

Verdrängungswachstum, polysiphoner Bau und ringförmige Zellen bei *Cladophora*.

Von

Lisbeth Schorr (Gießen).

Mit 14 Abbildungen im Text.

Die Zellen der *Cladophora*-Arten sind auf ihre Wachstumserscheinungen hin wiederholt untersucht worden: überraschende und von den Autoren nicht immer im gleichen Sinne gedeutete Erscheinungen fand man in der Bildung von Seitenzweigen einerseits, der Verdrängung einer Zelle durch das „Einwachsen“ der in akropetaler Richtung sich anschließenden Nachbarzellen andererseits. Über dieses „Verdrängungswachstum“ haben NORDHAUSEN (1900) und LEIB (1935) sich eingehend geäußert.

Auch die nachfolgenden Zeilen sollen über dasselbe Phänomen berichten. Das Material, auf das sie sich beziehen, stammt von Helgoland und gehört zum Formenkreis der *Cladophora rupestris*.

Das Verdrängungswachstum einer *Cladophora*-Zelle erfolgt nicht immer mit gleichbleibender Regelmäßigkeit. Beteiligt sich die basale Querwand einer Zelle am Verdrängungswachstum in allen ihren Teilen, so entsteht ein zylinderförmiger Zellenschlauch, der sich in das Lumen der nächstunteren Zelle vorschiebt und dieses ganz und gar erfüllt, während die bedrängte Zelle ihrerseits in basipetaler Richtung vorwärtsdrängt und durch eigenes Verdrängungswachstum in die nächste Zelle geführt wird.

So regelmäßig ist indessen der Formwechsel der auswachsenden Zellen keineswegs immer. Sehr häufig ist der Fall, daß sich nur an einer Flanke des Fadens die zum Wachstum vorgehende Zelle vorwärtsschiebt; es handelt sich dann um Vorgänge, die in manchen

Stücken dem gleitenden Wachstum der trachealen Zellen höherer Pflanzen vergleichbar sind. Fäden dieser Art fallen in frühen Stadien der geschilderten Wachstumsveränderungen durch ihre schief orientierten Querwände auf. Abb. 1 zeigt einen Zellenfaden, in welchem schief liegende und gerade orientierte Zellenwände regelmäßig miteinander wechseln; die Erklärung ist nicht schwer zu geben: zunächst sind sämtliche Zellen des Fadens, einseitig sich vorwärtsschiebend, ausgewachsen, so daß sämtliche Zellen an beiden Enden von schief liegenden Querwänden begrenzt wurden; dann hat in jeder Zelle eine Teilung mit normal orientierter Querwand stattgefunden.

Setzt sich das hier beschriebene Wachstum längere Zeit fort, so schiebt sich die wachstumstätige Zelle an ihrer Nachbarin vorbei und ebenso an den nächstfolgenden Zellen, so daß der *Cladophora*-Faden seinen normalen Habitus gänzlich einbüßt und seinen monosiphonen Bau streckenweise durch einen bisiphonen ersetzt. Die neu eingelegten Schläuche teilen sich normal und werden vielzellig; ihre Zellenlänge weicht in wechselnder Weise von der ursprünglich den Faden aufbauenden monosiphonen Reihe ab. Auch trisiphone *Cladophora*-Fäden habe ich beobachtet, einmal anscheinend sogar einen tetrasiphonen.

Es spricht für eine weite Verbreitung dieses Phänomens, daß KÜTZING (1853) bereits mehrere *Cladophoren* (*C. corymbifera* Taf. 8, *C. curvula* Taf. 11, *C. mutila* Taf. 21) abgebildet hat, bei denen die ausgewachsenen Basalzellen der Seitenzweige zwischen den Membranlamellen parallel zum Hauptstamm sich entwickeln; bei *C. pumila* (KÜTZING, Taf. 17) ist eine deutliche Bisiphonie zu erkennen, die in einer Anmerkung von KÜTZING (1853, 4) mit dem Bau einer *Polysiphonia* verglichen wird. Den polysiphonen Bau einer *C. rupestris* zeigt WILLE (1897, Abb. 76 C) mit der Darstellung eines Querschnitts durch die unteren Thallusabschnitte, welche zahlreiche „Verstärkungsrhizine“ enthalten. Verdrängungswachstum, das einzelne Zellen beiseite zu schieben vermag, scheint als pathologischer, durch abnorme Lebensbedingungen veranlaßter Vorgang auch bei anderen Algen sich abspielen zu können (vgl. WILLE, Mitteilungen über *Conferva floccosa* 1887, 472, Taf. XVIII, Fig. 76). Eine Probe des Algenmaterials, das ich dem Gießener Herbarium entnehmen durfte, zeigte ähnlich wie mein frisches Helgoländer Material selbst in geringem Abstand von den wachsenden Triebspitzen zwei, drei und sogar vier



Abb. 1.

parallel nebeneinander herlaufende Schläuche innerhalb der Membran des Hauptfadens einer *C. rupestris*.

Die basal sich vorwärts schiebenden Äste pflegen bei ihrem intramembranösen Wachstum zu bleiben — seltener durchbrechen sie die Membran und wachsen als Seitenzweig nach außen (vgl. Abb. 6).

Derselbe Vorgang des intramembranösen Wachstums wiederholt sich bei anderen Algen überall da, wo „Berindung“ erfolgt, und die Rindenschläuche nicht auf der Oberfläche, sondern innerhalb der Membran des Hauptastes vorwärtsgleiten (s. FALKENBERG, 1901, 32), und ähnliches ist bei dem „Hyphenwachstum“ (OLTMANN, 1889; REINKE, 1903) schlauchförmiger Anteile des Fucaceen- und Laminiariaceenthallus im Spiele.

