

Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.

# Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Protophyten.

Herausgegeben von Dr. BRUNO SCHUSSNIG.  
Privatdozent an der Universität Wien.

## VI. Die Entwicklungsgeschichte von *Cladophora glomerata* KÜTZING.

Von

**Hedwig List.**

(Hierzu 7 Textfiguren.)

-----

### I. Einleitung.

Die Veranlassung zu der vorliegenden Untersuchung gab die Feststellung der Reduktionsteilung in den sich zur Schwärmerbildung anschickenden Zellen von *Cladophora glomerata*, die im Jahr 1927 durch B. SCHUSSNIG erfolgte. Schon vorher 1925 hatte M. WILLIAMS bei *Codium tomentosum* die Reduktionsteilung vor der Schwärmerbildung und zwar in den männlichen und weiblichen Gametangien feststellen können. Diese Entdeckung stand im starken Widerspruch zu den bis dahin herrschenden Anschauungen über den Verlauf des Phasenwechsels bei Chlorophyceen und wurde zunächst von einigen Forschern mit Vorsicht aufgenommen. M. HARTMANN schreibt im Handbuch der Vererbungswissenschaft (7) es sei aus den Abbildungen, die M. WILLIAMS von der Reduktionsteilung bei *Codium tomentosum* gibt, keineswegs sicher abzulesen, daß es sich wirklich um eine Reduktionsteilung handle. H. KNIEP äußert sich in seinem Buch über die Sexualität der niederen Pflanzen (10) dahin, daß die Ergebnisse der WILLIAMS'schen Untersuchung

weittragende Konsequenzen hätten aber zunächst einer Nachuntersuchung bedürften. Es erwies sich also als notwendig, den Verlauf der Reduktionsteilung möglichst genau zu beschreiben, um die Zweifel an der Richtigkeit der Deutung der caryologischen Bilder zu beheben. Dies soll im folgenden an *Cladophora glomerata* durchgeführt werden, während B. SCHUSSNIG (31) an *Codium elongatum* die Richtigkeit der WILLIAMS'schen Feststellung nachgewiesen hat.

Dazu kam noch ein weiterer Umstand. Durch die bloße Feststellung der Reduktionsteilung war noch nichts Sicheres über den Phasenverlauf ausgesagt. Es bestanden folgende Alternativen:

1. Konnte *Cladophora glomerata* ein reiner Diplobiont sein, der nur eine Art von Schwärmern und zwar Gameten bildet, die infolge von Reduktionsteilung in den Gametangien entstehen. Das wäre der analoge Fall zu *Codium tomentosum* gewesen.

2. Hätte *Cladophora glomerata* ein Diplobiont sein können, der Zoosporen und Gameten bildet und zwar die ersteren infolge von somatischen Kernteilungen in Sporangien, die letzteren infolge von Reduktionsteilungen in Gametangien. Dieser Modus läßt zwei Möglichkeiten offen. Entweder konnten Zoosporen und Gameten von ein und demselben Individuum gebildet werden oder sie konnten auf getrennten Individuen entstehen.

3. Konnte ein antithetischer Generationswechsel bestehen.

Der erste Fall schied gleich aus, denn bei *Cladophora glomerata* war schon öfters das Vorkommen von Zoosporen festgestellt worden. Der zweite Fall, daß die Zoosporen in der Folge von somatischen Kernteilungen und die Gameten in der Folge von Reduktionsteilungen entstünden, wurde von B. SCHUSSNIG und von H. CZEMPYREK akzeptiert. Während letztere die Frage nach der Verteilung von Zoosporangien und Gametangien offen ließ, entschied sich B. SCHUSSNIG in seiner ersten Mitteilung (30) für die Alternative, daß diese zwei Arten von Fortpflanzungsorganen auf ein und demselben Individuum vorkämen. Diese Deutung wurde stark bezweifelt und mußte daher nachuntersucht werden. Die dritte Möglichkeit, das Bestehen eines antithetischen Generationswechsels wurde durch die Aufdeckung eines solchen bei den marinen Formen wahrscheinlich gemacht.

Mit der Untersuchung dieser beiden Fragen, nämlich nach dem genauen Verlauf der Reduktionsteilung und der Frage nach dem Phasenverlauf bei *Cladophora glomerata* betraute mich Doz. Dr. SCHUSSNIG, wofür ich ihm hier meinen Dank ausspreche. Ich danke ihm auch für die jederzeit bereitwillig gegebene Hilfe bei der Ausführung der Untersuchung. Gleichzeitig möchte ich Herrn Hofrat

Prof. Dr. RICHARD VON WETTSTEIN für die Überlassung eines Arbeitsplatzes sowie für die Benützung der Institutsbehelfe meinen tiefen Dank aussprechen.

## II. Beobachtungen am lebenden Material. Phasenwechsel.

Da das Inkulturhalten von Algen, besonders aber das Züchten von Arten, die im fließenden Wasser leben, auf große Schwierigkeiten stößt, war ich gezwungen, das Material an Ort und Stelle unter ständiger Kontrolle zu halten. *Cladophora glomerata* kommt im Wienbett in großen Mengen vor. Das von mir beschriebene Material ist immer an der Mündung des Halterbachs in den Wienfluß (bei Hütteldorf) gesammelt. Ich suchte wöchentlich einmal nach Material, um ein möglichst geschlossenes Bild über das Auftreten dieser Art zu erhalten und um kein Stadium des Phasenverlaufes zu versäumen. Die beigegebene Tabelle 1 möge darüber

Tabelle 1.

15. V. 1929	junge Pflanzen		23. X.	nicht schwärmend	d
20. V.	" "		30. X.	schwärmend	d
1. VI.	schwärmend	d	7. XI.	"	d
10. VI.	"	d	12. XI.	nicht schwärmend	
16. VI.	"	d	19. XI.	" "	
22. VI.	"	d	24. XI.	schwärmend	d
29. VI.	"	d R	30. XI.	"	d
8. VII.	nicht schwärmend		10. XII.	nicht schwärmend	
16. VII.	schwärmend	d	20. XII.	schwärmend	d
22. VII.			3. I. 1930	nicht schwärmend	
26. VII.			11. I.	schwärmend	d
31. VII.			24. I.	nicht schwärmend	d
18. VIII.			6. II.	" "	
24. VIII.	junge Pflanzen	d	1. III.	schwärmend	d
29. VIII.	" "		20. III.	nicht schwärmend	
4. IX.	" "		11. IV.	schwärmend	d
12. IX.	schwärmend	d	17. IV.	"	d
18. IX.	nicht schwärmend		20. IV.	"	d
24. IX.	" "		29. IV.	"	d
30. IX.	" "		7. V.	"	d
5. X.	schwärmend	d	16. V.	"	d R
10. X.	nicht schwärmend		24. V.	nicht schwärmend	
15. X.	schwärmend	d	31. V.	schwärmend	d

d = diploid; R = Reduktionsteilung.

Aufschluß geben. Ich begann im Herbst 1929 mit der Untersuchung des in Rede stehenden Materials, und was ich damals dort fand, bestand aus sehr dicken, stark inkrustierten Rasen, die an einzelnen

Stellen den besonders strengen Winter des vorigen Jahres überdauert hatten. Frisches, im Wachstum begriffenes Material trat erst Mitte Mai und zwar gleich in großen Mengen auf. Die erste Schwärmerbildung konnte ich am 1. Juni feststellen, womit eine ungefähr 4 Wochen dauernde Schwärmperiode einsetzte. Die Schwärmerbildung war zu dieser Zeit besonders reichlich: Darauf folgte eine Zeit, in der ich keine Schwärmer fand; erst nach ungefähr 2 Wochen setzte wieder Schwärmerbildung ein. Es folgte darauf eine Zeit, in der *Cladophora glomerata* am genannten Standort überhaupt nicht auftrat. Es handelt sich dabei aber nicht etwa um eine bestimmte Gesetzmäßigkeit im Auftreten, sondern dieser Umstand ist auf besonders ungünstige Wasserverhältnisse im Halterbach zu dieser Zeit zurückzuführen, der zeitweise ganz austrocknete oder nur sehr wenig Wasser führte. Daß dieses Verhalten eine zufällige Erscheinung an gerade dieser Stelle war, geht daraus hervor, daß an anderen Stellen, an denen im Bachbett mehr Wasser floß, *Cladophora glomerata* den ganzen Sommer wuchs und in Zeitabschnitten von 2—4 Wochen Schwärmer bildete. Dieses Verhalten fand ich auch im Herbst wieder an den jetzt reichlich im Halterbach auftretenden Pflanzen. Es setzte im Herbst nicht so wie im Frühjahr eine Periode verstärkten Schwärmens ein, wie dies PASCHER (26) angibt, sondern dieses Verhalten blieb das gleiche wie im Sommer und wurde auch den ganzen Winter hindurch beobachtet. In diesem Winter, der viel milder war als der vorige, (1929) setzte das Auftreten von *Cladophora glomerata* überhaupt nicht aus. Dies war dadurch ermöglicht, daß der Halterbach nur kurze Zeit zufror und unter der Eisdecke noch reichlich Wasser floß. Im Frühjahr 1930 beobachtete ich wieder eine längere Schwärmzeit, diesmal viel früher beginnend, und zwar von Anfang April bis Mitte Mai.

Bezüglich des Auftretens von *Cladophora glomerata* kann man mithin folgendes angeben: Sie wächst, mittleren Verlauf der Jahreszeiten vorausgesetzt, das ganze Jahr hindurch und bildet das ganze Jahr hindurch, in Zeiträumen von 2—4 Wochen, Schwärmer; nur im Frühjahr tritt eine länger dauernde Schwärmperiode ein.

Der äußere Habitus der Pflanze (Fig. 1) ist das ganze Jahr hindurch der gleiche. Im Winter fällt eine intensivere Grünfärbung auf, die möglicherweise mit den ungünstigeren Assimilationsbedingungen im Zusammenhang stehen dürfte. Beim Färben zeigt sich in den im Winter gesammelten Pflanzen ein viel reicheres Auftreten von Pyrenoiden, auch der Zellinhalt ist viel dichter, ein

Umstand, der die Durchsichtigkeit der gefärbten Zellen ganz erheblich herabsetzt. Fig. 1 zeigt ein Habitusbild der Pflanze aus dem Sommer. Rechts ist eine junge Pflanze, die noch nicht Schwärmer bildet, in der Mitte ein Stück einer schwärmenden Pflanze und links eine ältere ebenfalls sterile Pflanze. Es möge besonders auf die mittlere Figur hingewiesen werden, die die reichlichere Verzweigung der fertilen Randästchen zeigt. Diese verstärkte Astbildung verleiht der fertilen Pflanze ein ganz charakteristisches Aussehen, das sie von den sterilen Individuen mehr oder weniger deutlich unterscheidet.

