod stets von dem vollkommen unversehrten Zustande der gelben Zellen überzeugt habe. Ich habe überhaupt im Assimilationsplasma von *Siphonosphaera* niemals im Zerfall begriffene gelbe Zellen, auch nie Körper gesehen, die man als frühere Inhaltsbestandtheile zerstörter gelber Zellen (z. B. gelbe Plasmastücke, hohle Stärke-Kügelchen etc.) hätte betrachten können».

«Die Stärkekörner können also nur durch Diffusion aus den Algen in das Assimilationsplasma des Thieres gelangt sein. In welcher Weise das letztere bei dem Diffusionsprocesse mitthätig ist, entzieht sich vorläufig der Beurtheilung, doch scheint mir der Vorgang nur bei einer Wechselwirkung zwischen dem Inhalte der gelben Zellen und dem umgebenden thierischen Plasma erklärlich zu sein. Für eine Mitwirkung des sogen. Assimilationsplasma spricht die Beobachtung, dass bei *Siphonosphaera* die vereinzelt, in den Pseudopodienbahnen gelegenen gelben Zellen nach Jodbildung niemals von violetten Körnern oder blavioletten Massen umgeben sind. Ferner geht aus den Färbungsversuchen mit Jod hervor, dass die Assimilation der Stärke in den extracapsularen Plasmaklumpen geschehen muss, für die ich aus diesem Grunde den Ausdruck «Assimilationsplasma» vorschlug. Im intracapsularen Plasma findet sich niemals Amylum, denn bei Jodbildung

färbt sich die Marksubstanz stets gelb oder gelbbraun. Ebenso verhalten sich die Pseudopodien bei Einwirkung von Jod; auch sie sind stets frei von Stärke.

«Die mitgetheilten Beobachtungen an *Siphonosphaera* liefern einen neuen Beweis für die Richtigkeit meiner schon in früheren Arbeiten durch Thatsachen gestützten Beobachtungen, dass die in Thieren lebenden Algen durch Lieferung von Assimilationsproducten (Stärke etc.) zur Ernährung ihrer Wirthe beitragen können».

Die hauptsächlichsten Resultate Brandt's lassen sich folgendermaassen zusammenfassen:

1) Animalische Kost gebrauchen die Polyzoen nur in Jugendzuständen, wenn noch keine oder nur wenige gelbe Zellen in ihnen vorhanden sind.

2) Späterhin aber nehmen sie gar keine feste Nahrung auf; ihre Ernährung und ihr Wachstum wird in dieser Periode des Lebens ausschliesslich durch die Thätigkeit der gelben Zellen versorgt, welche in dem extracapsularen Plasma kräftig assimiliren und mit dem Ueberflusse der Assimilationsprodukte die Polyzoen-Kolonie ernähren.

3) Die gelben Zellen werden dabei nicht als Nahrung verbraucht.

4) Das Vorhandensein von Stärkekörnern ausserhalb der gelben Zellen in dem extracapsularen Plasma, wird von Brandt als Beweis von der Abgabe seitens der gelben Zellen eines Theiles ihrer Assimilationsproducte an die sie beherbergende Polyzoen-Kolonie angeführt.

Meiner Ansicht nach sind alle vier Schlüsse unrichtig. Die Polyzoen nehmen feste, animalische Nahrung auf und verspeisen ausserdem gelbe Zellen während ihres ganzen Lebens, bis zur Bildung der Iso- oder Anisosporen und auch späterhin während der Entwicklung der extracapsularen Körper.

Zur Sicherstellung dieses Resultates waren speciell darauf gerichtete Versuche unumgänglich, da alle bis jetzt vorhandenen Angaben, wie Brandt ganz richtig bemerkt, keinen sicheren Aufschluss über diese Frage geben können.

Ich bin in folgender Weise verfahren: frisch gefischte, möglichst unversehrte Polyzoen-Kolonien (Collozoum und Sphaerouzoum) wurden in filtrirtes Meerwasser gebracht und nur am folgenden Tage, nachdem sie die äusserste Schicht der Gallerte, mit den darin befestigten Schmutzpartikelchen abgeworfen hatten und ganz rein erschienen, zur Beobachtung genommen. Sie wurden in ein Uhrgläschen mit an Infusorien, hauptsächlich Tintinoideen, als auch an Crustaceen (Copepoden) reichem Meeresauftrieb gebracht und freischwimmend mittelst starker Vergrösserung beobachtet. Nach kurzer Zeit, öfters sogleich nach dem Hineinbringen der Polyzoen-Kolonie in den Meeresauftrieb, erschienen schon einige dieser Thiere an der Oberfläche der Gallerte, den Pseudopodien angeklebt und wurden, trotz der Anstrengungen der Thiere, sich loszureissen, festgehalten, nach einiger Zeit in die Gallerte hineingezogen und verspeist. Ich wählte dabei eines oder mehrere der festgehaltenen Thiere und beobachtete ununterbrochen stundenlang ihr allmähliges Einsinken und ihre Auflösung. Diese Beobachtungen, welche allein ein sicheres Resultat versprachen, gehören zu den lästigsten und ermüdendsten, da man wegen des freien Herumschwimmens

der beobachteten Kolonie, fortwährend das Uhrgläschen, der Bewegung des Objektes entsprechend, in einer ganz bestimmten Richtung, ohne es aus dem Gesichtsfelde zu verlieren, bewegen muss.

Um die Verschiebungen des Uhrgläschens mit möglichstem Vermeiden der Stösse zu vollführen, wurde es immer auf einen dünnen Objektträger gestellt und durch die Bewegung des letzteren vorsichtig hin- und hergeschoben.