Die intramembranös wachsenden Zweige der *Cladophora* wiederholen an ihren Zellwänden dasselbe, was artfremde Besiedler des *Cladophora*-Thallus bewirken, z. B. *Endoderma Wittrockii*, das sich sehr häufig zwischen der Cuticula und den mit Rutheniumrot stark färbbaren pektinreichen Lamellen der Membran findet.

Mit den soeben erwähnten Rindenschläuchen haben die von mir beobachteten accessorischen *Cladophora*-Zellreihen noch eine andere Eigentümlichkeit gemeinsam. Im allgemeinen folgen die *Cladophora*-Schläuche sehr regelmäßig der Längsachse des Fadens; die dochtartig vereinigten Zellenreihen sind also parallel zueinander orientiert. Es gibt aber Ausnahmen: Zuweilen verläßt der accessorische Schlauch die Richtung der Längsachse und wächst in Schraubenwindungen um die primäre Zellenreihe herum; mit wechselndem Neigungswinkel kann er auf diese Weise eine Strecke zurücklegen, die zwei, ja sogar drei rechten Winkeln entspricht; hernach kann sich der Schlauch wieder zur Richtung der Längsachse zurückwenden, oder er durchbricht die über ihm liegende Membranlamelle und entwickelt sich in Form eines Seitenastes. Wie der Neigungswinkel wechselt auch die Richtung des Schraubenwachstums. Wir wissen von vielen Fadenalgen, daß sie irgendein Substrat schraubig umwinden können; für *Cladophora* hat dergleichen BRAND (1902, Taf. 1, Abb. 7, 12) abgebildet; viele ähnliche Fälle erläutert KÜSTER, der in derartig schraubigem Wachstum Reaktionen auf Berührungsreize sieht (1935, 452); in dem von mir beschriebenen Falle liegen die Dinge insofern anders, als die *Cladophora*-Schläuche nicht mit ihrer wachsenden Spitze einseitigen Berührungsreizen ausgesetzt sind, sondern durchaus zwischen Membranlamellen sich entwickeln und vorwärtsschieben; offenbar wird durch die lamellöse Struktur der Membran ihnen die Zylindermantelfläche, in der die Schrauben zur Entwicklung kommen, ange-

wiesen und vorgeschrieben. Welche Faktoren die Fäden zuweilen von der Richtung der Längsachse ablenken und dadurch zu Schraubenformen bringen, bleibt ungewiß. Auffallend ist, daß an manchen Fäden sehr zahlreiche accessorische Zellenreihen sich finden, die schraubiges Wachstum zeigen, während man an vielen anderen Exemplaren nur longitudinal orientierte Zellenreihen findet und schraubig sich windende vermißt; von Formanomalien, wie sie sich an manchen Individuen reichlich wiederholen, wird sogleich noch zu sprechen sein.

Bei den bisher beschriebenen Fäden entstanden durch das basale Wachstum einzelner Zellen mehr oder weniger gleichmäßig geformte Schläuche und Zellenreihen. Von besonderem Interesse sind diejenigen sehr häufigen Fälle, in welchen der basal austreibende Schlauch unregelmäßige Formen annimmt und der von ihm bedrängten Zelle aufnötigt. Abb. 2, 3 und 4 veranschaulichen solche Deformationen und machen klar, was für abenteuerliche



Abb. 2.

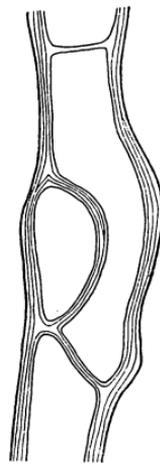


Abb. 3.

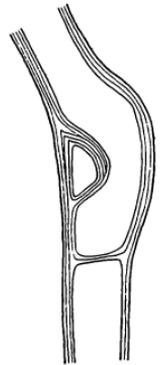


Abb. 4.

Sanduhrformen den Zellen zuweilen aufgenötigt werden können, und daß es sogar zu einer Zerteilung der bedrängten Zelle kommen kann. In Abb. 2 hat die basipetal wachsende Zelle ihre Länge nahezu verdoppelt und dabei die folgende Zelle seitlich derart deformiert, daß ein kleiner Teil nahe der ursprünglichen Querwand liegen und nur durch einen schmalen Kanal mit der Restzelle in Verbindung geblieben ist. In Abb. 3 ist am Verlauf der Membranlamellen deutlich zu erkennen, daß eine Zelle durch basales Wachstum die bedrängte Zelle bereits durchgeschnürt hat. Abb. 4 zeigt ein weiteres Stadium desselben Vorganges.

Die Art der Zellenteilung, die wir an unserem *Cladophora*-Material wahrgenommen haben, verdient Beachtung. Es ist kein alltäglich uns begegnender Vorgang, daß durch das Wachstum einer arteigenen Zelle eine Nachbarin zusammengepreßt und zerschnürt wird. Vielleicht dürfen wir den Vorgang nicht ohne Vorbehalt

in gewissem Sinne mit den Vorgängen vergleichen, die PASCHER & PETROVÁ (1931) für *Chroothece mobilis* beschrieben haben, wenn auch hier die Zerschnürung der Zelle und die Sanduhrformung nicht von außen angreifenden modellierenden Kräften ausgehen.