Um nun die Frage nach dem Phasenverlauf

zu klären wurden jedesmal vom gesammelten Material Proben fixiert und gefärbt, da unter den gegebenen Umständen nur die Art der Mitosen und die

Chromosomenzahl entscheidend sind. Als

Fixierungsflüs-

sigkeit wurden angewandt: BOUIN-ALLAN, HEIDENHAIN'S „Susa“ und Sublimatalkohol-Eisessig (50:45:5). Als geeignetes Fixiermittel erwies sich für *Cladophora glomerata* entschieden das Sublimat-Alkohol-Eisessig-Gemisch. Zum Färben wurde Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN verwendet und da das Objekt durchsichtig genug und die Kernteilungsbilder daher deutlich hervortretend waren, wurden die Färbungen diesmal ausschließlich in toto vorgenommen.

Ich war zunächst bestrebt, an möglichst vielen am selben Standort, aber zu verschiedenen Zeiten gesammelten Materialproben die Chromosomenzahl festzustellen, um die Frage nach dem Vorhandensein eines eventuellen antithetischen Generationswechsels beantworten zu können. Außerdem war es wichtig, die Häufigkeit und den Zeitpunkt des Auftretens der Reduktionsteilung zu ermitteln. Dabei ergab sich das wichtige Resultat, daß alle während



Fig. 1.

der Zeit von 1½ Jahren gesammelten Pflanzen die gleiche Chromosomenzahl aufwiesen, nämlich die, die sich durch die Reduktionsteilung als die diploide erwiesen hat. Haplonten konnte ich niemals feststellen. Daraus ergab sich die Fragestellung, ob bei *Cladophora glomerata* überhaupt keine Haplonten vorkommen oder ob sich diese Haplonten vielleicht infolge ihrer eventuellen mikroskopischen Kleinheit der Beobachtung entzogen hatten. Um diesen Punkt aufzuklären war es daher notwendig festzustellen, was aus den Schwärmern, die in der Folge von Reduktionsteilungen entstehen, wird. Es mußte, mit anderen Worten, der Beweis erbracht werden, ob die Annahme von B. SCHUSSNIG und H. CZEMPYREK, wonach diese Schwärmer Gameten sein sollten, auf Richtigkeit beruht.

Reduktionsteilungen fand ich in dem von mir gesammelten Material, dessen Beobachtungszeit sich über zwei Winter und zwei Sommer erstreckte, nur zweimal, und zwar beide Male im Frühjahr. Auch das Material, in dem B. SCHUSSNIG die Reduktionsteilung feststellte, war im Frühjahr gesammelt. Zu allen anderen Zeiten entstanden die Schwärmer nur durch somatische Teilungen, was wohl den Umstand erklärt, daß bei *Cladophora glomerata*, deren Kernteilung ja wiederholt beschrieben wurde, immer nur die somatische und die Reduktionsteilung erst im Jahre 1927 von B. SCHUSSNIG gesehen wurde.

Der Untersuchung der Schwärmer stellten sich große Schwierigkeiten in den Weg, denn die übergroße Empfindlichkeit der Pflanze im Zustand der Schwärmerbildung gegen Änderungen im Außenmedium, namentlich gegen die Übertragung in ruhiges Wasser, machte ein genaues Verfolgen des weiteren Schicksals der Schwärmer unmöglich. Zwar war es nicht schwer schwärmendes Material zu bekommen, doch eine weitere Hauptschwierigkeit lag auch darin, eine genügend große Zahl von freien Schwärmern zu erhalten. Ich erhielt sie erst, als ich Material zeitlich früh (1/26) sammelte und auf kürzestem Weg ins Institut zur Untersuchung brachte.

Eine weitere Verzögerung in der Beantwortung der oben aufgestellten Fragen war auch durch das jahreszeitliche Auftreten der Reduktionsteilung bedingt (Tab. 1), denn trotz fortlaufender cytologischer Kontrolle des Standortsmaterials konnte nur zweimal, im Frühjahr (1929 und 1930), das für diese Fragen wichtige Gametenmaterial gewonnen werden.

Und schließlich hatte man beim jeweiligen Einsammeln des lebenden Materials nicht den geringsten Anhaltspunkt dafür, ob in

den gegebenen Pflanzen die Schwärmer durch somatische Teilungen oder durch Reduktionsteilung gebildet worden waren. Die fertilen Zellen weisen, wie Fr. H. CZEMPYREK (15) gezeigt, nur ganz geringfügige Unterschiede auf, so daß namentlich im frischen Zustand eine Unterscheidung zwischen Zoosporangien und Gametangien niemals mit Sicherheit vorgenommen werden kann.

Ebensowenig weisen die Schwärmer verschiedener Herkunft auffallende Unterschiede in Form und Größe auf; auch sind sie gleich begeißelt. Man war daher bei der Auswahl des Materials vollständig dem Zufall überlassen und da die verschiedenen Schwärmer im fertigen, beweglichen Zustand kaum verschieden aussehen, mußte das Material, dem sie entstammten, jedesmal auf die Art der Kernteilung (somatische oder heterotype) hin geprüft werden.

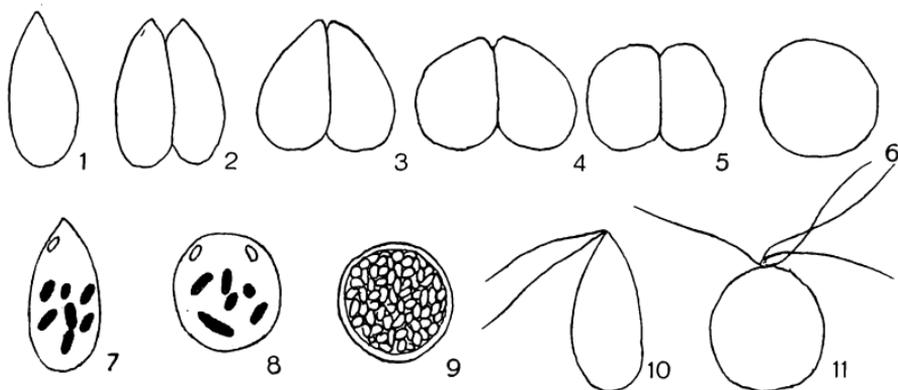


Fig. 2.

Die Schwärmer, die infolge der Reduktionsteilung entstanden waren, ließen a priori zwei Möglichkeiten zu: entweder konnten sie copulieren, dann wäre *Cladophora glomerata* ein reiner Diplont im Gegensatz zu den bisher untersuchten marinen Formen, die einen antithetischen Generationswechsel zeigen, gewesen, oder sie konnten einen Haplonten liefern, dessen Habitusbild, vor allem was die Größenentwicklung betrifft, vom Diplonten stark abweichen konnte. Dieser Haplont hätte dann die Gameten bilden müssen. Dann wäre ähnlich wie bei gewissen Phäophyceen (Laminariaceen) bei den Cladophoraceen eine Entwicklung im Sinne eines starken Hervortretens des Diplonten vorhanden.

Von diesen beiden Fällen trat der erstere ein. Die Schwärmer, die in jenen Zellen erzeugt wurden, in denen die Kerne die Reduktionsteilung durchmachen, copulierten miteinander, sie erwiesen sich also als Gameten. Der Vorgang der Copulation ist aus Fig. 2 zu er-

sehen, in deren (2) ein einzelner Schwärmer dargestellt ist. Die Gameten, die, wie die Zoosporen zahlreiche Chromatophoren im rückwärtigen Teil und einen Augenfleck nahe dem vorderen Ende führen, schwimmen zunächst sehr rasch, ohne voneinander Kenntnis zu nehmen. Allmählich wird die Bewegung langsamer, man bemerkt, wie zwei Schwärmer immer wieder aufeinander zuschwimmen, aneinanderstoßen, wieder aufeinander zuschwimmen, bis sie schließlich aneinander haften bleiben. Es treten zunächst die beiden Längsseiten in Berührung (2), das Aneinanderlegen wird immer enger (3), bis eine Verkürzung der Schwärmer in der Längsachse erfolgt, die ein Breiterwerden in der anderen Achse zur Folge hat (4). Es entsteht auf diese Weise ein Ellipsoid, dessen Entstehung aus zwei Schwärmern nur mehr angedeutet ist (5); das Ellipsoid rundet sich dann ab, wird kugelig (6) und am Polende sind die zwei Stigmen sichtbar. In diesem Zustand macht die Zygote noch kurze Zeit rotierende Bewegungen, bis sie sich schließlich festsetzt. Der Vorgang dauert von dem ersten Annäherungsversuch der Gameten bis zur Festsetzung der Zygote ungefähr 10 Minuten. Am nächsten Tag konnte ich die Bildung einer Membran an den ruhenden Zygoten feststellen (9). Von den Gameten, die ich beobachten konnte, haben nur wenige copuliert; die anderen setzten sich fest, waren aber am nächsten Tag schon zugrunde gegangen. Eine parthenogenetische Entwicklung nichtcopulierter Gameten scheint also, wenigstens unter Kulturbedingungen im Laboratorium, nicht vorzukommen; sie dürfte aber auch in der Natur nicht erfolgen, da, wie oben gesagt wurde, niemals haplontische Individuen beobachtet werden konnten. Dagegen keimten schon nach 4 Tagen die zur Ruhe gekommenen Zygoten aus.

An den lebenden Gameten konnte ich die Zahl der Geißeln nicht feststellen, erst bei Zusatz von Jodjodkalium konnten zwei Geißeln nachgewiesen werden. Bei Anwendung desselben Reagens konnten auch die vier Geißeln der noch schwimmenden Zygote sichtbar gemacht werden (10 u. 11). Dagegen besitzen die vegetativen Schwärmer, die Zoosporen, ebenso wie die Gameten, nur zwei Geißeln. Daß es sich beim geschilderten Vorgang tatsächlich um eine Copulation von Isogameten handelt, geht auch aus Fig. 3 deutlich hervor, die den Copulationsakt in der abgerundeten Zygote nach Fixierung und Färbung zeigt.