Ungeachtet dieser Schwierigkeiten habe ich eine ganze Menge derartiger Beobachtungen angestellt und deshalb auch vollkommen klare und zuverlässige Resultate erhalten. In allen untersuchten Polyzoen, nämlich den winterlichen Exemplaren von *Collozoum inerme* (die herbstlichen waren schon verschwunden, als ich meine Aufmerksamkeit diesem Gegenstande widmete), an allen, auch vollkommen erwachsenen und Zoosporen-bildenden Kolonien von *Collozoum fulvum*, als auch *Sphaerouzoum punctatum* und *S. neapolitanum*, sowie an *Collosphaera Hyxlei*, *Thalassicolla nucleata*, habe ich die Ernährung auf Kosten der Infusorien und kleinen Crustaceen Schritt für Schritt verfolgen können. Diese Thiere wurden, beim Berühren der Gallerte, von den Pseudopodien der Polyzoen-Kolonie festgehalten; für kleinere Thiere genügte ein Ankleben an eines der Pseudopodien. Durch die Bewegungen des Thieres klebten in seiner Nähe die Pseudopodien untereinander zusammen und bildeten ganz nach der von Häckel für die Radiolarien beschriebenen Weise, zuerst ein unregelmässiges, maschiges Netz, welches nach einiger Zeit um das gefangene Thier in einen geschlossenen Sack sich umwandelte (T. 2, Fig. 26 und 27); im Innern dieses durchsichtigen, zähen, und seine Form leicht ändernden Gefängnisses konnte manchmal eine rotirende Bewegung des Thieres noch stundenlang wahrgenommen werden. Dabei wurde das gefangene Thier, mit dem ihm umringenden plasmatischen Sacke, allmählig tiefer und tiefer in die Gallerte eingezogen, bis es an die Grenze einer der Vacuolen der Kolonie gesunken war.

Wenn das Thierchen, wie die meisten Infusorien, nackt ist, so sieht man an ihm folgende merkwürdige Veränderungen vorgehen, welche erst nach seinem Tode und also nach dem gänzlichen Aufhören seiner Bewegungen zu Stande kommen. Das Thierchen wird zu einer Kugel umgestaltet, welche allmählig aufquellend ihr Volumen mehr oder weniger stark vergrössert, dabei öfters plötzlich in zwei Kugeln sich auflöst; die Theilung bleibt dabei stehen oder wird unter fortschreitender Quellung und Volumenzunahme fortgesetzt; in einem Falle habe ich auf diese Weise aus einer Kugel bis auf 20 neue durch fortwährende Theilung sich bilden sehen; der Durchmesser vieler der endlichen Theilungsprodukte war nur um ein Geringes kleiner als der Durchmesser der anfänglichen Kugel vor ihrem Aufquellen. Als Beispiel will ich folgende an einem mit Extracapsular-Körpern versehenen *Collozoum inerme* (von ohngefähr 5 mm. Länge und 1 mm. Breite) gemachten Beobachtungen vorführen.

Es waren in der Gallerte viele frischgefangene, noch lebende Infusorien, als auch zahlreiche, schon in Auflösung begriffene Thiere eingeschlossen. Die Vacuolen sanken nacheinander allmählig zusammen, so dass die gefangene Beute in den centralen, von den

Kapseln umgebenen Raum hineingezogen wurde. Hier war unter Anderem in einer vollkommen durchsichtigen, membranartigen Kugel ein noch lebendiges und in rascher Rotation sich befindendes Thierchen eingeschlossen, dessen Organisation ich nicht im Stande war zu entziffern. Nach einiger Zeit hörten seine Bewegungen auf, wobei auch die das Thierchen umgebende Membran plötzlich verschwand. Der Durchmesser der Kugel betrug um 3 Uhr 13 Minuten 0,1 mm. Um 3 Uhr 33 Minuten theilte sich die Kugel in 4 Theile; jede der neuen 4 Kugeln lag nach einiger Zeit gesondert und war mit Pseudopodien bedeckt; um 3 Uhr 49 Min. wurden die Kugeln nach verschiedenen Richtungen durch die Pseudopodien übertragen; um 3 Uhr 57 Min. waren schon 8 Kugeln vorhanden, von denen eine in Theilung begriffen war. Um 4 Uhr 30 Min. endlich war die Zahl der Kugeln bis auf 20 gestiegen. Die neuentstandenen Kugeln waren von verschiedener Grösse, indem ihr Durchmesser zwischen $\frac{8}{222}$ — $\frac{27}{222}$ mm. variierte, so dass mehrere von ihnen sogar die ursprüngliche Kugel um ein Bedeutendes an Grösse übertrafen. Sie waren alle vollkommen farblos; mehrere von ihnen wasserhell und vollkommen durchsichtig, andere dagegen bestanden aus einer feinkörnigen Masse.

Die Umwandlung den gefangenen Beute in aufgequollene Kugeln, welche den Kapseln zugeführt, als Nahrung dienten, geschah in diesem und allen übrigen von mir beobachteten Fällen ganz unabhängig von den gelben Zellen; letztere verhielten sich vollkommen indifferent; ein Mal wurde sogar eine von ihnen zufällig, sammt der gefangenen Beute, in den Pseudopodiensack eingeschlossen und nach einiger Zeit getödtet und verdaut.

Die mit Chitinüberzug versehenen kleinen Crustaceen, hauptsächlich die im Meeresauftrieb reichlich vorkommenden Copepoden wurden ebenfalls mittelst Pseudopodien gefangen; sie kleben dabei zufällig mit einem beliebigen Theile ihres Körpers an; rasch und ruckweise schwimmende Arten stossen dabei gegen die Gallerte der Radiolarien-Kolonie mit solcher Kraft an, dass sie plötzlich mit ihrem Kopfe und den Vorderfüssen in die Gallerte hineinfahren und, trotz ihrer Anstrengungen sich loszureissen, in dieselbe allmählig hineingezogen werden. Bei vacuolenfreien (mit extracapsularen Körpern versehenen) Kolonien kommen sie in's Centrum der Kolonie zu liegen, wobei sie manchmal 3 bis 4 Tage noch lebendig bleiben; sind dagegen Vacuolen vorhanden, so werden die gefangenen Crustaceen bis zur Oberfläche der unter der Beute liegenden Vacuole versenkt und hier, von dem sich ansammelnden Pseudopodiennetze an der Vacuole plattgedrückt und nicht selten nach verschiedenen Richtungen ausgespannt. Durch dicke, rasch sich verändernde Pseudopodienstränge werden nun die weichen Theile des Thieres mehr oder weniger vollkommen gelöst und nach verschiedenen Richtungen die Pseudopodienbahnen entlang befördert. Von dem Thiere ist nach einiger Zeit nur noch der Chitinpanzer zu sehen; in einigen Fällen wird auch er in Theile zerrissen und die getrennten Stücke der Beine, als auch die aus den Brutsäcken herausquellenden Eier werden auf weite Entfernungen von einander geführt. Die gelben Zellen blieben in diesem Falle ebenfalls ganz theilnahmslos.