Ich möchte erwähnen, daß die abgeschnürten Zellenreste auf dem optischen Längsschnitt sehr verschiedenartig aussehen, bald dreieckig umrissen sein, bald flachen oder hohen Kreissegmenten gleichen können, und daß nicht selten in benachbarten Zellen der *Cladophora*-Fäden diese formalen Einzelheiten so übereinstimmend sind, daß in jeder Zelle sich dieselben Linienmotive wiederholen (Abb. 5). Vielleicht werden selbst diese Einzelheiten der Formgebung von denjenigen äußeren Faktoren bestimmt, welchen benachbarte Zellen in gleicher Weise ausgesetzt sein mögen; vielleicht sind innere Bedingungen maßgebend, die in benachbarten, also miteinander nahe verwandten Zellen sich übereinstimmend wiederholen.



Abb. 5.

Die die abgetrennten Stücke umklammernden Zellen zeigen an der dem abgetrennten Protoplasten gegenüberliegenden Flanke zunächst eine flache oder stark vorspringende Wölbung; durch gesteigertes Längenwachstum an dieser konvexen Flanke kommt es zur Ablenkung des Fadens aus seiner bisherigen Richtung, er wird um 90 oder mehr Grad abgelenkt. Solche Kniebildungen sind indessen selten: Formen wie die in Abb. 5 dargestellten können sich in langen Fadenstrecken Zelle für Zelle wiederholen; Kniebildungen bleiben stets vereinzelt.

An der konvexen Seite der letzteren kommt es zuweilen — entsprechend den von NOLL (1900) aufgedeckten „morphästhetischen“ Gestaltungsgesetzen — zur Bildung von Zweigen — solchen, die nach BRAND (1902) zu den Rhizoiden oder Cirrhoiden zu stellen wären und zuweilen durch unregelmäßiges knäuelartiges Wachstum auffallen.

Mit dem Schicksal der Teilstücke, welche auf diesem Wege ohne aktive Teilungstätigkeit der bedrängten Zelle von ihrer Hauptmasse abgetrennt werden, wollen wir uns im folgenden beschäftigen und zugleich mit solchen, die dann entstehen müssen, wenn die einwachsende Zelle gleichmäßige Zylinderform beibehält, die passiv beteiligte Zelle aber irgendwelche beulen- oder wulst- oder ringförmige Vorsprünge aufweist, deren Hohlraumformen von der einwachsenden Zelle nicht oder nur unvollkommen ausgenützt und erfüllt werden.

Die von der einwachsenden Zelle abgetrennten Stücke gehen zuweilen zugrunde; sehr oft bleiben sie am Leben.

Welche Umstände ein Absterben der Zellen bedingen, ist schwer zu sagen. Als wahrscheinlich darf ich annehmen, daß sehr kleine abgetrennte Stücke dem Tod anheimfallen müssen, da sie nur aus Protoplasma und Plastiden bestehen, und ein Zellkern ihnen fehlt. Indessen sehen wir, daß auch ansehnlich große Stücke nekrotisch werden können (Abb. 6). Auffallend ist, daß auch in Zellen, in deren Lumen sich stark wachsende Elemente eingedrängt haben, dort wo ihr Plasmaleib zu einer dünnen Schicht oder einem schmalen Streifen reduziert worden ist, die Plastiden verblassen können, und sich eine Nekrose vorbereitet, obwohl der Zusammenhang solcher spitz und schmal sich auskeilenden Enden des Zellenleibes mit der kernreichen, frisch grünenden Hauptmasse der Zelle noch klar ersichtlich ist. KÜSTER (1935, 21) hat erörtert, ob Protoplasmatrümmen, deren Dimensionen ein bestimmtes Maß unterschreiten, allein schon durch ihre Kleinheit und ein ungünstiges Verhältnis von Oberfläche zu Volumen in ihrem Leben bedroht sein können; vielleicht liegen bei meinen *Cladophora*-Zellen zuweilen ähnliche Fälle vor, d. h. solche, in welchen die abnorm große Oberfläche volumenarme Protoplastenteile bedroht.

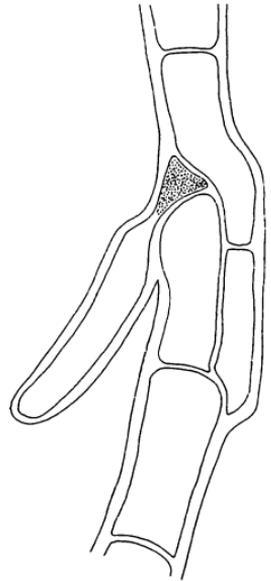


Abb. 6.

Bleiben die kleinen abgetrennten Zellen am Leben, so umhüllen sie sich und können sogar wachsen.

Wenn die basal wachsende Zelle in Richtung der Längsachse in der Mitte ihrer Nachbarin wächst, nimmt deren Lumenrest fingerhutähnliche Form an; wird die durchgewachsene Zelle der ganzen Länge nach durchbohrt, dann entstehen Hohlzylinderformen, wie sie auch von LEIB (1935) beschrieben worden sind.

Uns interessieren nur diejenigen sehr viel kleineren Einschlüsse, welche nicht mit irgendeiner Hohlform die Form der durch Wachstum verdrängten Zelle wiederholen, sondern nur einen Teil der ursprünglichen Zelloberfläche in Anspruch nehmen.

Sehr häufig findet man große oder kleine linsenförmige Gebilde, die durchschnittlich $45 \times 23 \mu$ im optischen Querschnitt messen; die größten waren etwa $85 \times 34 \mu$, die kleinsten 20μ lang und 11μ breit.