In Fig. 3<sub>1</sub> liegen die beiden Gametenkerne noch voneinander getrennt, in 2 dagegen hat die Karyogamie bereits stattgefunden,

was aus dem Vorhandensein von zwei Nucleolen ohne weiteres ersichtlich ist.

Zur größeren Sicherheit untersuchte ich die Kernteilung in denselben Pflanzen, aus denen ich die Gameten ausschwärmen und copulieren gesehen hatte. In den reifen und entleerten Gametangien benachbarten Zellen befanden sich die Kerne in Reduktionsteilung, woraus mit aller Sicherheit hervorgeht, daß die Gameten, zum Unterschied von den Zoosporen, haploider Natur sind.

Die Frage nach dem Phasenwechsel ist also damit zu beantworten, daß *Cladophora glomerata* ein reiner Diplobiont ist, der Zoosporen auf dem Weg somatischer Kernteilungen in sporangialen Zellen und Gameten auf dem Weg der Reduktionsteilung in den Gametangien liefert. Mithin weicht dieses Verhalten stark von dem bisher untersuchten marinen *Cladophora*-Arten ab, und stellt, wenn man den Typus der Diplobionten als phylogenetisch stärker abgeleitet auffaßt, einen Fall mit extremer Rückbildung der Haplophase dar. Ob bei *Cladophora glomerata* noch ein Rest der haploiden Phase in der Weise erhalten ist, daß nach der Reduktionsteilung noch weitere Teilungen der haploiden Kerne vor der Gametenbildung erfolgen, konnte ich in meinen Präparaten nicht einwandfrei feststellen.

Was schließlich die Frage anlangt, ob Zoosporen und Gameten auf ein und demselben Individuum gebildet werden, wie dies B. SCHUSSNIG ursprünglich annahm, so kann ich folgendes feststellen: Ich konnte niemals somatische und Reduktionsteilungen in den schwärmerbildenden Zellen ein und derselben Pflanze beobachten. Da ich das Material, wie oben gezeigt wurde, in regelmäßigen Zeitabständen am Standort verfolgte, kann ich in Verbindung mit den cytologischen Funden sagen, daß Zoosporen- und Gametenbildung an verschiedenen Individuen vor sich geht. Auch das Zugrundegehen der nichtcopulierten Schwärmer, die gleichzeitig mit den Gameten auftraten, spricht dafür, daß eben auch diese Schwärmer Gameten waren, die sich ohne Copulation nicht fortentwickeln konnten.

Dagegen muß ich die Frage, ob die gametenbildenden Pflanzen von *Cladophora glomerata* monözisch oder diözisch sind, noch unent-

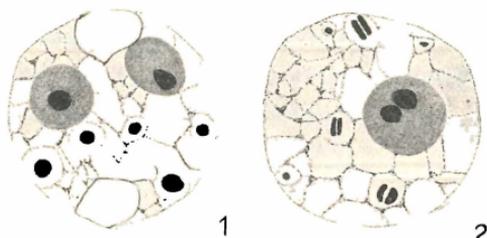


Fig. 3.

schieden lassen. Beide Möglichkeiten sind denkbar, doch reichen meine Beobachtungen nicht aus, um eine sichere Entscheidung im einen oder anderen Sinne zu treffen. Hier könnte nur das Experiment entscheiden, doch steht einem solchen Versuch die große Empfindlichkeit und vor allem die äußerst geringe Produktion der Gameten noch im Wege.

### III. Cytologie.

#### A. Die somatische und „prospore“ Kernteilung.

Ich gehe nun zur Besprechung der cytologischen Verhältnisse über und beginne mit der Darstellung der somatischen Karyokinese. Da die Teilung der Kerne in den vegetativen Zellen in letzter Zeit von J. T'SERCLAES (34) in durchaus einwandfreier Weise geschildert wurde, so kann ich mich diesbezüglich bloß auf einige Andeutungen beschränken. Dagegen soll die Kernteilung, wie sie sich in den Zoosporangien abspielt und die einige Abweichungen gegenüber den Teilungen der vegetativen Kerne aufweist, näher erörtert werden.

Die somatische Kernteilung bei *Cladophora glomerata* wurde schon wiederholt beschrieben. Die älteste Beschreibung geht auf E. STRASBURGER zurück (1880), in dessen Werk: „Zellbildung und Zellteilung“ er die Kernteilung vor der Zoosporenbildung in ihren wesentlichen Phasen, vor allem die Prophase, beschreibt. Eine Beschreibung des ganzen Kernteilungsverlaufes gibt er allerdings nicht. Die späteren Autoren B. NĚMEČ (24) und J. T'SERCLAES (34) beschreiben die Kernteilung der *Cladophora glomerata* um Unterschiede und Gleiches mit den Kernteilungen höherer Pflanzen festzustellen. Bei beiden Autoren handelt es sich um die Kernteilung in vegetativen Zellen. Es werden hier nicht mehr einzelne Phasen aus dem Kernteilungsverlauf herausgegriffen, sondern beide Forscher, wie auch alle späteren, sind bestrebt, ein möglichst vollständiges Bild aller Vorgänge bei der Karyokinese zu geben. Besonders die Ausführungen von J. T'SERCLAES sind vorbildlich. N. CARTER beschreibt vergleichend die Kernteilung der drei Cladophoraceengattungen *Chaetomorpha*, *Rhizoclonium* und *Cladophora*, doch ist ihre Darstellung im einzelnen nicht ausführlich genug und weist mithin Lücken auf. Die Brauchbarkeit dieser Befunde, speziell was die Beschreibung der Kernteilung bei *Cladophora* anlangt, wird auch dadurch etwas vermindert, daß N. CARTER schon damals die Reduktionsteilung gesehen haben dürfte, sie aber nicht richtig erkannte. Sie spricht bloß von einer abweichenden somatischen Teilung.

lung vor der Schwärmerbildung. Man weiß daher nicht genau, wie weit sie die beiden Vorgänge auseinandergehalten hat. Die jüngste Beschreibung der somatischen Kernteilung von *Cladophora glomerata* stammt von B. SCHUSSNIG (29). Hier spielt die Auffassung des Kernes als Caryosomkern stark herein, die sich aber seither, worauf schon K. BĚLAŘ 1926 (2) hingewiesen hat, als irrig erwiesen hat.

Die Beschreibungen der somatischen Kernteilung bei *Cladophora glomerata* stimmen nicht bei allen Autoren überein, sondern weichen in einigen wesentlichen Punkten voneinander ab. Das ist, worauf schon H. CZEMPYREK (15) kurz angedeutet hat, darauf zurückzuführen, daß zwei ihrer Bedeutung nach verschiedene Kernteilungstypen beschrieben wurden, nämlich die Kernteilung in den vegetativen Zellen und die Kernteilung vor der Zoosporenbildung. Ich konnte nun diese beiden Kernteilungstypen genauer verfolgen und, abgesehen von einigen Einzelheiten, die auf Beobachtungsfehler zurückzuführen sein dürften, die Abweichungen in den Darstellungen früherer Autoren klarstellen. Meine Abbildungen in Fig. 5 beziehen sich ausschließlich auf den Kernteilungsvorgang vor der Schwärmerbildung, den ich, um den Unterschied zu kennzeichnen, als *prospore* Kernteilung bezeichnen will. Was die Kernteilung in den vegetativen Zellen anlangt, verweise ich auf die einwandfreien Bilder von J. T'SERCLAES (34), die ich im wesentlichen bestätigt finden konnte.

Die Unterschiede zwischen den vegetativen und den sporogenen Kernteilungen betreffen folgende Punkte:

1. Die Ausbildung der Chromosomen in der Prophase.
2. Die Anordnung der Chromosomen in der Metaphase.
3. Das Auseinanderweichen der Chromosomen in der Anaphase und die Ausbildung der achromatischen Spindel.
4. Das Verhalten des Nucleolus während des Kernteilungsvorganges.

#### 1.

Über die Struktur des Ruhekernes (Fig. 4<sub>1</sub>) stimmen alle Autoren im wesentlichen überein. Der Kern enthält 1—4 Nucleolen, die verschieden groß sind. Der Kernraum weist ein äußerst feines Netzwerk auf, das nur schwach färbbar ist. In den Netzmaschen liegen feine Körnchen von Chromatinsubstanz, die dadurch, daß sie stärker färbbar als die Umgebung sind, ein körniges Aussehen des Kernes hervorrufen. Die Bildung der Chromosomen wurde nun auf folgende Arten beschrieben.

E. STRASBURGER schreibt darüber (35, p. 205) wie folgt: „Soll der Kern in Teilung eintreten so wird sein Inhalt zunächst gleichmäßig körnig und verraten die Körner dann die Neigung in parallele Reihen sich anzuordnen und zu verschmelzen.“ Wie schon erwähnt,

hat STRASBURGER die Kernteilung vor der Zoosporenbildung verfolgt und seine Beobachtungen über die prophasischen Veränderungen stimmen mit meinen Befunden überein. Dasselbe geht auch aus den Darstellungen B. SCHUSSNIG'S (29) hervor, der die Entstehung der Chromosomen durch sukzessive Vereinigung von Chromatinkörnchen ausführlich beschreibt. Aller Wahrscheinlichkeit nach, dürften auch SCHUSSNIG zum Teil Präparate von zoosporenbildenden Individuen vorgelegen sein.

