Ueber Schwärmerbildung bei Radiolarien.

Von

Prof. **L. Cienkowski.**

Hierzu Taf. XXIX.

Fast sämmtliche Thatsachen die wir über die Entwicklungsgeschichte der Radiolarien kennen, machen es höchst wahrscheinlich, dass die Kapsel bei der Fortpflanzung genannter Organismen wesentlich betheiligt sei. Ausser der vielfach beobachteten Vermehrung der Kapsel durch Theilung besass die Wissenschaft noch einige Angaben, die von grosser Bedeutung zu sein versprochen. Schon Joh. Müller¹⁾ hat im Innern einer *Acanthometra* ein Gewimmel von kleinen monadenartigen Bläschen gesehen, die eine Weile schwärmten und dann in actinophrysähnliche Gebilde sich umwandelten. Da die Herkunft dieser monadenartigen Körperchen nicht zu ermitteln war, so konnte der Verdacht einer parasitischen Einmischung in die ganze Erscheinung nicht beseitigt werden.

Noch mehr zu Gunsten der Existenz beweglicher Radiolarienkeime sprechende Thatsachen führt Häckel in seinem berühmten Werke an²⁾. Er sah erstens bei Sphärozoiden den Inhalt der Kapsel in viele Blasen zerfallen und zweitens hat er bei Sphärozoum in den Kapseln Bläschenhaufen, die eine winnmelnde Bewegung zeigten, beobachtet. Was besonders für die Zugehörigkeit dieser

1) Abhandlungen der Berliner Academie. 1858.

2) Die Radiolarien p. 141, 147; Taf. 33, Fig. 9; Taf. 35, Fig. 11, 12.

Bildungen zu den Radiolarien beweisend schien, war der Umstand, dass erwähnte Bläschen dieselben wetzsteinartigen krystallinischen Körperchen, welche häufig dem Kapselinhalte der zusammengesetzten Radiolarien beigemischt erscheinen, enthielten. Zuletzt sind noch zu erwähnen die von Schneider in *Thalassicolla*-Kapseln gefundenen Gruppen von amöboiden Bläschen, die mit geisselartig bewegten Fortsätzen versehen waren ¹⁾.

Die mitgetheilten Beobachtungen machten es also höchst wahrscheinlich, dass die Radiolarien durch bewegliche Keime, die aus dem Kapselinhalte gebildet werden, sich fortpflanzen.

Auf Erforschung dieser Verhältnisse, so wie auf die Entwicklung der räthselhaften gelben Zellen waren hauptsächlich meine Bemühungen gerichtet, als ich im verflossenen Winter (Januar bis Mitte März) die Gelegenheit hatte, in Neapel und Messina lebende Radiolarien zu untersuchen. Es erwies sich bald, dass die *Acanthometren* und die einfachen Radiolarien, z. B. die so häufig in Neapel vorkommende *Aulacantha* für die Untersuchung wenig geeignet sind; ich wandte mich daher vorzüglich zu den colonienbildenden Formen. Ich untersuchte besonders die *Collosphära* und das *Collozoum*.

Die Structur-Verhältnisse der zusammengesetzten Radiolarien sind in Müller's Abhandlungen und Hæckel's classischem Werke in der Hauptsache fast erschöpfend dargestellt, so dass ich mich was diesen Punct anbelangt ganz kurz fassen kann. Die *Sphärozoiden* und *Collosphäriden* stellen Aggregate von Kapseln, die von einer gemeinschaftlichen Protoplasmanasse zusammengehalten werden, dar. Die Kapseln sind in gewissen Abständen von einander entfernt; das sie verbindende Protoplasma besteht aus Alveolen (Blasen) von verschiedener Grösse zwischen und an welchen Sarcodestrahlen und Netze sich hinziehen. Ich fand immer die Kapseln an die Oberfläche der Alveolen angelehnt, oft linsenförmig zusammengepresst und von einer strahlenden Protoplasmaschicht eingehüllt, die sich ebenfalls an die Alveolen anschmiegt und continuirlich in die sarcodischen Umhüllungen benachbarter Kapseln übergeht. Ausser den, die Kapseln tragenden Alveolen gibt es viele kleinere, die der Kapseln entbehren. Erwähnt man zuletzt die gelben Zellen, die man fast nie vermisst und verschiedenerorts zerstreut findet, so sind damit die weichen Hauptbestandtheile der zusammengesetzten Radiolarien angegeben.