Nicht selten wird außer einer Linse ein noch mit dieser in Zusammenhang stehender schmaler bandförmiger Fortsatz abgetrennt.

Von Zellen spreche ich diesen Einschlüssen gegenüber mit um so besserem Recht, als ihre Plasmamassen nicht zwischen den Membranlamellen verschiedener Herkunft eingeschlossen bleiben, die beim Verdrängungswachstum einander nahegekommen sind, sondern mit einer neuen selbständigen Membran sich umgeben, die, wie wir später hören werden, zuweilen absonderliche Dicke erreichen kann.

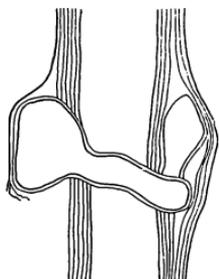


Abb. 7.

Die hier beschriebenen umhüteten Einschlüsse sind der Form nach denjenigen ähnlich, die beim fortschreitenden Dickenwachstum einer Zellmembran zwischen benachbarten Lamellen einer und derselben Zelle eingeschlossen werden können. Auch diese können sich mit dicken Membranen umgeben.

Sind die Einschlüsse klein, so gehen sie bald zugrunde — viele von ihnen sind vielleicht erst zwischen benachbarten Membranlamellen eingeschlossen worden, nachdem sie bereits gestorben waren. LEIB (1935) hat indessen gezeigt, daß nach Anätzung mit Bismarckbraun sehr große Plasmaportionen eingeschlossen werden und sich mit ansehnlich dicken eigenen Membranen umgeben können.

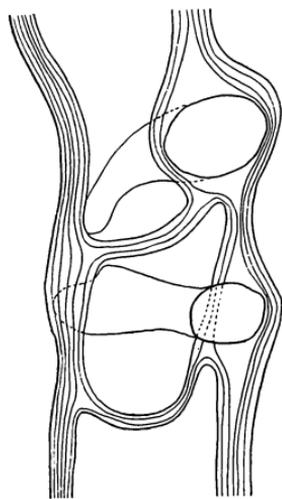


Abb. 8.

Die in der beschriebenen Weise entstandenen Zellenreste oder Restzellen sind wachstumsfähig. Sie wachsen als Ganzes, indem sie sich nach allen Richtungen des Raumes anscheinend ausdehnen — oder sie wachsen an nur einer Stelle derart, daß schlanke Äste von normalem Habitus aus ihnen hervorgehen.

Abb. 7 zeigt, wie das Wachstum der Zellenreste zur Sprengung der sie überkleidenden Membranlamellen führen kann. In Abb. 8 sind zwei Zellen dargestellt, deren Wachstumsveränderungen besonders gut zu beobachten waren, da ihre Nachbarschaft abgestorben und farblos geworden war; vielleicht hatte die Nekrose das Wachstum anregen helfen.

Durch Wachstum der Zellenreste wird ein weiterer Schritt ihres Schicksals vorbereitet: sie können in Freiheit gesetzt werden. Ihre Volumenzunahme führt zu einer Sprengung der sie überlagernden

Membranlamellen (Abb. 9), schließlich fallen sie ab — in diesem Sinne deute ich Bildungen wie die in Abb. 10 dargestellten: das Relief der Zellenoberfläche läßt keinen Zweifel darüber, daß an der Außenwand der normalen Zylinderzelle ein Körper gesessen hat, der in seiner Form etwa dem in Abb. 9 gezeigten entsprach.

Die Befreiung der eingeschlossenen lebenden Restzellen erinnert trotz wesentlichen Unterschieden an die Befreiung und Abstoßung der zwischen den Dickenwachstumslamellen einer Zellhaut gelegentlich eingeschlossenen toten Plasmareste (vgl. NĚMEC, 1899; LEIB, 1935): die sie überspannenden Lamellen werden zerstört und gelöst.

Schließlich können sich die Restzellen auch teilen; nicht nur die durch neues Wachstum aus ihnen hervorsprossenden Fäden, sondern auch sie selbst können Querwände bilden.

Die hier besprochene ungewöhnliche Entwicklungsweise und Gestaltung von Zellen haben in mehr als einer Beziehung Interesse für den Cytomorphologen.

* * *

Es ist ein überraschender Vorgang, daß durch das Wachstum einer Zelle eine benachbarte in zwei oder mehrere Teilstücke

zerlegt wird, die sich als lebens- und wachstumsfähig erweisen. Vorgänge solcher Art sind selbstverständlich nur bei vielkernigen Zellen zu erwarten; daß auch kernhaltige Teilstücke, die durch die Wachstumstätigkeit ihrer Nachbarschaft morphologische Selbständigkeit bekommen haben, durch innere Faktoren bedroht und zur Nekrose gebracht werden können, haben wir oben (vgl. Abb. 6) schon erörtert.

Ungewöhnlich an den beschriebenen Zellen ist nicht nur der Umstand, daß ihr Protoplast durch die lebendige und wachsende Nachbarschaft modelliert wird, sondern oftmals auch die Form selbst, zu der sie schließlich gelangen; das gilt in erster Linie und in besonders hohem Maße für die ringförmigen Zellen, die an *Cladophora* entstehen und uns im folgenden beschäftigen sollen.