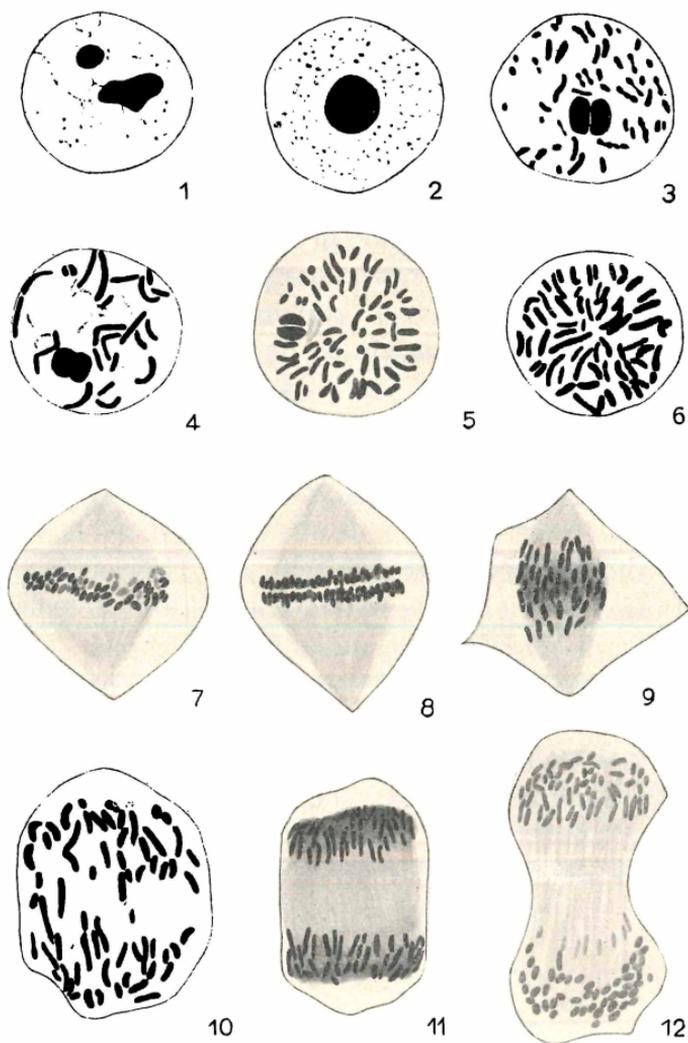


Fig. 4.

Dagegen weicht die Darstellung von J. T'SERCLAES, der somatische Kerne untersucht hat, von meiner und der Darstellung STRASBURGER'S ab. Er schreibt (34) p. 313: „Le début de la prophase révèle par une augmentation notable de la colorabilité du tout le réseau et par la disparition de certains tractus, ce qui a pour con-

séquence de donner au réseau un aspect moins dense — le contenu est encore d'aspect un peu réticulé mais on y décèle quelques chromosomes dont les extrémités sont déjà libres. La concentration de la substance chromatique se continue progressivement jusqu'à former des chromosomes d'apparence homogène. — Contrairement à la description de CARTER nous n'avons observé aucune apparence d'un spirem continu. Dès que le réseau chromatique se transforme il donne origine à des rubants indépendants“. Es folgt also daraus der Unterschied, daß sich die Anlagen der Chromosomen aus Teilen des Netzwerks bilden. Ich kann die Feststellung von T'SERCLAES bestätigen, daß kein zusammenhängendes Spirem in der Prophase der somatischen Kerne nachzuweisen ist. Dasselbe gilt auch für die prospore Kernteilung.

Ein Spirem wurde bloß von N. CARTER beschrieben und abgebildet. Sie schreibt (12) p. 475 darüber folgendes: “The beginning of division is marked by the gradual disappearance of the nucleoli, the chromatin becoming dispersed through the whole nucleus finally becoming associated into a spireme which is very long thin and nonvoluted. — The shortened and thickened spireme was later observed to have split in a number of chromosomes which arranged themselves in an equatorial plate.”

Es wurde schon früher darauf hingewiesen, daß der Verdacht nicht von der Hand zu weisen ist, daß N. CARTER einzelne Stadien der Reduktionsteilung gesehen hat. Namentlich die letzte Bemerkung, daß das Spirem sich in einzelne Chromosomen aufspaltet, spricht, wie ich noch weiter unten an Hand meiner eigenen Beobachtungen über die Reduktionsteilung zeigen werde, sehr zugunsten dieser Annahme.

Sowohl aus den Angaben früherer Beobachtungen als auch aus meinen Befunden geht somit die Tatsache hervor, daß die Bildung der Chromosomen in den frühen Prophasen auf zweierlei Weise vor sich geht.

1. Durch Verdichtung des Netzwerks im Außenkern, wobei infolge des Einziehens der Anastomosen geschlängelte Schleifen entstehen, aus denen durch Verkürzung die Chromosomen hervorgehen. Dieser Typus der Prophase ist, wie aus einem Vergleich der Beobachtungen früherer Autoren (B. NĚMEČ, N. CARTER, J. T'SERCLAES) und den Befunden in meinen Präparaten zu ersehen ist, für die Kernteilung in den vegetativen Zellen (somatische Kernteilung im engeren Sinn) charakteristisch. Ein kontinuierliches Spirem, wie

es N. CARTER beschreibt, ist in den somatischen Kernteilungen niemals vorhanden.

2. Beim zweiten Typus spielt sich die Chromosomenbildung in der Weise ab, daß die chromatischen Körnchen, die zunächst im Netzwerk des Kernraumes verstreut liegen, an Zahl und Größe zunehmen und sich zu mehr oder weniger längeren Reihen vereinigen („Chromomiten“ nach B. SCHUSSNIG (29)). Man kann dabei auch eine leichte Längsstreckung einzelner Körnchen wahrnehmen. Auffällig ist es weiter, daß die so entstandenen Chromosomen oft paarweise angeordnet sind, eine Erscheinung, die auch schon B. SCHUSSNIG 1923 hervorgehoben hat, vgl. Fig. 4<sub>3-5</sub>. Dieser zweite Prophasentypus, der von E. STRASBURGER und B. SCHUSSNIG schon beschrieben wurde, ist charakteristisch für die Kernteilungen, die sich vor der Zoosporenbildung abspielen.

Auf diese Weise lassen sich zum Teil die Unstimmigkeiten in den Beschreibungen der früheren Autoren erklären. Bei *Cladophora glomerata* lassen sich eben zwei distinkte Kernteilungsmodi unterscheiden, die bisher übersehen bzw. miteinander verwechselt wurden.

Die Chromosomen sind hinsichtlich ihrer Gestalt und Größe nicht alle gleich. Es gibt lange, gestreckte, schmalere Chromosomen und solche die sich mehr oder weniger der Kugelgestalt nähern. Dazwischen sind alle Übergänge vorhanden. Ob die Kugelgestalt immer als solche zu deuten ist oder ob nicht diese Form durch die Profilstellung vorgetäuscht wird, läßt sich bei der großen Zahl der Chromosomen nicht immer mit Sicherheit entscheiden.

Was die Zahl der Chromosomen bei *Cladophora glomerata* anlangt, so schreiben einige Autoren nur, das besonders viele Chromosomen vorhanden sind, die aber nicht zählbar seien; das dürfte wohl auf nicht genügend klare Bilder zurückzuführen sein. Andere Autoren bringen dagegen Zahlenangaben. B. NĚMEČ (24) gibt an, es seien sicher über 30 Chromosomen in den von ihm beobachteten Kernen. J. T'SERCLAES (34) gibt 68 Chromosomen an. Ich konnte als Höchstzahl 64 Chromosomen feststellen (Fig. 4<sub>5</sub>). Dazu will ich bemerken, daß ich besonders klare, helle Bilder hatte mit gut gefärbten und im Gegensatz zu denen von J. T'SERCLAES scharf konturierten Chromosomen, so daß es nicht schwierig war, ihre Zahl festzustellen. Auch B. SCHUSSNIG konnte 1928 (30) nur bis zu 32 Geminis maximal zählen, so daß die Zahl 64 wohl die richtige sein dürfte.

## 2.

Die Anordnung der Chromosomen in der Metaphase beschreibt nur J. T'SERCLAES ausführlich. Er sagt (34) S. 319: „Aussi les chromosomes ne se trouvent à aucun moment rangés en une véritable plaque équatoriale mais forment simplement un „groupement“ équatorial, une concentration équatoriale. — Au sein de leur groupement équatorial les chromosomes sont orientés de façons variées les uns gisant suivant le grand axe de l'ellipse ou parallèlement à cet axe, d'autres, au contraire étant couchés suivant le petit axe (l'axe de division) d'autres enfin se trouvent dirigés obliquement. En outre ils sont logés en divers niveaux les uns touchant le plan équatorial idéal, les autres se trouvant au dessus ou en dessous de ce plan.“ Er gibt viele Bilder wieder, aus denen dieses geschilderte Verhalten klar ersichtlich ist. Auch ich konnte so eine Anordnung der Chromosomen feststellen und zwar, so wie J. T'SERCLAES, beim Kernteilungsvorgang in den vegetativen Zellen. Im Gegensatz dazu steht das Aussehen der Metaphase, die ich in Zellen beobachtete, die sich zur Zoosporenbildung anschickten. In später Prophase liegen auch hier die Chromosomen zunächst unregelmäßig verteilt und in diesem Stadium, also in der späten Prophase erfolgt ihre Spaltung. Beim Übergang zur Metaphase aber erfolgt die Einordnung der schon gespaltenen Chromosomen in eine ausgesprochene Äquatorialplatte. Diese erscheint infolge der Kürze der Chromosomen ganz scharf von der Spindelsubstanz abgegrenzt und nimmt genau die breiteste Stelle der Spindel ein. Die Chromosomen dürften dabei an der Peripherie der Spindel angeordnet sein, um diese herum einen Ring bildend, und liegen mit ihrer Längsachse mehr oder weniger parallel zur Spindelfigur.

Zu Beginn der polaren Abwanderung bildet sich im bis dahin kompakten Äquatorialring ein scharf abgegrenzter Spalt, der dadurch zustande kommt, daß die Chromosomenhälften zu den beiden Polen gleiten. Die Orientierung der Chromosomen parallel zur Längsachse der Spindel wird auch jetzt beibehalten. Beim Übergang von der Metaphase zu der Anaphase bewegen sich die Chromosomen offenbar mit verschiedener Geschwindigkeit zu den Polen, wodurch wieder ein Bild regelloser Chromosomenverteilung zustande kommt Fig. 4<sub>9, 10</sub>.