1) Müller's Archiv, 1858, p. 41.

Die von mir auf ihre Entwicklungsgeschichte untersuchten Colloosphären gehören den zwei schon beschriebenen Arten an, der *C. Huxleyi* Müller und *C. spinosa* Häckel.

Wie aus Müller's und Häckel's Arbeiten hinlänglich bekannt, besitzt die Colloosphära eine Gitterschale, die eine Kapsel mit protoplasmatischer Umhüllung einschliesst. Bei der erst genannten Species ist die Schale glatt und meist weit von der Kapsel abstehend (Fig. 2—4), bei *C. spinosa* ist sie mit kurzen Stacheln besetzt (Fig. 7—10). Der Inhalt der Kapsel ist bei beiden Arten homogen, hin und wieder schwach violett gefärbt und schliesst eine centrale Oelblase ein. Die gelben Zellen habe ich gewöhnlich innerhalb der Schale in einen Haufen vereinigt gefunden, obwohl einige auch äusserlich an der Oberfläche des Gitters anklebten (Fig. 7, 8). Die jungen Kapseln sind nackt ohne Schale in eine strahlende Protoplasmaschicht eingebettet, von keiner scharf conturirten Hülle umgrenzt (Fig. 1). In diesem Stadium theilen sie sich häufig durch Abschnürung in zwei Hälften. Erst in reiferem Alter bekommt die Kapsel eine resistenter Membran und wird in eine Gitterschale eingeschlossen (Fig. 2).

Die Veränderungen, die nun weiter in der Kapsel stattfinden, bestehen darin, dass ihr ganzer Inhalt in eine Menge kleiner Kügelchen zerfällt (Fig. 6, c.). Ich konnte dieses bei *C. Huxleyi* auf dem Objectträger unter Deckgläschen während eines Tages sich vollziehen sehen. Schon nach einigen Stunden erschienen im Inhalte viele zarte Bläschen, die ferner in kleinere Körperchen zerfielen (Fig. 5, 6). Auf dem Objectträger liess sich leider die Cultur bei der genannten Species nicht weiter führen. Dagegen glückte es bei *C. spinosa* einen Schritt weiter zu gehen. In einigen lebenskräftigen Exemplaren, die ich in Neapel im Februar fing, waren schon fast sämtliche Kapseln von einer Unzahl kleiner Kügelchen gefüllt (Fig. 9). Diese Colloosphära-Colonien wurden in grössere mit Seewasser gefüllte flache Gefässe gelegt und um die Fäulniss zu vermeiden, Stücke von *Ulva* und anderen grünen Algen hinzugefügt. Einen Tag darauf fand ich, statt der gewöhnlichen wurstförmigen oder kugeligen Colonien, die ich eingelegt, Haufen von gelblichen Körnchen, welche mit einer Glasröhre herausgehoben unter dem Mikroskope als Kapseln der *C. spinosa* sich erwiesen. Die Alveolen, an denen sie angeheftet sassen, waren ganz verschwunden, von dem strahligen Protoplasma blieb nur hier und da an den Kapseln anklebend eine

Spur übrig. Die Kapseln waren dicht aneinander gedrängt. Auf den ersten Blick schien das Untersuchungsmaterial im Absterben begriffen zu sein und ich wollte es schon bei Seite legen, als ich in mehreren Kapseln eine wimmelnde Bewegung der eingeschlossenen Körperchen gewahr wurde, die in kurzer Zeit fast alle Kapseln des Haufens ergriff und mit massenhaftem Ausschwärmen endigte.

Ich konnte nun einen Theil des Materials unter Deckgläschen (bei Vermeidung eines zu starken Druckes) so wie auch in hängenden Tropfen mit starker Vergrößerung ganz ruhig beobachten.

Fast in jeder Kapsel wimmelte es von monadenartigen Wesen, die frei gewordenen schwammen munter in allen Richtungen umher. Neben Kapseln, deren Inhalt noch homogen, nicht differenziert blieb, lagen solche, die schon voll von ruhenden, andere die von schwärmenden Kügelchen erfüllt waren. An einer Kapsel sah ich die letzteren aus einer Stelle massenhaft heraustreten (Fig. 10). Einigemal glaube ich ganz deutlich beobachtet zu haben, wie sie durch die Gitteröffnungen davon liefen.