Ringförmige Pflanzenzellen sind keine eben häufige Erscheinung. Immerhin läßt sich eine ganze Reihe von Beiträgen

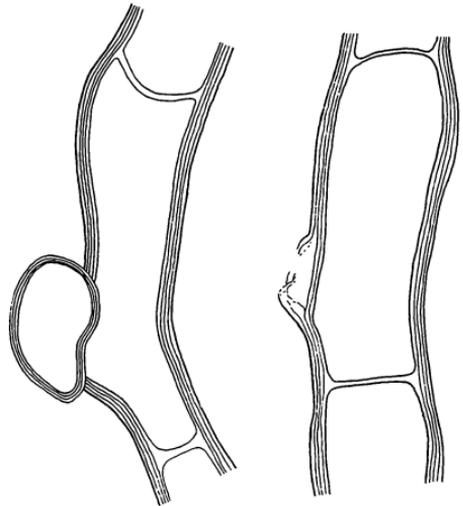


Abb. 9.

Abb. 10.

zur Kenntnis ringförmiger Zellen erbringen. Verschiedene Entwicklungswege führen zur Bildung von solchen. Zunächst können sie durch Fusion zustande kommen. Wenn Zellen sich in die Länge strecken und sich krümmen, sich mit ihren Enden berühren und an der Berührungsstelle schließlich verschmelzen, so resultieren ringförmige Zellen. Bei den Gymnoplasten dürfte ein solcher Prozeß wohl möglich sein. KÜSTER (1937) hat darüber berichtet, daß man die nackten Protoplasmakugeln der Fucuseier zu haken- und zangenartigen Gebilden deformieren kann, und in einer freundlichst gegebenen mündlichen Mitteilung hinzugefügt, daß man bei geeigneten Versuchsanstellungen die Spitzen der zangen- oder hakenartigen Gebilde zur Fusion bringen und eine ringförmige Zelle gewinnen kann. Um ganz ähnliche Vorgänge der Plasmafusion handelt es sich auch bei der Ausbildung des Saumes der Myxomycetenplasmodien, wenn diese bei ihrer Wanderung einen Fremdkörper umfließen und schließlich ganz und gar umfassen.

Bei den Dermatoplasten sind vergleichbare durch Wachstum bewirkte Vorgänge nicht nur vorstellbar, sondern auch wiederholt beobachtet worden. Ringförmige Zellen entstehen, wenn zwei Schließzellen an beiden Berührungsstellen die trennenden Wände auflösen. HABERLANDT (1886, 461) hat solche ringförmigen Gebilde für die Laubmooskapseln von *Funaria hygrometrica* beschrieben. Daß Ähnliches auch bei höheren Pflanzen vorkommt, geht z. B. aus manchen Mitteilungen über die Spaltöffnungen der Gallen hervor (KÜSTENMACHER, 1894, 181; KÜSTER, 1930, 69; vgl. auch GERTZ, 1919, 71). In Kallusbildungen entstehen zuweilen Tracheidengruppen von ringförmiger Gestalt; gar nicht selten tritt zwischen benachbarten trachealen Zellen Fusion ein, so daß aus der ringförmigen Gruppe eine ringförmige Zelle wird (KÜSTER, 1925, 92). Sehr mannigfaltige Bildungen treten nach TIMMEL (1927) im Wundgewebe der Taraxacumwurzel auf, wenn zwei nebeneinander liegende tracheale Zellen am oberen und unteren Ende miteinander fusionieren.

Ein zweiter Modus, der zur Bildung ringförmiger Zellen führen kann, wird besprochen, wenn aus einer Zelle von üblicher Form durch eine zylindrische Querwand ein Mittelstück herausgeschnitten wird, das von einer ringförmigen Nachbarzelle umgeben wird. Ringförmige Zellen dieser Art sind seit langem aus der Entwicklungsgeschichte der Farnantheridien bekannt (STRASBURGER, 1869—1870, 393; GOEBEL, 1915, 922). Allbekannt sind weiterhin die eigenartigen Spaltöffnungsapparate von Farnen (SADEBECK, 1902, 66).

Zu den ringförmigen darf man schließlich auch noch diejenigen abnormen Zellen rechnen, in welchen sich eine unvollkommen bleibende Querwand entwickelt derart, daß das Lumen der Zelle nicht halbiert, sondern durch eine in der Mitte aufgestellte „kulissenartige Lamelle“ in einen in sich geschlossenen Schlauch sich verwandelt (PEKAREK, Beobachtungen an *Allium*, 1938).

Noch ein dritter Modus kommt in Betracht. Wir wissen, daß Zellenkern und Plastiden zu flachen Gebilden sich ausbreiten, immer dünner werden und schließlich in der Mitte zerreißen können; so entstehen ringförmige oder bei Wiederholung des Zerreißungsprozesses netz- und gitterförmige Zellkerne und Plastiden (vgl. KÜSTER, 1935, 237). Ebenso verhält es sich bei der Bildung großer Plasmaplatten: die Plasmodien der Myxomyceten sehen wir in den älteren Zonen zerreißen, Foramina bilden und netzförmig werden (KÜSTER, 1935, 237).

Dasselbe läßt sich auch an einkernigen Zellen bescheidenen Umfanges erreichen. Man kann Fucoseier sich ausbreiten und durch einen Fremdkörper die Plasmamassen derart durchstoßen lassen, daß ringähnliche Bildungen entstehen — nach des Herrn Prof. Dr. KÜSTER freundlicher mündlicher Mitteilung.