Ich möchte bei dieser Gelegenheit auch darauf hinweisen, daß, von der Metaphase angefangen, die Chromosomen eine kurze gedrungene Gestalt zeigen. Das steht im Widerspruch zu der Schilderung von J. T'SERCLAES, der für die somatische Karyokinese lange,

schmale Chromosomen angibt. Dieser Unterschied kann wohl kaum auf die verschiedene Fixierung zurückzuführen sein, denn die somatischen Mitosen in meinen Präparaten stimmen mit den Abbildungen von J. T'SERCLAES recht gut überein. Ich neige somit der Ansicht zu, daß auch in der Gestalt der Chromosomen zwischen somatischer und prosporer Mitose ein charakteristischer, nachweisbarer Unterschied besteht.<sup>1)</sup>

## 3.

Eine achromatische Spindel wurde bisher von allen Forschern beschrieben, mit Ausnahme von J. T'SERCLAES. Er sagt: „Pendant toute l'évolution prophasique des chromosomes on ne voit apparaître aucun indice de la formation d'une figure achromatique. — Nous verrons pour la suite qu'en effet il ne se forme à aucune stade de figure fusoriale.“ In diesem Punkte stehe ich ebenfalls im Gegensatz zu T'SERCLAES, denn ich konnte bei der prosporen Kernteilung eine deutliche achromatische Spindel beobachten. Sie zeigt eine deutliche Faserstruktur und wird intranucleär angelegt. Eine solche intranucleäre Spindel hat besonders B. SCHUSSNIG klar abgebildet (29) und ich kann seine Angabe bestätigen. Die Chromosomen liegen der Spindel außen an und bilden, wie schon beschrieben, einen äquatorialen Ring. Das Auseinanderweichen der Chromosomen geht so vor sich, daß sie längst der Spindelfasern, und zwar höchstwahrscheinlich außen, zu den Polen wandern, wobei ihre Längsachse parallel zur Längsachse der Spindel orientiert bleibt. Abweichend von diesem Verhalten ist das bei der vegetativen Teilung. Dort liegen die Chromosomen nicht wie bei der prosporen Teilung in einer Äquatorialplatte ringförmig geordnet, sondern in einer „äquatorialen Gruppe“, die den mittleren Teil des Kernraumes seiner ganzen Tiefe nach ausfüllt. Dementsprechend geht auch das Auseinanderweichen der Chromosomen nicht an der Oberfläche des Kernraumes vor sich. Die Chromosomen, die zunächst gar nicht orientiert sind, ordnen sich in ihrer Längsausdehnung parallel zur Längsrichtung der Kernteilungsfigur, welche Orientierung auch während der folgenden Phasen beibehalten wird. Immer noch liegen die Chromosomen in der ganzen Tiefe des mittleren Kernraumes verteilt und behalten diese Verteilung auch während des polwärts gerichteten Auseinanderweichens bei. Diese Anordnung der Chromo-

<sup>1)</sup> Eine ganz ähnliche Gestalt zeigen auch die Chromosomen in den entsprechenden Phasen der heterotypen Teilung. Siehe weiter unten.

somen ist aus den Abbildungen von J. T'SERCLAES ohne weiteres abzulesen.

Auch die Bilder der späten Anaphase der prosporen Teilung sind von den entsprechenden bei der vegetativen Teilung verschieden. Während nämlich bei der vegetativen Teilung die Abschnürung des Kernes immer zugleich mit dem Auseinanderweichen der Chromosomen einsetzt, beginnt sie bei der prosporen Teilung etwas später, so daß Bilder zustande kommen wie Fig. 4<sub>11</sub> zeigt. Der weitere Verlauf der Telophase ist allerdings bei beiden Kernteilungsvorgängen der gleiche. Die Einschnürung des Kernraumes schreitet immer weiter fort, bis schließlich nur mehr eine schmale Verbindungsstelle übrig bleibt. Die Kerne rücken dabei etwas auseinander und runden sich schließlich ab. Die Chromosomen lösen sich wieder zu einem Netz auf und die Verbindung zwischen den neugebildeten Kernen bleibt noch lange erhalten.

#### 4.

Große Verschiedenheiten bestehen bekanntlich in der Schilderung von Bau und Verhalten der Nucleolen. Was die Struktur des Nucleolus im Ruhekern anlangt, so dürfte wohl richtig sein, daß er aus einer einheitlich gefärbten Substanz besteht, in deren Mitte sich häufig eine Vakuole befindet, die allerdings nur bei schwacher Färbung sichtbar wird. Alle anderen Einzelheiten, die am Nucleolus beschrieben wurden, dürften auf Kunstprodukte zurückzuführen sein.

Was das Verhalten des Nucleolus bei der mitotischen Kernteilung anlangt, so wird darüber in der Literatur recht Verschiedenes berichtet. Nach E. STRASBURGER (35), der wie oben erwähnt, die prospore Kernteilung vor sich hatte, verschwindet das Kernkörperchen während der Kernteilungsvorgänge und wird erst in der Telophase wieder sichtbar. Auch ich habe bei der Mehrzahl der prosporen Kernteilungsbilder das Verschwinden des Nucleolus beobachtet. In einigen seltenen Fällen aber blieb der Nucleolus doch erhalten und ich erhielt dann die für die vegetative Teilung so charakteristischen Bilder der Ana- und Telophase, in denen der Nucleolus in der Mitte eingeschnürt, hantelförmige Gestalt annimmt und in zwei Hälften ausgezogen wird, von denen jede in einen der entsprechenden Kerne wandert. In der Regel aber fehlt der Nucleolus bei der prosporen Mitose ganz und die Anaphasen derselben sehen aus, wie sie in Fig. 4<sub>12</sub> von mir dargestellt worden sind.

B. NĚMEČ (24), der die vegetative Kernteilung beschreibt, unterscheidet einen Hauptnucleolus und kleinere Nebennucleolen. Die Nebennucleolen werden während der Teilung aufgelöst. Der Hauptnucleolus persistiert während der ganzen Kernteilung, teilt sich regelmäßig und jeder der Tochterkerne erhält einen Nucleolus, der direkt von jenem des Mutterkernes abstammt.

N. CARTER (12) gibt bezüglich des Nucleolus an: „The beginning of division is marked by the gradual disappearance of the nucleoli.“ Bei diesen Angaben ist nicht sicher, worauf auch schon früher hingewiesen wurde, wie weit hier Prophasen der heterotypen Teilung, in denen der Nucleolus wie bei der prosporen Mitose verschwindet, beschrieben sind.

Nach J. T'SERCLAES (34), dessen Angaben sich auf die vegetative Kernteilung beziehen, bleibt von den mehreren Nucleolen des Ruhekernes nur einer erhalten. Er kann in den verschiedenen Phasen der Kernteilung die verschiedenste Gestalt annehmen und teilt sich während des Auseinanderweichens der Chromosomen.

Bei B. SCHUSSNIG (29) spielt die Deutung des *Cladophora*-Kernes als Caryosomkern eine große Rolle, worauf schon weiter oben hingewiesen wurde. Diese Interpretierung hat sich auf Grund der Darstellung von T'SERCLAES wie auch der späteren Untersuchungen von SCHUSSNIG selbst über marine *Cladophora*-Arten als irrig erwiesen. Bemerkenswert ist es jedoch, daß er den Nucleolus als persistierend beschreibt. Da SCHUSSNIG, wie nach einigen seiner Bilder ersichtlich ist, bei *Cladophora glomerata* den Kernteilungsvorgang der prosporen Kerne beschreibt, hat er entweder einen der seltenen Fälle von prosporen Teilungen beschrieben, in denen der Nucleolus erhalten bleibt, oder aber er hat die beiden Kernteilungsvorgänge damals noch nicht genügend auseinandergelassen.

Nach all diesen widersprechenden Angaben in der Literatur ist es sehr schwer, in die Frage nach dem Erhaltenbleiben des Nucleolus volle Klarheit zu bringen, solange man nicht die Möglichkeit hat, den Nucleolus färberisch von den Chromosomen einwandfrei zu unterscheiden. So beobachtete ich in der Prophase der prosporen Kernteilung sehr oft eine Spaltung des Nucleolus (vgl. Fig. 4<sub>3</sub>, 4<sub>4</sub>, 5). Im späteren Verlauf dieser Teilung konnte ich aber den Nucleolus nicht mehr unterscheiden. Das kann allerdings darauf zurückzuführen sein, daß die Nucleolushälften nicht mehr von den Chromosomen zu unterscheiden waren. Eine endgültige Klärung dieser Frage ist heute noch nicht möglich, zumal die große Zahl der Chromosomen bei dieser *Cladophora*-Art eine besondere Schwierigkeit bereitet.

Wenn wir nun die Unterschiede zwischen der somatischen und prosporen Kernteilung an *Cladophora glomerata* reassumieren, so lassen sich folgende Unterscheidungsmerkmale anführen:

1. Bei der vegetativen Teilung bilden sich die Chromosomen direkt aus dem Netzwerk des Ruhekerns dadurch, daß dieser dichter wird, in Schleifen zerfällt, aus denen schließlich durch Verkürzung die Chromosomen entstehen. Bei der prosporen Teilung dagegen entstehen die Chromosomen durch Aneinanderlagern der Körnchen der chromatischen Substanz.

2. Bei der vegetativen Kernteilung kommt es nicht zur Bildung einer Äquatorialplatte, bei der prosporen Teilung dagegen bildet sich eine solche.

3. Das Auseinanderweichen der Chromosomen geschieht in der vegetativen Kernteilung in der ganzen Tiefe des Kernraumes, bei der prosporen Teilung hingegen an der Oberfläche einer intranucleären Spindel, längs der Fasern, die diese Spindel zeigt.

4. Die Gestalt der Chromosomen ist bei der vegetativen Teilung lang und schmal, in der prosporen Teilung kurz und gedrungen.

5. Der Nucleolus verschwindet in der Regel in der späten Prophase der prosporen Kernteilung und tritt erst wieder in der späten Telophase zum Vorschein.