Betrachten wir etwas näher die herumschwimmenden Körper, die ich schon jetzt als Zoosporen bezeichnen will.

Die Collosphära-Schwärmer sind 0,008 Mm. lang eiförmig, am schmalen Ende, welches zwei lange Cilien trägt, etwas schief abgestutzt (Fig. 11, 12). In allen Zoosporen fand ich ein krystallinisches, an beiden Polen abgerundetes oder zugespitztes Stäbchen (0,004 Mm. lang), welches oft über den Körper etwas hervorragte. Fügt man noch einige Oelbläschen hinzu, so ist damit schon alles bezeichnet, was man von geformten Elementen an dem nackten protoplasmatischen Körper der Zoospore wahrnehmen kann. Unter der Unmasse von schwimmenden Schwärmern lagen viele bewegungslose umher. Sie waren rund oder eckig mit ausgezogenen Spitzen; ihr Inhalt zeigte dieselbe Zusammensetzung wie die der beweglichen Zoospore, ausserdem sah man an ihnen eine oder mehrere Abschnürungen. Augenscheinlich waren es in Formung aus dem Kapselinhalte begriffene Entwicklungsstadien der Schwärmer (Fig. 15--17). Dieselben Erscheinungen wiederholten sich an den anderen Collosphära-Exemplaren, die ich zu weiterer Cultur im Gefässe liegen liess. Die Bewegung der Zoosporen dauert über 24 Stunden; dann zerfiessen sie, das Stäbchen und die Oelbläschen zurücklassend. Meine Bemühungen, die Schwärmer auf verschiedene Art zu cultiviren, um sie zu weiterer Entwicklung zu bewegen, führten immer

zu negativen Resultaten. Trotz dem, obwohl das fernere Schicksal der schwärmenden Zellen unermittelt blieb, glaube ich dennoch dieselben als Zoosporen auffassen zu können. Für diese Deutung spricht ihre Bildung aus dem Kapsel-Inhalte, die ich, wenigstens für die ersten Stadien, bei *C. Huxleyi* auf dem Objectträger direkt beobachten konnte, ferner die in Abschnürung begriffenen Protoplasmatheile, die das Stäbchen, welches man so oft im ungetheilten Kapsel-Inhalte in grosser Zahl findet, schon enthielten. Diese Thatsachen, sowie auch das normale Aussehen des Inhaltes machen die Voraussetzung, es wären hier doch parasitische Monaden im Spiele, nicht zulässig. — Haben wir einmal die Ueberzeugung gewonnen, dass schwärmende Zellen in den Entwicklungskreis der Radiolarien gehören, so bekommen einige der früheren Angaben, besonders die von Häckel über Sphärozoon eine hohe Beweiskraft. Die wimmelnden Bläschen mit wetzsteinartigen Körperchen, die der genannte Forscher bei Sphärozoon fand, waren höchst wahrscheinlich mit Collosphärazosporen identische Bildungen.

Die zweite von mir untersuchte Form der colonienbildenden Radiolarien war das gewöhnliche Collozoon inerme. Die hier gewonnenen Resultate stimmen in der Hauptsache vollständig mit den früher von Häckel erhaltenen überein. In einigen Punkten erweitern sie dieselben und durch die Leichtigkeit, mit welcher man die Vorgänge im Kapselinhalte beobachten kann, sind sie geeignet, die hier aufgestellte Behauptung nicht unwesentlich zu unterstützen.

Die Kapsel ist auch hier im Jugendzustande hüllenlos in eine strahlige Protoplasmaschicht eingebettet. Sie vermehrt sich durch Theilung, in dem sie Bisquitform annimmt oder sich wurmartig verlängert und krümmt und dann durch mehrere Einschnürungen in gesonderte Theile scheidet (Fig. 25—28).