Aus einer ganzen Reihe solcher Beobachtungen glaube ich mich berechtigt, gegenüber

Brandt zu behaupten, dass auch Kolonie-bildende Radiolarien nicht nur in ihrem Jugendstadium, sondern während des ganzen Lebens nach der Art aller übrigen Radiolarien animalische Nahrung brauchen und hauptsächlich Infusorien und kleine Crustaceen verzehren. Da zur Zeit, als ich diese Untersuchungen über die Ernährung der Kolonie-bildenden Radiolarien anstellte, keine lebendigen herbstlichen Collozoum inermé vorhanden waren, so untersuchte ich in 70° Alkohol conservirte, mir gütigst von Herrn Lo Bianco gelieferten Exemplare, auf das Vorhandensein von gefangenen Thieren in ihrer Gallerte. Aus folgenden Zeilen ist zu ersehen, dass auch diese Collozoen reichlich damit versehen waren, auch diejenigen, welche perlschnurartige Kolonien bildeten und nach Brandt's eigenen Angaben, die ich bestätigen kann, zur Anisosporenbildung sich anschickten. Die folgenden Angaben sind an vier auf's Gerathewohl herausgenommenen grossen Collozoumkolonien entnommen, wobei nur die tief in die Gallerte eingesenkten Thiere, nicht aber diejenigen, welche der Oberfläche angeklebt waren, berücksichtigt worden sind.

Auf dem optischen Querschnitte konnte ich auffinden bei:

A) 4 Plasmasäcke mit eingeschlossener Beute.

B) 28 Plasmasäcke mit Infusorien (Tintinnoideen), theilweise Diatomaceen und Peridineen.

C) 7 Plasmasäcke mit eingeschlossenen Thieren.

D) (das Anisosporenbildende Exemplar) 25 Plasmasäcke, ebenfalls mit Tintinnoideen, Peridineen und anderen nicht näher bestimmten Thieren.

Aus diesen Angaben ist zu ersehen, dass die animalische Ernährung der Kolonie-bildenden Radiolarien wie der aller übrigen nicht ausschliesslich auf irgend eine Periode des Lebens beschränkt ist, sondern immerfort stattfindet, wenn nur animalische Kost ihnen zur Verfügung steht. Dass die mit gelben Zellen reichlich versehenen Radiolarien längere Zeit, ohne feste Nahrung von aussen zu sich zu nehmen, auf Kosten der in ihnen enthaltenen gelben Zellen nicht nur leben, sondern auch beträchtlich wachsen können, unterliegt wohl keinem Zweifel. Die gelben Zellen versorgen sie dann mit Nahrungsstoffen; sie werden getödtet, aufgelöst und verspeist. Brandt hat schon im extracapsularen Plasma Stärkekörner ausserhalb der gelben Zellen nachgewiesen; seiner Ansicht nach stellen sie aber nur aus intacten gelben Zellen freigewordene Assimilationsprodukte dar. Dass dieser Schluss unberechtigt ist, zeigen folgende Beobachtungen.

Aus dem eben Angeführten ist schon zu ersehen, dass den gelben Zellen keine so grosse Rolle bei der Ernährung der Kolonie-bildenden Radiolarien, wie es Brandt will, zuzuschreiben ist. Sie versorgen nicht ausschliesslich diese Radiolarien mit Nahrung. Ausserdem ist, meinen Untersuchungen nach, ihr Verhalten zu der sie beherbergenden Kolonie ein anderes, als es von Brandt geschildert wird. Nach Brandt bleiben die gelben Zellen in vielen Polyzoen vollkommen intact; nur in einigen (z. B. Collozoum inermé) sollen viele von ihnen, unter Verfärbung, während der Iso- und Anisosporenbildung zu Grunde gerichtet (Taf. 2, Fig. 17) werden.

Sie sollen (siehe oben) die Radiolarienkolonie nur mit dem Ueberflusse ihrer Assimilationsprodukte ernähren, die aus ihnen auf diosmotischem Wege in das extracapsulare Plasma gelangen und hier als Stärkekörner sich ablagern. Das öftere Vorhandensein von Stärkekörnern in dem extracapsularen Plasma habe auch ich mittelst Jod constatiren können; dagegen habe ich in allen beobachteten Fällen auf das Bestimmteste mich überzeugt, dass diese Stärkekörner aus denjenigen gelben Zellen herkommen, die der Auflösung und dem Zerfallen anheim gefallen sind. Solche in Auflösung begriffene Zellen konnte ich jedesmal, wenn in dem extracapsularen Plasma Stärkekörner zu finden waren, nachweisen und sogar an einigen von ihnen die Auflösung ununterbrochen in allen Phasen verfolgen.

Der Auflösungsprocess dieser Zellen ist leicht von dem bei der Zoosporenbildung stattfindenden dadurch zu unterscheiden, dass die zerfallenden Zellen nicht missfarbig, wie im letzterem Falle, werden, sondern ihre goldgelbe Farbe behalten, oder aber sie gegen eine rothbraune vertauschen. Die zur Auflösung sich vorbereitende gelbe Zelle quillt etwas auf und geht, unter fortwährend zunehmender Quellung, mehrere Theilungen ein, die in den ersten Stadien der normalen Theilung so ähnlich sehen, dass ich im Anfange nicht recht wusste, welchen dieser beiden Processe ich vor Augen hatte. Auf der Taf. 2, Fig. 18 (*a—m*) ist eine gelbe Zelle von *Collozoum* inmerme in den verschiedensten Auflösungsstadien getreu abgebildet, die so rasch nach einander folgten, dass ich kaum Zeit hatte, ihre Zeichnungen zu skizziren; in *a* war diese Zelle noch einer normalen Zelle ganz ähnlich; in *b* ist sie schon eine Theilung eingegangen; in *c* (3 Uhr 3 Min.) hat sich eine der neuentstandenen Kugeln noch ein Mal getheilt; in *d* (3 Uhr 7 Min.) sind schon 4 Kugeln vorhanden; in *e* (3 Uhr 11 M.) sind deren 5; in *f* nur 4 Kugeln, da zwei, auf der linken Seite der Zeichnung, zu einer verschmolzen sind; in *f, g, h, i, k, l, m, n* sind die weiteren Auflösungsstadien, die ohne Beschreibung verständlich sind, abgebildet; man sieht die starke Quellung und in *n* den Transport der Theilungsprodukte längs den Pseudopodienbahnen nach den verschiedenen Stellen der Kolonie.