Mit diesen Fällen nähern wir uns den Erscheinungen, von welchen in den nachfolgenden Zeilen die Rede sein soll. Es handelt sich bei der Deformation des Fucoseies und bei analogen Erscheinungen um eine Formgebung, bei welcher die Außenwelt modellierend wirkt und ringähnliche Formen einer Zelle ebenso leicht aufzuzwingen vermag, wie sie unter veränderten räumlichen Bedingungen auch jede andere Gestalt unserem lebendigen Objekt hätte geben können.

Überraschend mag es vielleicht sein, daß eine solche Modellierung und Produktion von ringähnlichen Zellenformen auch bei Dermatoplasten möglich ist, und unsere *Cladophora* es nicht eben selten zustande bringt. Die Entstehungsweise solcher Ringe ist die gleiche, die ich oben für die linsenförmigen Einschlüsse beschrieben habe. Es liegt nur hier der besondere Fall vor, daß die basal wachsende Zelle einen Halbring oder sogar einen geschlossenen Ring (Abb. 11) von der bedrängten Zelle abschnürt.

Von solchen durch basale Auswachsung einer Zelle abgeschnürten Halbringen sind diejenigen in der Aufsicht oftmals gleichfalls halbringförmig erscheinenden Bildungen zu unterscheiden, die ihre Entstehung dem oben beschriebenen schraubigen Wachstum der accessorischen Schläuche verdanken.

Die Häufigkeit der Ringe wechselt. In manchen Präparaten sind sie so zahlreich, daß man streckenweise einen Ring neben dem

nächsten findet, in anderen sind sie selten und vereinzelt, in den meisten fehlen sie ganz.

Auch bei der Durchsicht meines Helgoländer Herbariummaterials fand ich bei *Cladophora rupestris* eine solche Ringzelle, die besonders durch ihre zahlreichen Membranschichten, die einen schmalen Protoplastastreifen umgaben, auffiel. Einzelheiten waren bei dem getrockneten Material schwer zu erkennen; eingehender will ich die an lebendem Material gefundenen Ringe beschreiben.

Bleiben ringförmige Reste zwischen den Membranlamellen der ineinander sich schiebenden Zellen erhalten, so entstehen aus jenen alsbald Zellen, die sich untereinander hinsichtlich ihrer Proportionen wesentlich unterscheiden können: die Höhe des ringförmigen Protoplastagürtels wechselt (im Durchschnitt beträgt

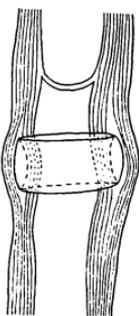


Abb. 11.

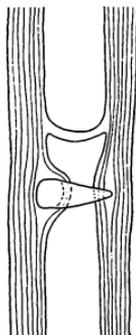


Abb. 12.

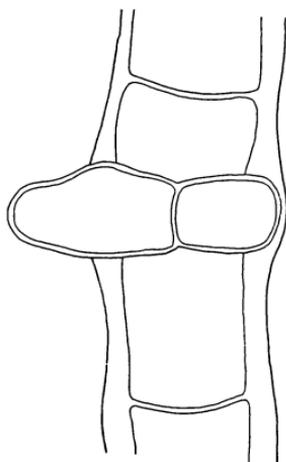


Abb. 13.

sie $30\ \mu$) ebenso wie seine Breite — manchmal sogar bei einem und demselben Ring (Abb. 12); ungefähr gleich bleibt überall der Radius des Ringes. Ihre größte Längsausdehnung haben die Ringzellen in der dem Umfang der Mutterzelle folgenden Kreislinie.

Läßt sich an Zellen, deren Form sich so wesentlich von der normalen unterscheidet, noch ein Oben und Unten oder eine mit der der normalen Zellen vergleichbare Polarität erkennen?

Ich habe keine Beobachtungen machen können, welche für die Unterscheidbarkeit eines oberen und unteren Pols sprächen; insbesondere habe ich an den Ringzellen keine Zweigbildung wahrnehmen können, die dem Verhalten der normalen Zellen entsprechend den oberen Rand des Ringes bevorzugt und damit an unserem Objekt einen oberen Zellenpol gegenüber einem unteren hätte kennzeichnen können. Wo Zweigbildung an den Ringen auftrat, erfolgte sie in der Mitte der Ringhöhe, und die Richtung, in der sich die Seitenäste ent-

wickelten, ließ keine akropetale Wendung erkennen, sondern stand senkrecht zur Höhengausdehnung des Ringes, d. h. zur Längsachse des Fadens (Abb. 13). Wo statt ringförmiger Restzellen rundliche Einschlüsse erhalten blieben und auswuchsen, entstanden nach oben und unten Zweige gleicher Qualitäten. Abb. 14 zeigt zwei solcher Restzellen, die ausgewachsen sind und Querwände gebildet haben. Die neu entstandenen Fäden weichen zunächst sehr stark von der Längsrichtung ab, umschlingen streckenweise — besonders im Anfang — die Zellen des Hauptfadens, um dann in annähernd paralleler Richtung dem Hauptfaden zu folgen.

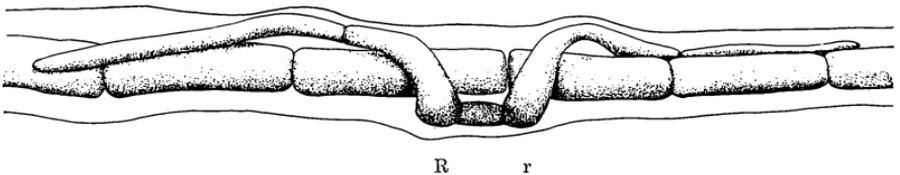


Abb. 14. R und r sind zwei unverbunden nebeneinander liegende Zellenreste von ursprünglich kurzer schlauchartiger Gestalt; sie liegen nahezu senkrecht zur Längsachse des Fadens. R ist an beiden Seiten ausgewachsen: nach links zu einem mehrzelligen Faden, nach rechts zu einem sehr viel kürzeren; r ist nur an einem Ende ausgewachsen. Die Spitze des kurzen Fadens, der von R ausgeht, liegt unter r und ist mit r nicht verbunden. Näheres im Text.