So wie die Collosphärakapseln vor der Zoosporenbildung eine harte Membran ausscheiden, so thun es ebenfalls die der Collozoen. Ihre Kapseln bekommen scharfe Umrisse und wachsen bedeutend (Fig. 21). Ihr Inhalt enthält ausser der Oelblase nicht selten eine Menge kleiner krystallinischer Stäbchen, die ganz denen, die wir bei Collosphärazosporen fanden, gleichen. Diese Stäbchen scheinen indessen für die weitere Formung des Inhaltes von keiner Bedeutung zu sein, da ähnlich sich verhaltende Kapseln mit oder ohne Stäbchen in derselben Colonie nicht selten vorkommen. Der Anfang

der Differenzirung des Inhaltes wird durch das Zerfallen in keilförmige radial um die Oelblase gestellte Partien angekündigt (Fig. 18, 19). Uebrigens ist diese Anordnung keineswegs ausnahmslos, da die Inhaltstheile ebenso oft unregelmässige oder kugelige Massen bilden. Die Differenzirung schreitet nun weiter fort: die grossen Protoplasmapartien zerfallen in eine Unzahl kleiner Körperchen, die wiederum durch Abschnürung sich theilen können (Fig. 20, 22). Zerdrückt man eine Kapsel in diesem Stadium, so sieht man austretende nackte Inhaltsballen von verschiedener Grösse, die schon aus lauter kleinen Körperchen zusammengesetzt sind (Fig. 20). Das indifferente Verhalten der Oelblasen bei dem Zerfallen des Inhaltes tritt hier deutlich hervor. Sie liegen theils in den Ballen eingeschlossen, theils frei zwischen den Haufen umher. Wo nur eine Oelblase vorhanden war, habe ich sie stets ausserhalb der Kugelchenaggregate gefunden. Wie bei Collosphära ist auch hier die sich vollziehende Differenzirung des Inhalts durch das beginnende Zusammenrücken der Kapseln angezeigt. Die Colonien bekommen dabei ein grob punkirtes Aussehen, bedingt durch die scharfen Umrisse der Kapseln und durch die sie bedeckenden gelben Zellen. Nach und nach verschwinden die Alveolen und das strahlende Protoplasma fast gänzlich; die Kapseln werden dadurch gewöhnlich so nahe aneinander gepresst, dass sie abgeflacht, wie ein Parenchymgewebe, dessen Intercellularräume von gelben Zellen erfüllt sind, aussehen (Fig. 23, 24). In diesen Kapselhaufen findet, wie uns schon die Erfahrung an Collosphära zeigte, vorzugsweise die Differenzirung des Inhalts statt, obwohl dieselbe noch bei normalem Habitus der Colonie beginnen kann.

Bis dahin ist die Analogie der Vorgänge mit Collosphära so gross, dass es höchst befremdend wäre, wenn auch das letzte Stadium, das Ausschwärmen der aus dem Kapsel-Inhalte gebildeten Bläschen, hier ausbliebe. Unglücklicherweise war ich durch Krankheit genöthigt an dieser Stelle meine Untersuchungen abubrechen und die Frage wie aus dem differenzirten Kapselinhalte die ganze Colonie entsteht, unentschieden zu lassen. Hier will ich nur noch zwei Beobachtungen, die die Entwicklung der Kapsel direkt aus dem strahlenden Protoplasma sehr wahrscheinlich machen, anführen. Die erste hier bezügliche Thatsache ist von Stuart gefunden worden. An Collozoum inerme sah Stuart¹⁾, dass ein einfaches

1) Göttinger Nachrichten, 1870, No. 6.

Klümpchen verdichteten Protoplasmas zum Sitze der Entwicklung neuer Individuen wird. Dabei scheiden sich aus dem klaren Protoplasma kleine Fetttröpfchen, welche sich später in ein centrales vereinigen, weiter folgt eine Trennung des Protoplasma in eine hellere äussere Schicht und eine innere dunklere, die sich in die Kapsel verwandelt. Die jüngsten Stadien der letztern wurden als solche durch die Anwesenheit kleiner polyedrischer Krystalle, welche für die untersuchte Art charakteristisch sind, erkannt. Ich fand keine Gelegenheit diese Angaben zu prüfen.