## B. Die Reduktionsteilung.

Aus der Mitteilung B. SCHUSSNIG's vom Jahre 1928 (30), wie auch aus dem in vorliegender Arbeit eingangs Mitgeteilten, geht es nunmehr hervor, daß die Reduktionsteilung bei *Cladophora glomerata* in den fertilen Zellen und nicht in den auskeimenden Zygoten vor sich geht, und daß die Schwärmer, welche der heterotypen Teilung ihre Entstehung verdanken, Gameten sind. Es handelte sich nun darum, an diesem Objekte, dem wir die Aufrollung der Generationswechselfrage bei den Chlorophyceen verdanken, den Vorgang der Reduktionsteilung genauer zu schildern, zumal die erste Mitteilung B. SCHUSSNIG's darüber bloß auf einige wenige Stadien des heterotypen Teilungsvorganges beruhte. Daß die Angaben von B. SCHUSSNIG zunächst auf Mißtrauen gestoßen sind, ist bei dem damaligen Stand der Dinge recht begreiflich. In diesem Zusammenhang ist es auch nicht uninteressant auf die Arbeit von N. CARTER hinzuweisen, die, wie schon früher erwähnt wurde, aller Wahrscheinlichkeit nach schon im Jahre 1919 einzelne Stadien der Reifungsteilung vor sich gehabt haben dürfte, ohne sie jedoch als solche zu erkennen. Sie

schreibt (12, p. 476) folgendes: „Some very peculiar nuclear division figures at the stage were observed in *Cladophora glomerata*. In these nuclei the migration of the Chromosomes to opposit poles was extremely disorderly, the chromosomes following one after the other in an irregular fashion, instead of being pulled apart by the fibres of the spindel in two compact masses whilst the spindel was often bent. These peculiar stages were taken from segments in which rapid nuclear division was taking place preparatory to the formation of zoogonidia, but whether this apparently abnorme mitotic figure is general in such cases could not be ascertained.“ Aus dieser Beschreibung, vor allem aber aus den dazu gehörenden Bildern ist ersichtlich, daß N. CARTER die Reduktionsteilung zwar gesehen, aber nicht als solche erkannt hat. Der Gedanke, daß an dieser Stelle, nämlich vor der Gametenbildung bei einer Chlorophyceen die Reduktionsteilung stattfinden könnte, lag zu jener Zeit wohl ganz fern; auch waren die Bilder, die N. CARTER in ihren Präparaten gesehen hatte, nicht sehr deutlich und klar, was aus ihren Zeichnungen abgelesen werden kann. Richtig gedeutet wurden die Bilder der Reduktionsteilung zum erstenmal von B. SCHUSSNIG 1928 (30). Er fand in seinen Präparaten die für die Reduktionsteilung charakteristischen Stadien und zwar Synapsisstadien, Diakinese und späte Metaphase. Auf Grund dieser Bilder, die, wie ich nunmehr sagen kann, vollständig eindeutig waren, konnte B. SCHUSSNIG die Reduktionsteilung bei *Cladophora glomerata* vor der Schwärmerbildung mit Sicherheit feststellen. Für eine genaue Beschreibung des ganzen Verlaufes der Reduktionsteilung reichten die ihm damals verfügbaren Präparate jedoch nicht aus. Eine Nachuntersuchung dieser Frage an planmäßig eingesammeltem Material, welches genügend Stadien der Reduktionsteilung enthielt, war daher unumgänglich notwendig. Die Bilder, die ich in den so gewonnenen Präparaten hatte, stimmen mit denen überein, die B. SCHUSSNIG 1927 in *Cladophora glomerata* sah. Ich erwähne auch, daß ein Vergleich mit den Befunden SCHUSSNIG's an marinen Arten gezeigt hat, daß die Physiognomie des Reifungsprozesses bei *Cladophora glomerata* im wesentlichen die gleiche ist. Die Unterschiede betreffen in erster Linie die Zahl und die Form der Chromosomen, zumal *Cladophora glomerata* die höchste bisher bekanntgewordene Chromosomenzahl (diploid 64) innerhalb der Gattung aufweist. Eine weitere Abweichung betrifft die Nucleolenfrage, doch habe ich schon oben hervorgehoben, daß gerade der Fall von *Cladophora glomerata* für die Beantwortung dieser Frage, im Hinblick auf die hohe Zahl

ihrer kurzen Chromosomen außerordentlich ungünstig ist. Das Nucleolenproblem von *Cladophora glomerata*, wie auch der ganzen Gattung überhaupt, wird m. E. noch einmal, auf Grund reichlichen Vergleichsmateriales, in Angriff genommen werden müssen.

Die Ruhekerne in den noch vegetativen Zellen jener Individuen, die sich zur Reduktionsteilung anschicken, sind etwas kleiner als die Zellkerne der zoosporenbildenden Pflanzen. Die Durchmesser verhalten sich ungefähr wie 7:8. In beiden Fällen, also sowohl vor der Reduktionsteilung wie auch vor der prosporen Teilung, nehmen jedoch die Kerne noch vor der Prophase an Volumen zu, so daß sich die Volumina der Ruhekerne in den vegetativen Zellen zu denen der Ruhekerne in den fertilen Zellen wie 1:1,8 verhalten. Auch die Kernteilungsbilder der Reduktionsteilung sind verglichen mit denen der somatischen Teilung kleiner, ein Umstand, der die Untersuchung wesentlich erschwert.

Während in den Zellen, in denen reichlich prospore Kernteilungen vor sich gehen, weit auseinanderliegende Phasen der Mitose in einer Zelle ohne weiteres zu finden sind, geht die Reduktionsstellung fast aller in einer fertilisierten Zelle vorhandenen Kerne nahezu synchron vor sich.

### 1. Die heterotype Teilung.

Die Struktur der Ruhekerne vor der Reduktionsteilung stimmt mit der der Ruhekerne vor der somatischen Teilung überein. Wir finden auch hier einen oder mehrere Nucleolen und im Kernraum ein feines Netzwerk. Beim Beginn der Reduktionsteilung wird das Netzwerk des Kernraumes dichter, die Chromatinkörnchen, die im Ruhekern deutlich zu unterscheiden waren, sind kaum mehr ausnehmbar, ähnlich wie bei der somatischen Kernteilung in den vegetativen Zellen (Fig. 5<sub>1</sub>). Das dichtere Aussehen des Netzwerks kommt durch ein geringes Dickerwerden der Netzmaschen zustande und gleichzeitig werden die Netzmaschen stärker färbbar. Es kommt dabei zu einer Auflösung des Netzes, bei der lange schmale Streifen entstehen, die zunächst unscharf konturiert sind (Fig. 6<sub>2,3</sub>). Die so entstandenen Schleifen werden allmählich länger, ein wenig dicker und auch stärker färbbar und durchziehen „spiremartig“ den ganzen Kernraum. Es sei aber gleich hier hervorgehoben, daß ein „kontinuierliches„ Spirem, wie es N. CARTER beschreibt, nicht vorhanden ist. Auf dieses Stadium der Prophase, in dem noch keinerlei Differenzierung in einzelne Chromosomen angedeutet ist, folgt das Synapsisstadium. Die Spiremschleifen ballen sich in einer Hälfte

des Kernraumes zusammen und es entsteht das für dieses Stadium charakteristische Bild. Der Kernraum ist während der beschriebenen und der noch folgenden Stadien äußerst klar und durchsichtig, so daß von dieser Seite her die Beobachtung nicht schwierig gemacht

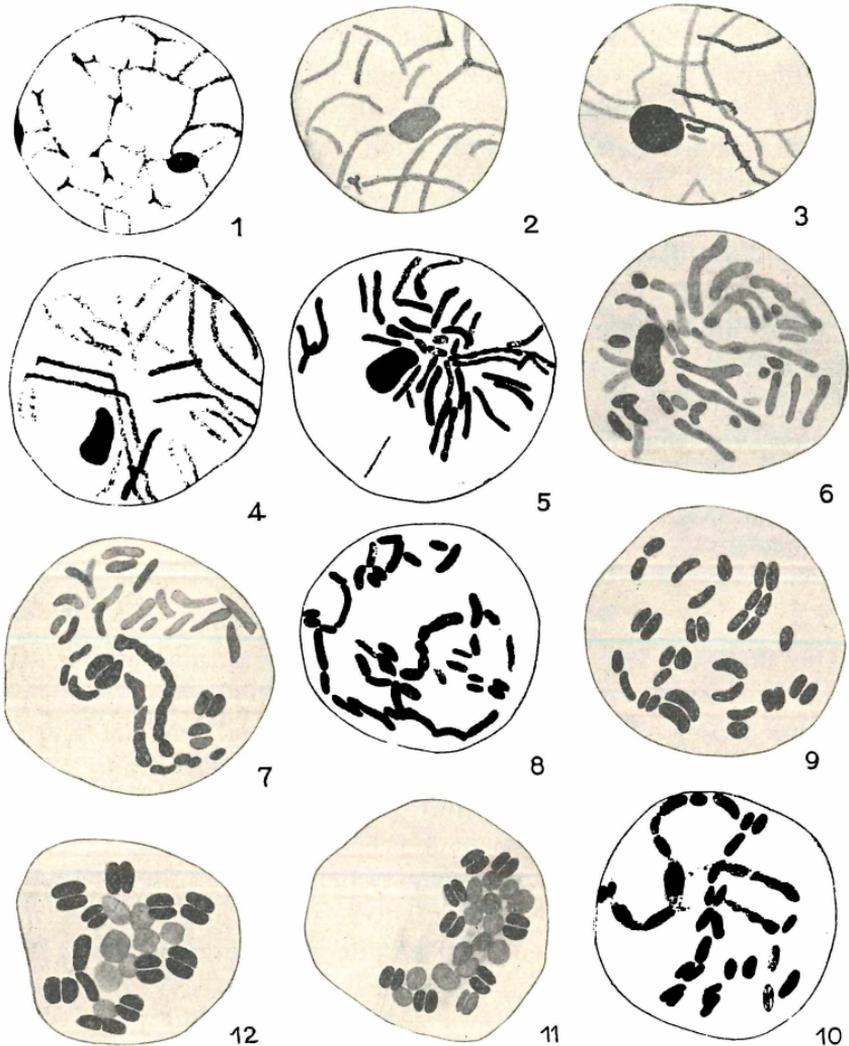


Fig. 5.

wird; sie wird nur durch die große Anzahl der Chromosomen und durch die relative Kleinheit der Kerne erschwert. Es wurde daher, um die Zeichnungen deutlicher zu machen, immer nur eine Ebene herausgezeichnet. — Solange das synaptische Spirem in seitlicher Kontraktion zusammengeballt liegt, lassen sich überhaupt keine Einzelheiten erkennen. Es folgt aber bald darauf eine Auflockerung

des synaptischen Knäuels, was zur Folge hat, daß sich die Spiremwindungen in lockergewundene Doppelschleifen auswickeln. Auch hier lassen die Bilder in keiner Weise die Annahme zu, daß es sich um einen zusammenhängenden Spiremfaden handle. Sehr beachtenswert ist es dagegen, daß diese parallelverlaufenden Spiremschleifen eine deutliche perlschnurartige Gliederung aufweisen (Fig. 5<sub>5</sub>). Diese Glieder treten im weiteren Verlauf der heterotypen Prophase infolge zunehmender Einschnürung immer deutlicher hervor, bis sie sich schließlich vollkommen vom Kettenverband des Spirembandes lösen. Diese paarweise angeordneten Abschnitte, die inzwischen an Färbbarkeit und Dichte immer mehr zugenommen haben, stellen die Gemini dar (vgl. Fig. 5<sub>9, 10</sub>). Die Annahme ist daher nicht von der Hand zu weisen, daß in den Doppelschleifen der Synapsis die Chromosomenanlagen hintereinander angeordnet sind und daß sie sich während der Prophase aus diesen Ketten durch Querzerfall herausdifferenzieren. Diese Annahme findet eine Stütze gerade in Fig. 5<sub>9, 10</sub>, welche beide aus demselben Kern in zwei verschiedenen Einstellenebenen gezeichnet sind und die noch die gewundene Anordnung der Gemini, die dem Verlauf der Spiremketten entspricht, erkennen lassen. Auch erfolgt die Ausbildung der Gemini immer in dem Raum, der kurz vorher vom synaptischen Knäuel eingenommen wurde (Fig. 5<sub>11</sub>) und erst dann verbreiten sie sich in der Oberfläche des Kernraumes, in regelloser Verteilung (Fig. 5<sub>12</sub> und Fig. 6<sub>1</sub>).