Eine ganz ebensolche Auflösung der gelben Zellen habe ich öfters bei *Sphaerozoum punctatum* gesehen und eine derselben auf Taf. 2, Fig. 16 (*a—e*) getreu abgebildet.

Die Auflösung rothbraun gefärbter gelber Zellen (Taf. 2, Fig. 19), welche an denselben Kapseln, als die bei der Auflösung gelb bleibenden, sich befanden, habe ich ebenfalls mehrere Mal beobachtet; ihr Zerfallen scheint längere Zeit in Anspruch zu nehmen; wenigstens ist es mir nicht gelungen, eine und dieselbe Zelle bis zum Zerfall in kleine Theilungsstücke zu verfolgen.

Diese, ebenfalls an, in einem mit Meerwasser gefüllten Uhrgläschen, freischwimmenden *Collozoum*- und *Sphaerozoum*-Kolonien angestellten Beobachtungen habe ich viele Mal wiederholt und namentlich ganz bestimmt an den sich zur Zoosporenbildung nicht anschickenden, sowohl ganz erwachsenen, als auch kleinen Exemplaren, sicher beobachtet.

Auf die oben auseinandergesetzten Beobachtungen mich stützend, glaube ich mich

berechtigt, in folgenden Sätzen die Ernährung der Kolonie-bildenden Radiolarien und die Rolle der in ihnen vorhandenen gelben Zellen zu formuliren:

Den übrigen Radiolarien gleich, sind die Kolonie-bildenden während des ganzen Lebens fähig, animalische Kost zu assimiliren; die mit ihren Pseudopodien in Berührung gerathenen Thiere werden von einem Pseudopodiennetze allmählig umspannen und in aus Sarcode bestehende Säcke involvirt, in denen sie stundenlang noch am Leben bleiben und sich bewegen können.

Mittelst der Pseudopodienfäden wird die gefangene Beute in's Innere des extracapsularen Mutterbodens, bis zur Oberfläche einer der Vacuolen hineingezogen; hier, unter mehr oder weniger beträchtlichem Aufquellen, in kleine Partikelchen aufgelöst und letztere nach verschiedenen Richtungen zu den Kapseln der Radiolarie transportirt. Die gelben Zellen, als auch die Kapseln nehmen dagegen an diesem Auflösungsprocesse gar keinen Antheil.

Die Hauptrolle der gelben Zellen besteht meiner Ansicht nach darin, dass sie, gleich den übrigen Algen befähigt sind, aus anorganischen, im Meerwasser gelösten Stoffen ihren Körper aufzubauen, zu wachsen und sich zu vermehren. Dabei können sie den sie beherbergenden Radiolarien selber als Nahrung dienen, und im Falle des Mangels an animalischer Kost längere Zeit die Radiolarie am Leben erhalten.

B. Actinien.

In Folge des von mir nachgewiesenen Verhaltens der gelben Zellen bei der Ernährung der Radiolarien, war es interessant, die erhaltenen Resultate auch an anderen symbiotischen Wesen zu prüfen, vor Allem bei Actinien, die sammt den Radiolarien, von Brandt vorzugsweise untersucht wurden. Ich beschränkte mich auf drei zufällig im Aquarium vorhandenen Formen der Actinien: *Aiptasia diaphana*, *Cereactis aurantiaca* und *Anemonia sulcata*. Die gelben Zellen der Actinien sind, wie bekannt, in grosser Menge in den Intodermzellen enthalten. An abgeschnittenen und mit Präparirnadeln in Stücke zerissenen Fangarmen der *Aiptasia diaphana* bekommt man grosse freiliegende, mit Flimmerepithelium besetzte Partien des Entodermgewebes zur Ansicht, die öfters mittelst Flimmerzellen in Bewegung versetzt werden. Wenn man diese Gewebemassen, in denen viele gelbe Zellen enthalten sind, bei auffallendem Lichte betrachtet, so erscheinen sie mit einem Netze weisser Adern bedeckt, welche bei der Betrachtung in durchfallendem Lichte als ein Conglomerat von entfärbten gelben Zellen sich herausstellen; zwischen den vollkommen entfärbten und normalen gelben Zellen lassen sich leicht alle möglichen Uebergänge auffinden (Taf. 2, Fig. 28). Die entfärbten Zellen sind immer in der innersten, den Epithelzellen nächsten Schicht des Entodermgewebes enthalten. In ihrem ganzen Verhalten erinnern sie, in auffallender Weise,

an die von Kleinenberg¹⁾ bei *Hydra viridis* beschriebenen, der Verdauung anheimfallenden Pseudochlorophyllkörperchen.

Ebenso leicht gelang es mir, sowohl vollkommen entfärbte, als auch im Entfärben begriffene gelbe Zellen in grosser Menge bei *Anemonia sulcata* und *Cereactis aurantiaca* nachzuweisen, mit dem Unterschiede nur, dass bei ersterer in den entfärbten Zellen dunkelblaue Körnchen vorhanden waren, welche aber auch in den intacten Zellen dieser Actinie, beim Zerquetschen nachgewiesen werden konnten.

Die Rolle der gelben Zellen der Actinien hat sich also vollkommen entsprechend der der gelben Zellen der Radiolarien erwiesen.

1) Kleinenberg, Hydra. Eine anatomisch-entwicklungsgeschichtliche Untersuchung. 1872, p. 4.

Erklärung der Tafeln.

Tafel I.

Fig. 1—5. *Chaetoceros* spec. mit *Tintinnus inquilinus*.

Fig. 1. *Chaetoceros* aus drei Zellen mit der *Tintinnus*-Schale; *a, a* die zwei nach vorn gerichteten Hörner; von den übrigen Hörnern kommen die mit *o* bezeichneten Hörner aus der in der Zeichnung nach oben gewendeten Seite der *Chaetoceros*-zellen, die mit *u*—aus der unteren Seite hervor: die zwei hinteren sind bedeutend grösser als die seitlichen, die *Tintinnus*-Schale umgebenden Hörner.