Die zweite Thatsache, die die Entwicklung der Kapsel aus dem strahlenden Protoplasma zu beweisen scheint, habe ich selbst häufig ebenfalls an Collozoum inerme beobachtet. Statt der gewöhnlichen, die Kapseln umhüllenden Protoplasmaschicht sah ich oft viele, dicht zusammengedrückte Bläschen, die ganz das Aussehen von jungen Kapseln besaßen (Fig. 29, a). Sie waren von verschiedener Gestalt, oft in spitze Fortsätze ausgesogen, enthielten eine oder mehrere Oelbläschen und waren in reger Theilung begriffen (Fig. 29; b, c). Um den ganzen die alte Kapsel bedeckenden Haufen dieser Bläschen zog sich eine dünne Schleimschicht, der Rest des die Kapsel umhüllenden Protoplasma. Nach einigen Tagen traf ich an cultivirten Collozoen erwähnte Bläschen an der Oberfläche der Colonie zerstreut und abgerundet, weiter liess sich ihre Entwicklung nicht verfolgen.

Ich schliesse diese Notiz mit einigen die gelben Zellen betreffenden Bemerkungen.

Die Schriftsteller, die sich mit Radiolarien befassten, sehen die gelben Zellen als integrierende Theile dieser Organismen an, darüber entstand auch kein leisester Zweifel. Frägt man aber, worauf diese Ueberzeugung sich gründet, so erhält man zur Antwort, dass die gelben Zellen bei den meisten Radiolarien stets vorhanden sind. Allein schon der Umstand, dass bei derselben Species die Zahl erwähnter Zellen den grössten Schwankungen unterworfen ist und nicht selten bis auf eine einzige sinkt, sowie, dass wir von der Art wie sie sich bilden keine Kenntniss besitzen, dürfte die Angehörigkeit der gelben Zellen zu den Radiolarien etwas verdächtigen. Ziehen wir aber in Betracht, mit welcher merkwürdigen Beständigkeit einige parasitische Bildungen in den Entwicklungskreis anderer Organismen eingreifen, so wird es vielleicht nicht als Uebereilung erscheinen, wenn wir die Frage aufwerfen, ob denn die gelben Zellen

überhaupt als integrierende Theile des Radiolarienleibes zu betrachten seien? Selbstverständlich kann nur die Entwicklungsgeschichte hierin Licht verschaffen.

Beim ersten Versuch, das Entstehen der gelben Zellen in dem Protoplasma zu verfolgen, schien die Beobachtung mit keinen besonderen Schwierigkeiten verknüpft zu sein. Wie bekannt vermehren sich die gelben Zellen durch Theilung und man findet sie in verschiedenen Grössen. Leicht ist es auch im Körper der untersuchten Radiolarie nackte, gelbgefärbte Protoplasma Klümpchen anzutreffen; die man geneigt wäre, als erste Entwicklungsstufe einer gelben Zelle anzusehen. Bei genauerer Untersuchung hat sich indessen gezeigt, dass die beobachtete Radiolarie gelbe Tintinnoiden aufgenommen hatte und dass die gelbe Farbe des Protoplasma Klümpchens von der unverdauten Nahrung abstammte. Ich vermochte keine einzige Thatsache aufzufinden, die unzweifelhaft das direkte Entstehen der gelben Zellen aus dem Protoplasma der Radiolarien bewiese. Um der Frage auf anderem Wege näher zu kommen, benutzte ich die interessante von Schneider gefundene Thatsache, dass die ausgeschälte Kapsel der *Thalassicolla nucleata* im Stande ist von neuem den Radiolarienkörper aufzubauen. Ich glaubte auf diese Weise die Bildung der gelben Zellen Schritt für Schritt verfolgen zu können, um so mehr als es Schneider ¹⁾ gelungen war, die regenerirte *Thalassicolla* bis zur Entwicklung der gelben Zellen zu erziehen. In meinen Versuchen, die ich ebenfalls mit *Thalassicolla nucleata* (mit der blau gefärbten Varietät) anstellte, hatte zwar die ausgeschälte Kapsel neue mit blauen Partikelchen gefärbte Pseudopodien producirt, allein es glückte mir nicht die Regeneration vollständig zu verfolgen. Die einzige neue Thatsache, die ich in Betreff der gelben Zellen fand, besteht darin, dass bei Collozoum, welches längere Zeit (über eine Woche) in Seewasser liegen blieb, die gelben Zellen fortführen freudig zu wachsen, auch dann, wenn das Protoplasma und die Kapseln der ganzen Colonie schon völlig zerstört waren. In diesen Verhältnissen erschien um die gelbe Zelle eine ziemlich resistente Schleimmembran, die sie eng umschloss (Fig. 30, 31, h). Aus dieser Hülle trat die wachsende Zelle sehr langsam heraus, eine neue Umhüllung, die wiederum abgestreift wurde, bildend (Fig. 31, 32, 34, 35). Diese Art von Häutung wiederholte sich an derselben Zelle