Die Gestalt der zu Geminis vereinigten Chromosomen ist, im Gegensatz zur Form der somatischen Chromosomen, eine sehr einheitliche. Sie sind kurz und dick, fast rundlich und weisen vollkommen scharfe Konturen auf. Aber auch hier, und zwar namentlich in der Diakinese, lassen sich mehr weniger deutliche Größenunterschiede wahrnehmen.

Ich will hier auch noch erwähnen, daß B. SCHUSSNIG in noch nicht veröffentlichten Beobachtungen an seinem ursprünglichen *Cladophora glomerata*-Material ebenfalls die soeben geschilderten Vorgänge gesehen hat; und da ich dieselben ganz unabhängig davon auch an eigenem Material feststellen konnte, so kann es sich nicht etwa um einen Zufall handeln.

Das weitere Verhalten in Diakinese und Anaphase stimmt mit den Angaben von B. SCHUSSNIG (30) vollkommen überein. Die Gemini werden in dem sich streckenden Kernraum in zwei Gruppen aufgeteilt, wobei die einzelnen Gemini offenbar eine verschiedene Geschwindigkeit in ihrer polwärts gerichteten Bewegung zeigen.

Die Folge davon ist das Bild einer regellosen Verteilung der Gemini innerhalb der anaphasischen Figur (Fig. 6<sub>2</sub>).

Eine achromatische Spindel konnte ich während der Reduktionsteilung nicht mit Sicherheit feststellen, womit ich aber die Existenz einer solchen nicht in Abrede stellen will. Ich verweise darum auf

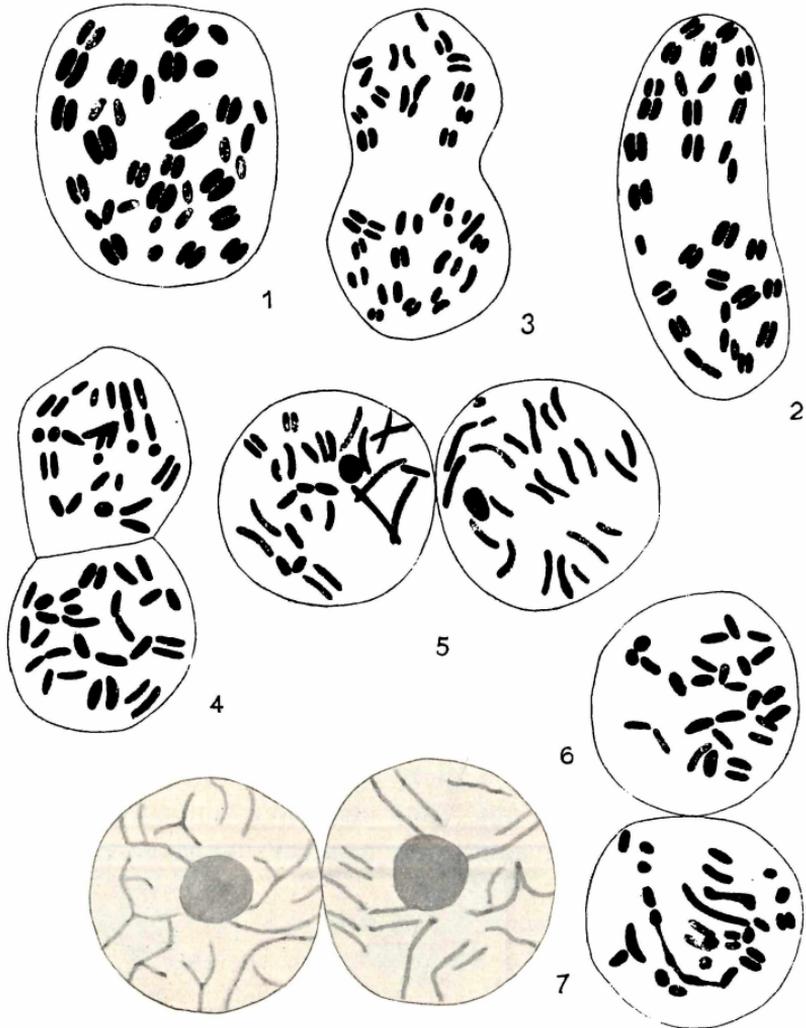


Fig. 6.

die Beobachtungen B. SCHUSSNIG'S, der sowohl bei *Cladophora glomerata* als auch bei den marinen *Cladophora*-Formen eine Spindel, die feine Längsstreifung zeigte, nachweisen konnte.

Wenn die Trennung der beiden Geminigruppen so weit vor sich gegangen ist, daß zwischen ihnen ein ziemlich breiter Zwischenraum gebildet wird, setzt eine Einschnürung des Kernraumes ein (Fig. 6<sub>3</sub>).

Diese Einschnürung erfolgt aber etwas verschieden von jener, die man sonst bei der somatischen Kernteilung beobachtet. Da nämlich mit der Einschnürung des Mutterkernes keine Entfernung der beiden Kernhälften verbunden ist, so kommt es nicht zu der üblichen Ausziehung des Kernraumes in Hantelform. Die Durchschnürung geht infolgedessen so vor sich, daß in der Äquatorialgegend zwischen den beiden Geminigruppen sich die Kernmembran um die beiden Tochterkernanlagen schließt (Fig. 6<sub>4</sub>). Eine weitere Folge davon ist, daß die beiden so entstandenen Telophasekerne zunächst so einander genähert liegen, daß sie sich anfangs berühren (Fig. 6<sub>5</sub>). Dabei will ich allerdings die Frage offen lassen, ob dieser Modus die Regel ist oder ob er nicht vielleicht auch eine Folge der dichten Verteilung der Kerne im Gametangium ist.

In der Telophase merkt man jetzt, daß die bisher mehr einheitliche Form der Chromosomen allmählich aufgegeben wird. Offenbar erfolgt die Auflösung der Chromosomen in den Interphasekernen nicht gleichzeitig, denn, wie Fig. 6<sub>4, 5</sub> zeigt, findet man jetzt neben dicken, kürzeren auch schon schwächer gefärbte und längere Chromosomen. Erst allmählich werden alle blässer, unscharf konturiert und strecken sich immer mehr in die Länge. Ob es zu einer vollständigen Auflösung der Chromosomen in das Netzwerk der Interphasekerne kommt, läßt sich nicht mit absoluter Sicherheit sagen. Ich habe aber den Eindruck gewonnen, daß die Interphase nur sehr kurz dauert und habe auch nie während dieser Zeit eine Netzstruktur der interphasischen Kerne beobachten können. Diese zwei Umstände dürften wohl dafür sprechen, daß die Chromosomen beim Übergang von der heterotypen zur homöotypen Teilung ihre morphologisch nachweisbare Individualität nicht gänzlich aufgeben. In diesem Sinne fasse ich auch die Fig. 6<sub>7</sub> auf, in der, wenn auch nur relativ schwach, die paarweise Anordnung der Telophase-Chromosomen zu erkennen ist.

Was das Verhalten des Nucleolus während der heterotypen Teilung anlangt, so stößt man auch hier wieder auf die Schwierigkeit, daß Nucleolus und Chromosomen, wenn sie ungefähr gleiche Größenverhältnisse zeigen, nicht unterscheidbar sind und daß der Nucleolus durch die große Zahl der Chromosomen, hier der Gemini, leicht ganz verdeckt wird. Er gibt häufig die Kugelgestalt, die er im Ruhekern hat, auf und zeigt dann Umrisse, wie sie in Fig. 6<sub>2, 4, 5, 6</sub> wiedergegeben sind. Im Synapsisstadium liegt er häufig am Rande des Spiremballen und die Spiremschleifen sind auf ihn zentriert. Im Stadium der Auflockerung des Synapsisknäuels

spaltet sich der Nucleolus, ähnlich wie bei der prosporen Teilung in zwei Hälften, womit die Ähnlichkeit mit den Gemini noch bedeutend erhöht wird. Was mit ihm in den weiteren Phasen der Reifungsteilung geschieht, kann ich nicht sagen, denn ich konnte ihn nicht mehr von den Chromosomen mit Sicherheit unterscheiden. Ich nehme jedoch an, daß er während den späteren mitotischen Phasen verschwindet und erst wieder in der Telophase, wenn die Tochterkerne schon abgerundet sind, auftritt.

Die heterotype Teilung bei *Cladophora glomerata* ist mithin durch folgendes charakterisiert:

1. Bei der heterotypen Teilung wird zum Unterschied von der somatischen und prosporen ein nicht kontinuierliches Spirem gebildet.

2. Das Spirem löst sich nach der Synapsis zu Ketten, die Ketten zu Chromosomen bzw. Gemini auf.

3. Tetradenbildung wurde nicht beobachtet.

4. Die neuentstehenden Kerne werden nicht durch Einschnürung voneinander getrennt, sondern durch Ergänzung der Kernmembranhälften.

## 2. Die homöotype Teilung.

Über die homöotype Teilung ist wenig noch zu sagen. Sie verläuft ähnlich wie die prospore Teilung, von der sie sich lediglich durch die haploide Chromosomenzahl unterscheidet. Sie geht von der Interphase aus, in welcher sich die Chromosomen zu langen Schleifen umgebildet haben. In später Prophase erscheinen die Chromosomen etwas verkürzt und haben schon die Längsspaltung durchgemacht (Fig. 7<sub>1</sub>). Die Verkürzung der Chromosomen nimmt gegen die Metaphase immer mehr zu und sie ordnen sich zur Äquatorialplatte (Fig. 7<sub>2</sub>) an. Bei entsprechend günstiger Lage einer solchen Äquatorialplatte kann man leicht 64 Spalthälften zählen, deren Entstehung aus je einem Mutterchromosom aus ihrer gegenseitigen Lage ohne weiteres zu erkennen ist.