Fig. 2. *Tintinnus inquilinus*, aus der Schale theilweise ausgekrochen; die grossen Cilien, als auch der mit einem Knötchen versehene, an die Seitenwand der Schale befestigte Stiel treten klar hervor. Die Hörner des *Chaetoceros* sind in der Zeichnung weggelassen.

Fig. 3. *Tintinnus inquilinus* an einem *Chaetoceros* mit normal entwickelten nach hinten gekrümmten Hörnern festsitzend und mit ihm sich bewegend.

Fig. 4 und 5. Ausgewachsene *Tintinnus inquilinus* mit ganz jungen, erst mit zwei Hörnern versehenen *Chaetoceros* verwachsen; der einzellige *Chaetoceros* ist dicht am vorderen Rande der Schale befestigt.

Fig. 6. Zwei Kapseln von *Collozoum inerme* (70); *a* wegen ihrer sonderbaren Form abgebildet, *b*—eine in Theilung begriffene Kapsel; in *b* ist nur ein ganz kleiner Rest der Oelkugel geblieben, der in die eine Hälfte der sich theilenden Kapsel übergeht.

Fig. 7—11. *Sphaerouzoum punctatum*.

Fig. 7. Eine junge Kapsel von *Sph. punctatum* ans körnigem Kapselplasma bestehend, von dem strahlenförmigen extracapsularen Plasma, sammt einer gelben Zelle, umringt; sie ist durch Vieltheilung einer alten Kapsel erzeugt und in der Qualstergallerte gelegen. (560).

Fig. 8. Eine in Zweitheilung begriffene Kapsel; der sich abschnürende Theil ist um vieles kleiner, als der andere in dem die Oelkugel enthalten ist.

Fig. 9. Eine junge Kapsel ebenfalls in der Qualstergallerte enthalten. (560).

Fig. 10. Eine ausgewachsene Kapsel hat sich, nach dem völligen Verschwinden der Oelkugel in eine Menge von kleinen Plasmaportionen getheilt, die allmählig von einander sich trennen, den Pseudopodienbahnen entlang nach verschiedenen Richtungen übergeführt werden und wahrscheinlich sich zu jungen Kapseln umbilden.

Fig. 11. *a* Qualster von *Sphaerouzoum punctatum* in natürlicher Grösse.

b ausgewachsene Kapseln mit Oelkugeln. (70).

c eine mit drei kleinen Oelkugeln versehene, zur Theilung sich anschickende Kapsel. (70).

d zwei Theilungsprodukte einer Kapsel, die sich eben getheilt hat. (70).

Fig. 12. *Collozoum inerme*; eine, nach Auflösung der Oelkugel in viele gleichartige Theilungsprodukte zerfallene Kapsel; die letzteren sind wahrscheinlich Anlagen von neuen Kapseln und werden längs den Pseudopodienbahnen nach verschiedenen Theilen des Qualsters übergeführt.

Tafel II.

Fig. 13—15. *Collozoum pelagicum*.

Fig. 13 (222). Eine einzelne Kapsel mit dicken, dem *C. pelagicum* charakteristischen Pseudopodien, (*p*), einer centralen Oelkugel (*o*) und gelben extracapsularen Zellen (*g*).

Fig. 14 (222). Eine in kleine Plasmastücke zerfallende Kapsel; ein Theil ihrer Oelkugel (*o*) ist unversehrt geblieben.

Fig. 15 (560). Theilungsprodukte der Kapsel, die nach verschiedenen Richtungen, den Pseudopodien entlang transportirt werden: *a* einzelne kleine Theilungsproducte, welche wahrscheinlich mit der Zeit zu jungen Kapseln sich gestalten; *b* ein Conglomerat solcher Theilungsproducte; *c* durchsichtige, strukturlose, vacuolenartige Kugeln in den Pseudopodien; *g* gelbe Zelle; *o* Oelkugel.

Fig. 15. *Sphaerozoum punctatum*. Verschiedene Stadien der Auflösung einer gelben Zelle.

a *K* Kapsel, *g* eine noch intacte gelbe Zelle, die von dem extracapsularen Plasma überwölbt in die Kapsel ziemlich tief eingesenkt erscheint. (10 Uhr 47 Min.).

b dieselbe gelbe Zelle deutlich aufgequollen (10 Uhr 53 Min.).

c id. (11 Uhr 12 Min.).

d id. (11 Uhr. 37 Min.) die verquollene gelbe Zelle hat sich von der Kapselwand entfernt; ihr Inhalt hat sich mit dem extracapsularen Plasma vermischt.

e id. (11 Uhr 42 Min.) die Bestandtheile der gelben Zelle sind nur noch ihrer gelben Farbe nach unterscheidbar.

Fig. 17—27. *Collozoum inerme*.

Fig. 17 (a, b, c). Eine gelbe Zelle, welche (a) missfarbig geworden ist und dann allmählig im extracapsularen Plasma aufgelöst wurde. Diese Figur stellt die Veränderungen dar denen die meisten gelben Zellen des *Collozoum*, während der Bildung von Iso- und Anisosporen unterliegen.

Fig. 18 (a—n). Alle diese Zeichnungen stellen die allmähliche Auflösung einer gelben Zelle mit Beibehaltung ihrer normalen Farbe dar; sie sind alle einer und derselben Zelle entnommen. *a* eine noch normale gelbe Zelle; *b* dieselbe in zwei Theile sich abschnürend; diese wie die folgenden Veränderungen gingen sehr rasch von statten; leider habe ich versäumt, für die Stadien *a* und *b* genau die Zeit anzugeben. Um 3 Uhr 3 Min. ist die Zelle schon in drei gelbe Kugeln zerfallen (*c*); um 3 Uhr 7 Min.—in vier; um 3 Uhr 11 Min. waren fünf Kugeln vorhanden (*e*); um 3 Uhr 15 Min. wurde durch das Zusammenfließen von zwei der Kugeln ihre Zahl auf vier verringert; um 3 Uhr 16 Min. bot die Zelle, die sich getheilt hatte das in *g* dargestellte Bild dar; die folgenden Phasen der Auflösung sind ohne Weiteres aus den Zeichnungen verständlich, von denen *h* um 3 Uhr 22 Min., *i*—um 3 Uhr 24 Min., *k*—um 3 Uhr 25 Min., *l*—um 3 Uhr 36 Min., und *n*—um 4 Uhr 16 Min. aufgenommen wurden.