Wenn die Ringe dicht nebeneinander liegen — in einem Falle zählte ich drei mächtig entwickelte Ringe und neben ihnen eine vierte Restzelle, die nur an einer Flanke des Fadens sich entwickelt hatte —, so fällt ihre gradlinige Begrenzung auf, die in der Aufsicht des Systems wahrgenommen wird. Ich nehme an, daß in diesen Fällen die Ringe nicht unerheblich in Richtung der Fadenlängsachse gewachsen sind, bis sie sich berührten. Verdrängungswachstum, wie es an den normalen Zylinderzellen der *Cladophora*-Fäden sich abspielt, habe ich bei den Ringzellengruppen nicht wahrgenommen.

Die ringförmigen Zellen können sich teilen. Daß sie ihre Querwände in der Richtung des Radius des Ringes, also senkrecht zur größten Längsausdehnung der Zellen, bilden, ist nicht überraschend.

HOFMEISTER (1863, 272) hat die frühesten Erfahrungen über Zellteilung in Worte gefaßt: „Das Wachstum keiner Zelle nach einer bestimmten Richtung überschreitet eine gewisse, meist sehr eng bemessene Grenze, ohne daß eine Scheidewandbildung in der Zelle erfolgte. Die Stellung der neu entstehenden Scheidewand ist durch das vorausgegangene Wachstum der Zelle genau bestimmt: die teilende Wand steht ausnahmslos senkrecht zur Rich-

tung des stärksten vorausgegangenen Wachstums der Zelle. Wohl-gemerkt, nicht senkrecht zum größten Durchmesser der Zelle, der mit der Richtung des stärksten Wachstums nicht zusammenzufallen braucht und in sehr vielen Fällen in der Tat auch nicht mit ihr zusammenfällt.“

Daß auch ohne gleichzeitige Wachstumsleistungen der Zellen diese sich teilen und die Teilungsprodukte ihre größte Längsachse in verschiedenen Richtungen legen können, ist bekannt — es geschieht z. B. wenn aus Zellen, die sich ohne Wachstum vielfach „furchen“ (vgl. WINKLER, 1903, 98; HARTSEMA, 1924; KÜSTER, 1935, 540), Tochter- und Einzelzellen herausgeschnitten werden, deren längste Achsen in verschiedener Orientierung zueinander liegen; es ist ferner bekannt, daß auch in diesen Fällen, in welchen kein Wachstum im Spiele ist, die Proportionen der anisodiametrischen Zellen die Teilungsrichtung bestimmen. Im Falle unserer *Cladophora* liegen die Verhältnisse insofern noch einfacher, als hier nicht nur Wachstum, sondern auch Kernteilungen ausbleiben oder offenbar bedeutungslos sind für das Zustandekommen der im Innern einer Zelle sich vor der Teilung verwirklichenden und deren Teilungszustand beeinflussenden Umstände, so daß auch eine mit gerichteter Kernteilung ursächlich erklärbare Richtungsbestimmung der Wand (vgl. GIESENHAGEN, 1905) für unser Objekt nicht in Betracht kommt.

In den letzten Jahren ist wiederholt von der submikroskopischen Struktur die Rede gewesen, die wir für das Protoplasma lebendiger, wachsender und namentlich der beim Wachstum eine bestimmte Richtung bevorzugenden Zellen annehmen dürfen; man hat gefragt, ob die Orientierung der im Protoplasma liegenden Einschlüsse verschiedener Art, vielleicht Schlüsse auf eine submikroskopische Struktur des Protoplasmas zuläßt (CHADEFAUD, 1933, 1936; KÜSTER, 1935, 89 ff.). Längsorientierung dieser hypothetischen Struktur und Längsrichtung des Wachstums werden — so hat man angenommen — wahrscheinlich in enger Beziehung zueinander stehen.

Dürfen wir auch für die sehr langen Zellen der *Cladophora* eine longitudinal orientierte, submikroskopische Struktur annehmen? Oder sollen wir nach PETERSCHILKA lieber auf eine schraubige Struktur schließen (vgl. KÜSTER, 1935, 149; PETERSCHILKA, 1924; SCHUSSNIG, 1931)? Die netzartige Struktur und Anordnung der Plastiden bzw. „Pseudoplastiden“ (CHADEFAUD, 1936) macht es schwer, aus ihnen Schlüsse zu ziehen.

Gesetzt den Fall, daß wir für *Cladophora* eine longitudinale Struktur im Protoplasma annehmen dürfen, läge die Frage nahe, ob

auch in den von uns beschriebenen Zellenresten und Zellausschnitten dieselbe Struktur erhalten bleibt, und ob vielleicht hinsichtlich seiner submikroskopischen Struktur das Plasma unserer Ringzellen mit einem aus einem Holzzylinder geschnittenen, den Jahresringen einer Querscheibe des Holzes folgenden Ringe verglichen werden darf, deren Formgebung auf die Faserorientierung ohne Einfluß bleibt. Es wäre freilich möglich, daß bei der Modellierung der Protoplasma-ringe oder später unter dem Einfluß der neuen Form eine Umorientierung der Feinstruktur in den ringförmigen Zellausschnitten nicht ausbleibt, und daß dieser Umorientierung die Lage der in den Ringzellen neu entstehenden Querwände entspräche.