Das Auseinanderweichen der Chromosomen-Spalthälften geht entlang einer intranucleären Spindel, die Längsfaserung zeigt, vor sich und erinnert somit an den entsprechenden Vorgang bei der prosporen Teilung, wie überhaupt von nun an die Ähnlichkeiten zwischen den beiden Teilungsmodis unverkennbar sind.

Während der Anaphase ist der Kernraum noch nicht eingeschnürt. Die äquatoriale Einschnürung setzt erst in der Telophase ein (vgl. Fig. 7<sub>3, 4, 5</sub>). Auch hier sind deutliche Hantelfiguren

die Folge. Zwischen den beiden Telophasekernen bleibt noch lange Zeit ein Verbindungsstrang erhalten, der die Erkennung der Schwesterkerne gestattet (Fig. 7<sub>6</sub>).

Auch die Rekonstitution der Telophasekerne geht in ähnlicher Weise wie bei der prosporen Kernteilung vor sich. Die Chromosomen verlängern sich, werden dabei dünner und fallen allmählich der Auflösung in das Netzwerk des Ruhekernes anheim. Fig. 7<sub>8</sub> stellt einen solchen Ruhekern dar, der, knapp nach erfolgter

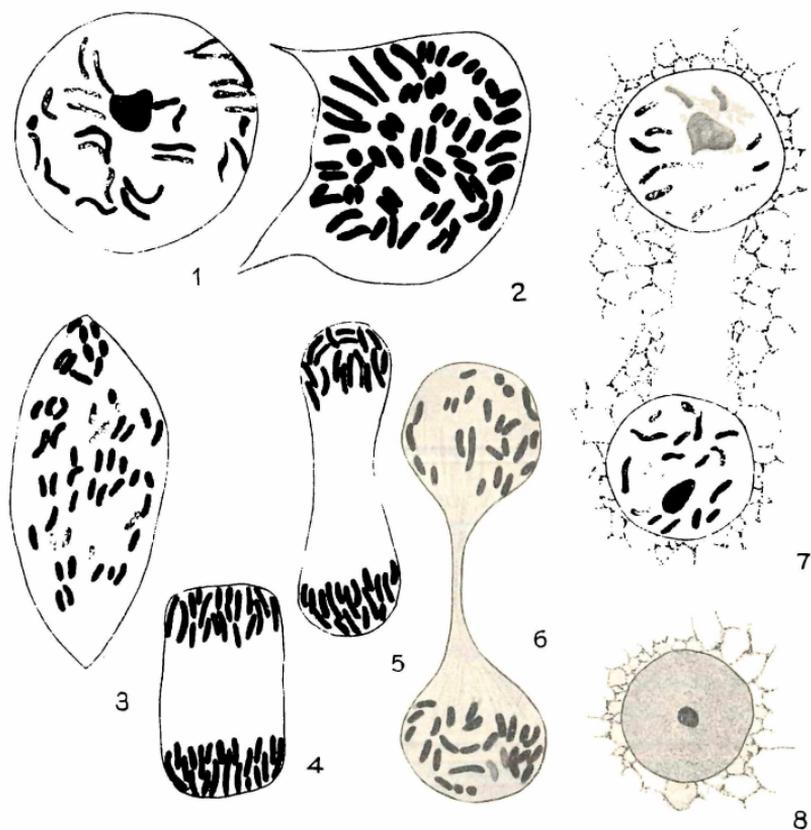


Fig. 7.

Teilung, viel kleiner als die Kerne vor Beginn der Reifungsteilung ist. Der Nucleolus, der in der Metaphase nicht mehr sichtbar ist, tritt erst, in wesentlich verkleinertem Maßstabe, in den Telophasekernen wieder zum Vorschein. Wie ich schon bemerkte, habe ich in den Gametangien keine weiteren Teilungsschritte der haploiden Kerne beobachtet und halte solche wegen der räumlichen Verhältnisse im reifenden Gametangium für ausgeschlossen. Über das Aussehen der Gametangienkerne wie auch der Gametenkerne verweise ich auf die Angaben von Frl. H. CZEMPYREK (15).

### Zusammenfassung.

1. *Cladophora glomerata* tritt das ganze Jahr auf und schwärmt das ganze Jahr hindurch in regelmäßigen Abständen; nur im Frühjahr setzt eine längere Schwärmperiode ein.

2. Es treten zwei Arten von Schwärmern auf, nämlich Zoosporen und Gameten.

3. Die Bildung der Zoosporen erfolgt viel häufiger, das ganze Jahr hindurch, die Bildung der Gameten erfolgt nur einmal im Jahr, nämlich im Frühling, am Ende der längeren Schwärmperiode.

4. Zoosporen entstehen an diploiden Individuen infolge vegetativer Kernvermehrung, die sich in einigen wesentlichen Punkten von der somatischen Kernteilung unterscheidet und daher prospore Kernteilung genannt wurde. Die Gameten dagegen entstehen in der Folge von Reduktionsteilungen.

5. Zoosporen und Gameten entstehen auf getrennten Individuen.

6. *Cladophora glomerata* ist ein Diplobiont.

Wien, Botanisches Institut der Universität, im Juli 1930.

### Literaturverzeichnis.

- 1) ACTON, E. (1916): On the structure and origine of Cladophora Balls. New Phytologist.
- 2) BĚLAŘ, K. (1926): Der Formwechsel der Protistenkerne. Ergebn. u. Fortschr. d. Zool. Bd. 6.
- 3) BERTHOLD, G. (1880): Zur Kenntnis der Siphoneen und Baugiaceen. Mitt. Zool. Stat. Neapel Bd. 2.
- 4) BRAND, F. (1902): Die Cladophora-Aegagropilen des Süßwassers. Hedwigia.
- 5) — (1901): Über einige Verhältnisse des Baues und des Wachstums von Cladophora. Bot. Zentralbl.
- 6) — (1895): Über 3 neue Cladophoraceae aus bayrischen Seen. Hedwigia.
- 7) —: Über Membran, Scheidewände, Gelenke der Algengattung Cladophora.
- 8) — (1899): Cladophorastudien. Bot. Zentralbl.
- 9) — (1906): Über die Faserstruktur der Cladophoramembran. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges.
- 10) — (1908): Zur Morphologie und Biologie des Grenzgebietes zwischen den Algengattungen Rhizoclonium und Cladophora. Hedwigia.
- 11) — (1913): Über Cladophora himida n. sp. Rhizoclonium Capponicum n. sp. und deren bostrychoide Verzweigung. Ibid.
- 12) CARTER, N. (1919): The cytology of the Cladophoraceae. Ann. of Bot.
- 13) v. CHOLNOKY, B. (1930): Die Dauerorgane von Cladophora glomerata. Zeitschr. f. Botan.

- 14) COOK, W. R. J. and PRICE, J. R. (1928): The effect of Aeration and Light on the Development of the Zoosporangia in the genus of Cladophora. Journ. of the Royal Microscopical Society.
- 15) CZEMPYREK, H.: Beitrag zur Kenntnis der Schwärmerbildung bei der Gattung Cladophora. Arch. f. Protistenk. Bd. 77.
- 16) FÖYŃ (1929): Vorläufige Mitteilungen über die Sexualität und den Generationswechsel von Cladophora und Ulva. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. H. 7.
- 17) GAY, E. (1891): Sur la morphologie des Cladophora. Journ. de bot.
- 18) HARTMANN u. BAUR (1928): Handbuch der Vererbungswissenschaft.
- 19) HARTMANN (1929): Über die Sexualität und den Generationswechsel von Chaetomorpha und Entomorpha. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. H. 7.
- 20) KLEBS, G.: Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen.
- 21) KNIEP (1928): Die Sexualität der niederen Pflanzen. Jena.
- 22) KUETZING, F. T.: Tabulae phycologicae. Nordhausen.
- 23) MOEBIUS, K. (1907): Algologische Beobachtungen über eine Wasserblüte und eine Cladophora. Hedwigia.
- 24) NĚMEČ, B. (1909): Über die Kernteilung bei Cladophora. Bulletin international de l'Academie des Sciences de Bohême.
- 25) OLTMANN, F. (1923): Morphologie und Biologie der Algen.
- 26) PASCHER, A.: Die Süßwasserflora. H. 7.
- 27) SCHMITZ, F.: Die Chromatophoren der Algen.
- 28) — (1879): Beobachtungen über die vielkernigen Zellen der Siphonocladaceen. Festschr. d. naturw. Ges. in Halle.
- 29) SCHUSSNIG, B. (1923): Die Kernteilung bei Cladophora glomerata. Öster. Bot. Zeitschr.
- 30) — (1928): Die Reduktionsteilung bei Cladophora glomerata. Ibid. Bd. 77.
- 31) — (1928): Zur Entwicklungsgeschichte der Siphoneen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Bd. 46. — II. Mitteilung. Ibid. Bd. 47 1929.
- 32) —: Der Generations- und Phasenwechsel bei den Chlorophyceen. Öster. Bot. Zeitschr. Jahrg. 79 H. 10.
- 33) — (1930): Der Chromosomencyclus von Cladophora Subriana. Ibid.
- 34) T'SERCLAES, J. (1922): Le noyau et la division nucléaire dans le Cladophora glomerata. La Cellule 32.
- 35) STRASBURGER, E.: Zellbildung und Zellteilung.
- 36) — (1892): Schwärmsporen und Gameten. Histol. Beitr.
- 37) — (1900): Über die Reduktionsteilung, Spindelbildung, Centrosomen und Cilienbildung im Pflanzenreich. Jena.
- 38) —: Bot. Praktikum 7. Aufl.
- 39) WETTSTEIN, R.: Handbuch der systematischen Botanik. 3. Aufl.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Archiv für Protistenkunde](#)

Jahr/Year: 1930

Band/Volume: [72\\_1930](#)

Autor(en)/Author(s): List H.

Artikel/Article: [YI. Die Entwicklungsgeschichte von Cladophora glomerata Kützing. 453-481](#)