Fig. 19. Eine in Auflösung begriffene gelbe Zelle, welche dabei eine rostbraune Farbe angenommen hat.

Fig. 20. Eine Kapsel, nach der Bildung von extracapsularen Körpern, welche den übrig gebliebenen centralen Theil (das Nest) meistens schon verlassen haben; es sind deren nur noch drei an dem Neste zu sehen. Das körnige Plasma des Nestes als auch das strahlig, nach verschiedenen Seiten sich ausbreitende extracapsulare Plasma sind deutlich geschieden.

Fig. 21 und 22. Zwei von dem Neste abgetrennte und in der Qualstergallerte sich befindende Theile des Nestes; in jedem von ihnen ist sowohl das körnige, mit einer winzigen Oelkugel schon versehene, als auch das extracapsulare Plasma zu sehen.

Fig. 23 und 25. Theilungsprodukte der Nester, deren jedes mit einem extracapsularen Körper gepaart erscheint.

Fig. 24. Ein einer jungen Kapsel ähnliches Gebilde.

Fig. 26 und 27. Zwei in Plasmasäcke eingeschlossene, noch in Bewegung begriffene Infusorien; *k* die nächsten Kapseln.

Fig. 28. *Aiptasia diaphana*. *a* normale gelbe Zellen; *b* eine in Zersetzung begriffene, schon missfarbige; *c* der Auflösung anheimfallende schwärzlich gefärbte Zellen.





Fig. 13.

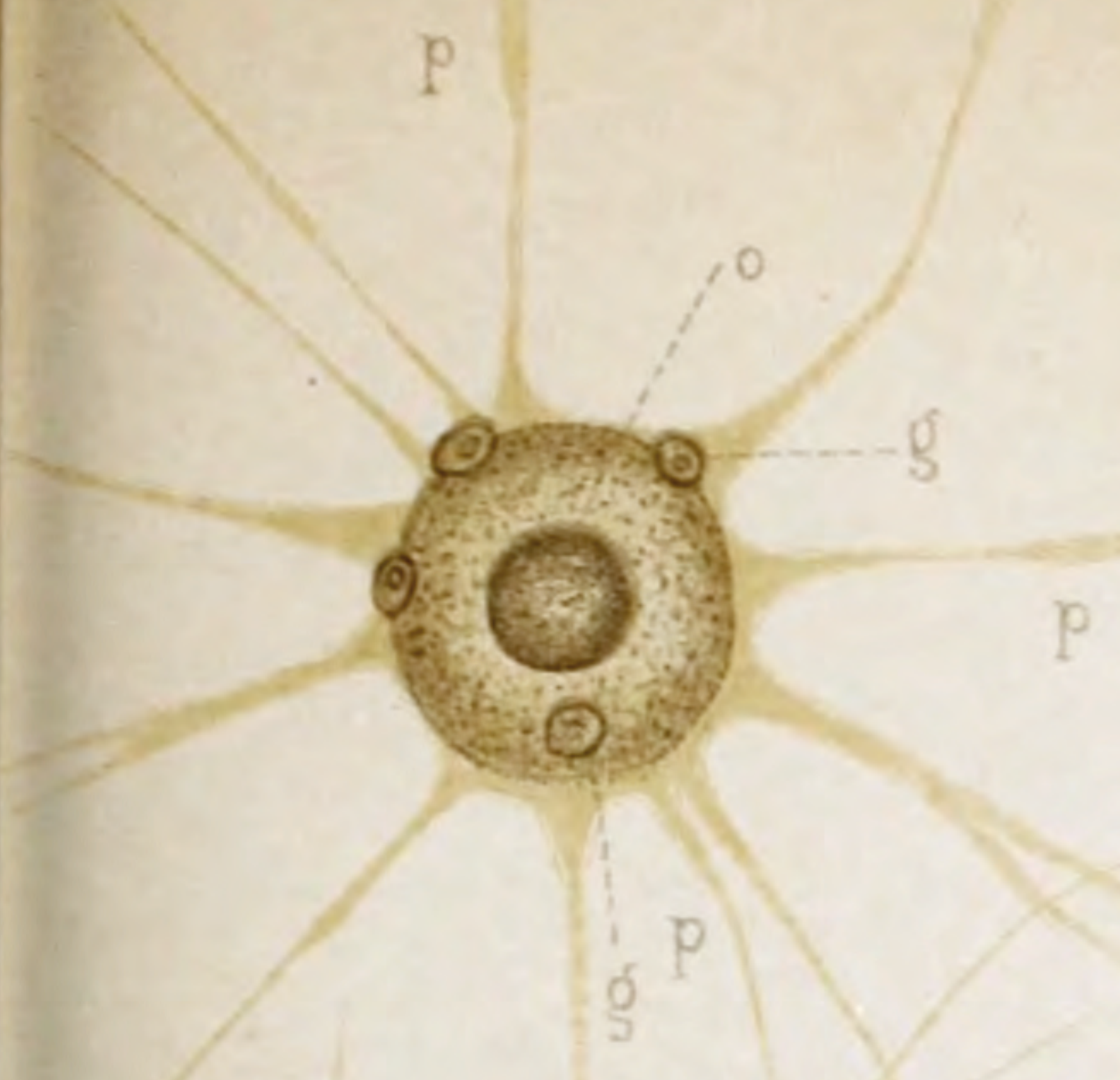


Fig. 14.