1) l. c.

mehrere mal; das Austreten geschah so langsam, dass man es direkt nicht wahrnehmen konnte. Die befreite Zelle wuchs, bekam lappige Gestalt und vermehrte sich schliesslich durch Theilung (Fig. 32, 33, 36). Diese Eigenschaft der gelben Zellen nach dem Tode des Organismus, dem sie angehören sollen, zu wachsen und sich fortzupflanzen, dann die bedeutende Stärke-Quantität, die sie nach Häckel's wichtiger Entdeckung erzeugen¹⁾, was ich bestätigen kann, sind Erscheinungen, die zwar über die Deutung der gelben Zellen nicht entscheiden, dennoch im Lebensgange der Radiolarien höchst befremdend da stehen.

Odessa, 27. April 1871.

Erklärung der Abbildungen auf Taf. XXIX.

Sämmtliche Figuren mit Ausnahme der 11—14 sind mit dem Zeichenprisma abgebildet. Die Vergrösserung ist in Klammern angegeben. In allen Figuren bezeichnet: K die Kapsel; P das strahlende Protoplasma; O die Oelblase; G die Gitterschale.

1—6. Collosphära Huxleyi Müller.

1. Eine junge nackte Kapsel, ohne Gitterschale in das strahlende Protoplasma eingebettet (180).
2. Eine reife Kapsel in die Gitterschale eingeschlossen (180).
- 3, 4. Gegitterte Kapseln mit nach aussen hervortretendem Protoplasma (180).
5. Im Kapselinhalte entstehen viele Blasen (480).
6. Weitere Differenzirung des Inhaltes in die Kügelchen c. In dieser so wie auch in der vorigen Figur ist die Schale nicht abgebildet (480).

7—17. Collosphära spinosa Häckel.

7. Die Kapsel von einem strahligen Gitter eng umschlossen (180).
8. Eine Kapsel mit homogenem Inhalte an die Alveole a angeschmiegt, von der nur ein Theil abgebildet ist (180).

1) Jod färbt, wie Häckel richtig angibt (Jena'sche Zeitschrift. 1870, p. 534), die meisten in gelben Zellen eingeschlossenen Kügelchen blau. Um die Reaction deutlich hervortreten zu lassen, habe ich zuerst das gelbe Pigment mit Alcohol ausgezogen und dann mit starker Jodtinctur mehrere mal eingewirkt. In Chlorzinkjodlösung trat die Färbung schneller und intensiver auf.

9. Der Kapselinhalt zerfällt in eine Menge von Kügelchen (180).
10. Das Ausschwärmen der Zoosporen (180).
- 11, 12. Die Zoosporen (600).
- 13, 14. Zoosporen mit Jod getödtet (600).
- 15—17. In Theilung begriffener Kapselinhalt (480).
- 18—36. Collozoum inerme Häckel.
18. Der Kapselinhalt zerfällt in grosse Partien (180).
19. Radial angeordnete Inhaltsballen (180).
20. Gesprengte Kapsel mit austretenden Inhaltsballen, die aus Kügelchenaggregaten bestehen (180).
21. Drei Kapseln von kleinen Bläschen gefüllt (180).
22. Die in Theilung begriffenen Körperchen, aus welchen die grossen Inhaltsballen zusammengesetzt sind (480).
- 23, 24. Die aneinander gerückten Kapseln, parenchymartige Aggregate bildend (50).
- 25—28. Die durch Einschnürungen sich vermehrende junge Kapsel.
- 25 die gewöhnliche Bisquitform; 26 gekrümmte Kapsel mit zwei Einschnürungen; 27 in vier Theile zerlegte Kapsel; 28 eine sehr verlängerte, sich zu Theilungen anschickende Kapsel.
29. Eine Kapsel, umgeben von vielen Bläschen, (jungen Kapseln?) die wahrscheinlich direkt aus dem Protoplasma entstanden sind; b c dieselben in Theilung begriffen (180).
- 30—36. Verschiedene Formen der nach dem Tode der Colonie wachsenden gelben Zellen und ihre Häutung. h die Hülle (760).