Gießen, Februar 1938.

Literaturverzeichnis.

- BRAND, F. (1902): Die *Cladophora*-Aegagropilen des Süßwassers. *Hedwigia* (Dresden) **41**, 34.
- CHADEFAUD, M. (1933): Existence d'une structure infravisible orientée du cytoplasme chez les algues. *C. r. Acad. Sci. Paris* **196**, 423.
- (1936): Le cytoplasme des algues vertes et des algues brunes. Ses éléments figurés et ses inclusions. *Rev. algol.* **8**, 5.
- FALKENBERG, P. (1901): Die Rhodomelaceen. *Fauna u. Flora des Golfes von Neapel* **26**, 32.
- GERTZ, O. (1919): Studier öfver klyf-öppningarnas morfologi etc. *Lunds Univ. Arsskr.*, N. F., Avd. II. **15**, Nr. 7.
- GIESENHAGEN, K. (1905): Studien über die Zellteilung im Pflanzenreich. Stuttgart.
- GOEBEL, K. (1915): *Organographie der Pflanzen* **2**. 2. Aufl. Jena.
- HABERLANDT, G. (1886): Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Laubmoose *Jb. Bot.* **17**, 359.
- HARTSEMA, A. M. (1924): Over het ontstaan van sekundaire meristemen op de bladeren van *Begonia rex*. *Diss. Utrecht*, auch *Rec. trav. bot. néerl.* **23**, 305 (1926).
- HOFMEISTER, W. (1863): Zusätze und Berichtigungen zu den 1851 veröffentlichten Untersuchungen der Entwicklung höherer Kryptogamen. *Jb. Bot.* **3**, 259.
- KÜSTENMACHER, M. (1894): Beiträge zur Kenntnis der Gallenbildungen mit Berücksichtigung der Gerbstoffe. *Jb. Bot.* **26**, 82.
- KÜSTER, E. (1925): *Pathologische Pflanzenanatomie*. 3. Aufl. Jena.
- (1930): *Anatomie der Gallen*. *Linsbauers Handb. d. Pflanzenanat.*, Lief. 26. Berlin.
- (1935): *Die Pflanzenzelle*. Jena.
- (1937): Normale und abnorme Keimungen bei *Fucus*. *Ber. dtsh. bot. Ges.* **55**, 598.
- KÜTZING, F. (1853): *Tabulae Phycologicae* **4**. Nordhausen.
- LEIB, E. (1935): Beiträge zur Physiologie und Pathologie der *Cladophora*-zelle. *Wiss. Meeresuntersuchungen*, N. F., Abt. Helgoland **19**.
- NĚMEC, B. (1899): Über Ausgabe ungelöster Körper in hautumkleideten Zellen. *Sitzgsber. k. böhm. Ges. Wiss., math.-naturwiss. Kl.*, Prag, Nov.

- NOLL, F. (1900): Über den bestimmenden Einfluß von Wurzelkrümmungen auf Entstehung und Anordnung der Seitenwurzeln. Landw. Jb. **29**, 361.
- NORDHAUSEN, E. (1900): Über basale Zweigverwachsungen bei Cladophora und über die Verzweigungswinkel einiger monosiphoner Algen. Jb. Bot. **35**, 366.
- OLTMANN, F. (1889): Beiträge zur Kenntnis der Fucaceen. Bibliotheca botan. **14**.
- PASCHER, A. & J. PETROVÁ (1931): Über Porenapparate und Bewegung bei einer neuen Bangiale (*Chroothoece mobilis*). Arch. Protistenkunde **74**, 490.
- PEKAREK, J. (1938): Über unvollständige Membranbildungen. Protoplasma (Berl.) **29**, 116.
- PETERSCHILKA, FR. (1924): Über die Kernteilung und die Vielkernigkeit usw. bei *Rhizoclonium hieroglyphicum* Kütz. Arch. Protistenkunde **47**, 325.
- REINKE, J. (1903): Studien zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Laminariaceen. Kiel.
- SADEBECK, R. (1902): Pteridophyta. Die natürlichen Pflanzenfamilien, 1. Teil, Abt. 4, 1.
- SCHUSSNIG, BR. (1931): Die somatische und heterotype Kernteilung bei Cladophora *Subriana* Kütz. Planta (Berl.) **13**, 474.
- STRASBURGER, E. (1869—1870): Die Befruchtung bei den Farnkräutern. Jb. Bot. **7**, 391.
- TIMMEL, H. (1927): Über die Bildung anomaler Tracheiden im Phloem. Flora (Jena) **122**, 203.
- WILLE, N. (1887): Algologische Mitteilungen. Jb. Bot. **18**, 425.
- (1897): Cladophoraceae. Die natürlichen Pflanzenfamilien, 1. Teil, Abt. 2, 114.
- WINKLER, H. (1903): Über regenerative Sproßbildung auf den Blättern von *Torenia asiatica* L. Ber. dtsch. bot. Ges. **21**, 96.
-

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1938

Band/Volume: [91_1938](#)

Autor(en)/Author(s): Schorr L.

Artikel/Article: [Verdrängungswachstum, polysiphoner Bau und ringförmige Zellen bei Cladophora. 222-236](#)