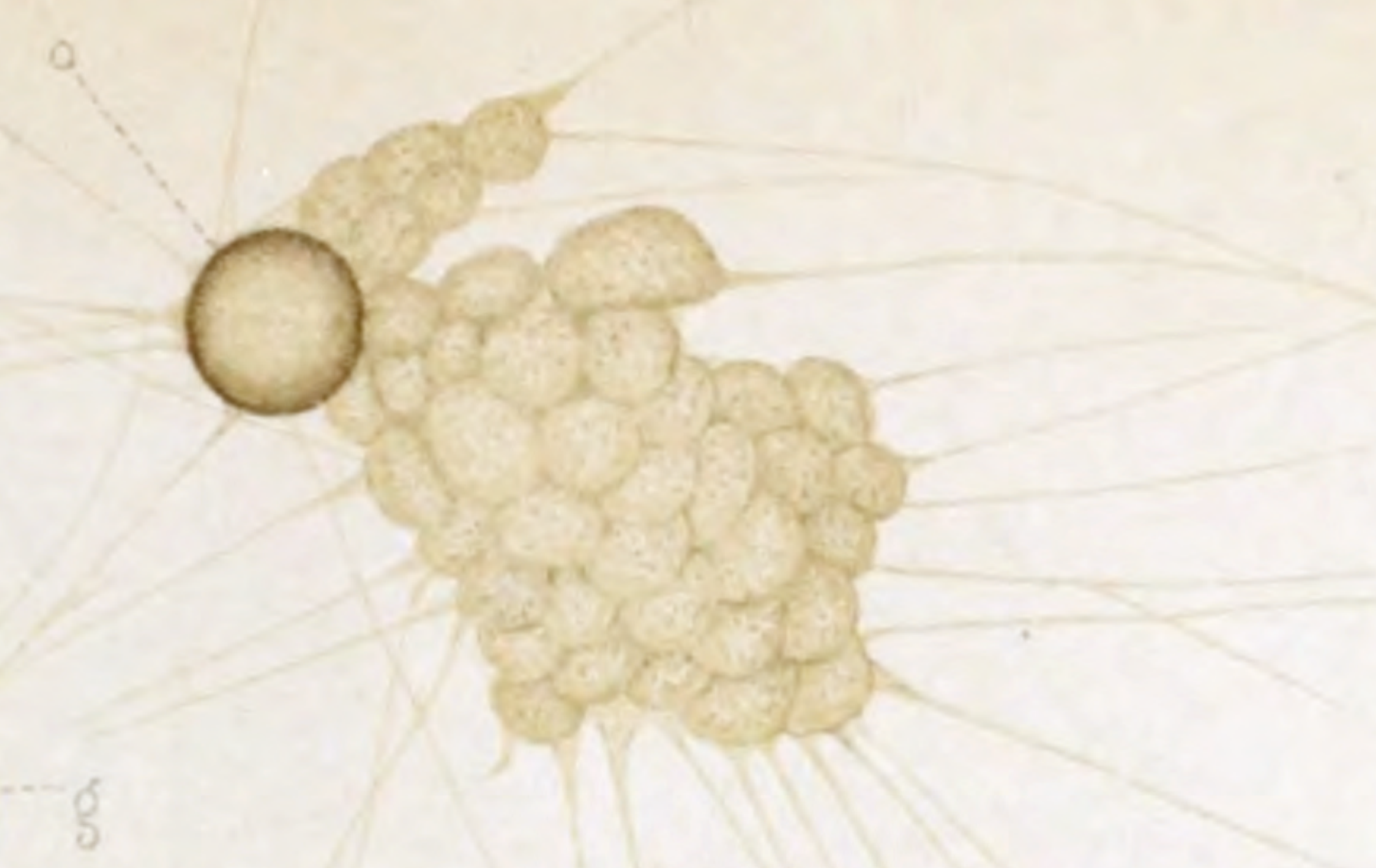


Fig. 16.



Fig. 15.

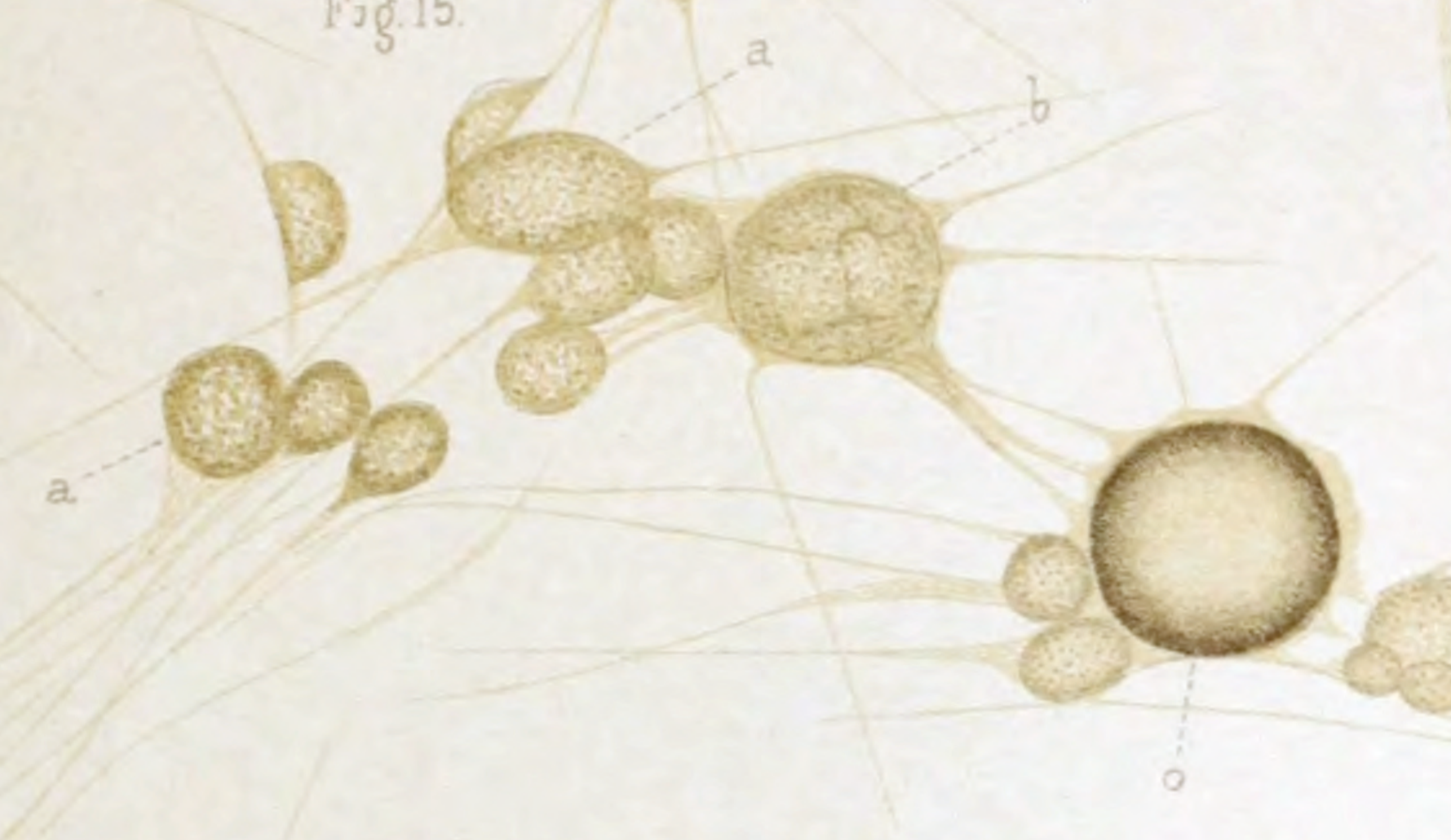


Fig. 17.



Fig. 18.

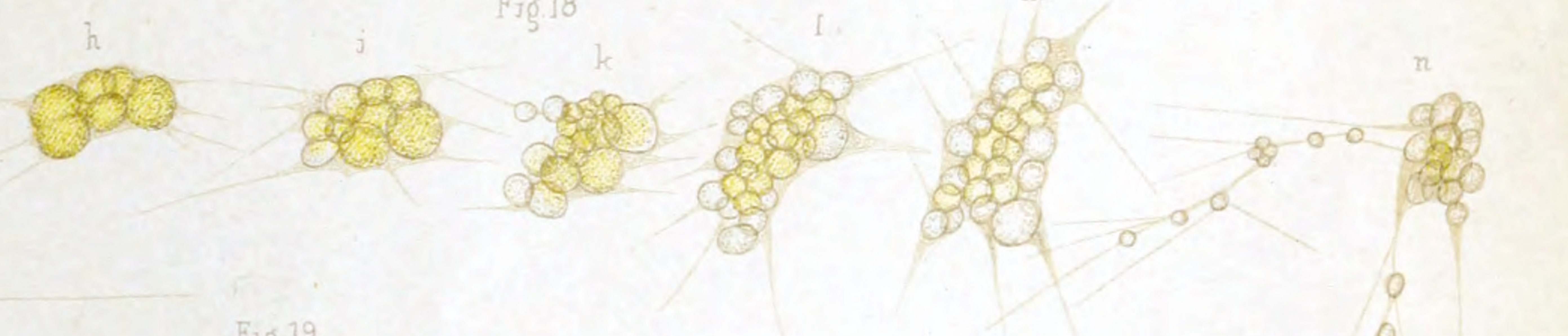


Fig. 21.



Fig. 19.



Fig. 23.



Fig. 22.



Fig. 24.



Fig. 20.

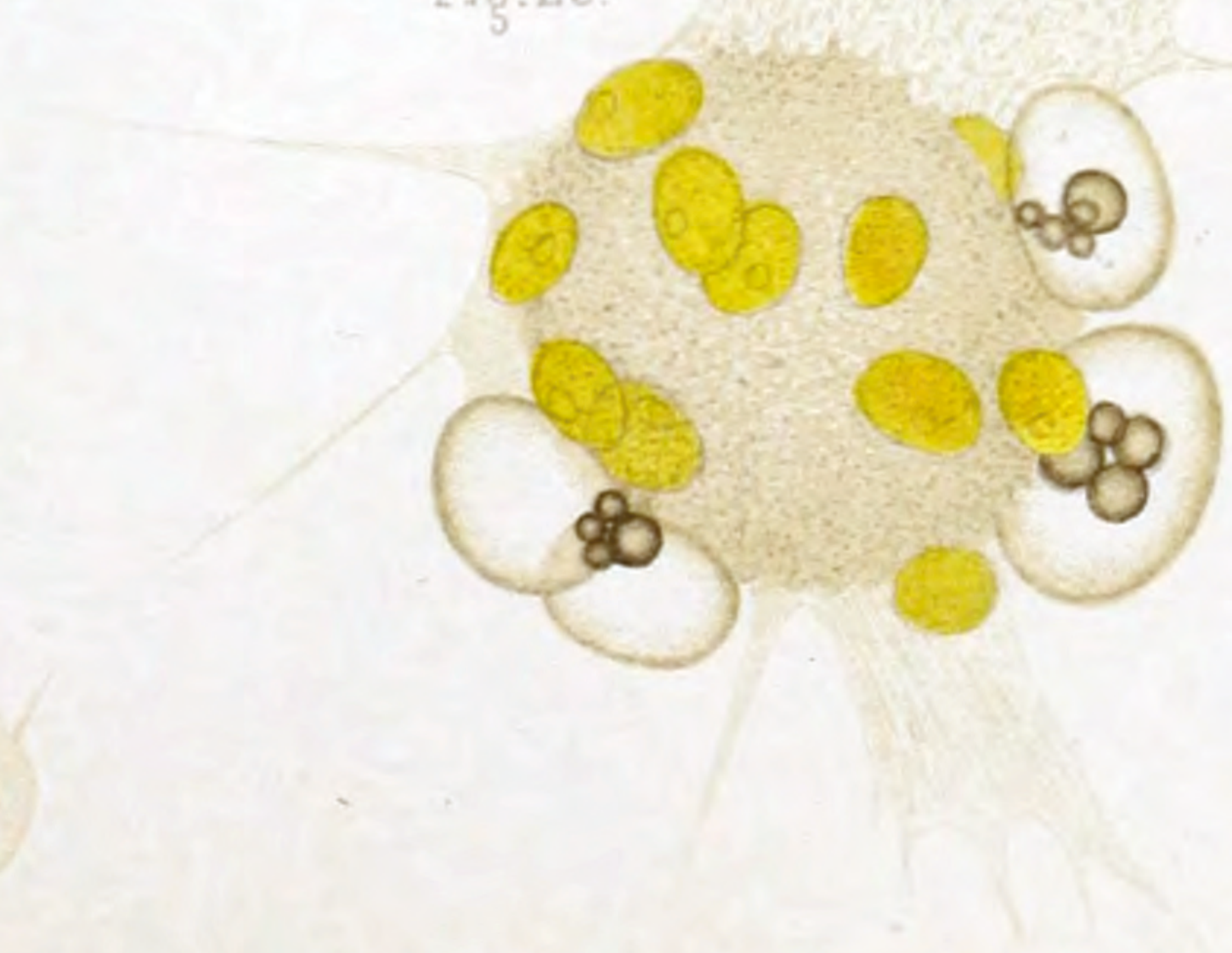


Fig. 28.



Fig. 27.



Fig. 25.



Fig. 26.

