

Über die Kernteilung und die Vielkernigkeit und über die Beziehungen zwischen Epiphytismus und Kernzahl bei *Rhizoclonium hieroglyphicum* Kütz.

(Zur Cytologie der Chlorophyten. III.)

Von

Franz Peterschilka.

(Hierzu Tafel 13 und 5 Textfiguren.)

Die formenreiche, untersuchte Alge gehört zu den cytologisch wenig bekannten Arten der Cladophoraceen und kommt im Süßwasser ziemlich häufig vor. Die einzelnen Angaben über einen primitiven Bau und primitive Teilung des Kerns (CARTER u. NĚMEC bei *Cladophora*, centriolartige Gebilde bei *Rhizoclonium* nach WILLE (1887)) u. a. veranlaßten nachstehende Untersuchung.

Das Material lieferten der Elodea-Tümpel unseres botanischen Gartens und das große Wasserbecken des Baumgartens bei Prag. Beide Standorte zeigten eine völlig unverzweigte, nicht gebogene, rhizoidlose Form, deren Fäden meist $22,5 \mu$ dick und mehrere Zentimeter bis $\frac{1}{2}$ m lang sind und saftgrüne, freischwimmende Watten bilden.

Die Membran ist meist 2μ dick und zeigt nach Färbung mit Neutralrot (3 Tropfen 2proz. wässriger Lösung auf ein Uhrglas) deutlich 3 Schichten, also denselben Bau wie die von *Cladophora*. Die äußerste Schichte, die den ganzen Faden entlang zieht, hebt sich nach Zusatz von wässrigem Jodjodkalium stellenweise von

ihrer Unterlage ab, wobei zwischen ihr und der darauffolgenden zweiten Schichte Bläschen oder Tröpfchen auftreten, die auf einen Lösungsprozeß schließen lassen. Dieser Konnex muß an den Quermembranen größer sein, da sie sich dort nur selten ablöst. Auf diese Cuticula oder Decklamelle folgt eine wenigstens zwei Zellen umfassende mittlere Schichte, die der dritten und eigentlichen Zellschichte aufliegt. Häufig treten zwischen der mittleren und inneren Schichte, und zwar in der mittleren entstehend, kleine rundliche Gebilde auf, die, die Zellschichte vor sich herschiebend, eine ringförmige Querwandbildung inaugrieren. Über diese in den Zellen oft zu mehreren auftretenden Membrangebilde bin ich mir noch nicht klar. Sie scheinen in einigen Fällen Bedeutung für die kausale Erklärung der Entstehung von vielkernigen Zellen zu erlangen.

Längs der Innenseite der Membran verläuft ein Protoplasma-belag, der den Chromatophor (Taf. 13 Fig. 1) umhüllt. Dieser ist ein wandständiger, mehrfach durchbrochener Cylindermantel, in dem je nach der Zellgröße zahlreiche (5—50) Pyrenoide dispers verteilt sind und ähnelt sehr dem von *Cladophora*, wie ihn SCHMITZ (1882) zeichnete. Während der Chromatophor in jugendlichen Zellen fast zusammenhängend ist, tritt mit einer Streckung beim Wachstum in älteren Zellen an ihm eine mehrfache Zerklüftung auf, wobei zu beobachten ist, daß die Pyrenoide den Knotenpunkt der dabei entstehenden Netzmaschen bilden. Stränge des Chromatophors durchsetzen auch das Zellinnere (Fig. 20, 21) und führen hier größere Pyrenoide, eine Tatsache, die schon CARTER feststellte und mit der hier gegebenen größeren Ausdehnungsmöglichkeit zu erklären sucht.

Der Innenseite des Chromatophors liegen, umgeben von Protoplasma, ein bis mehrere Kerne in regelmäßigen Abständen an. Schon bei Zusatz von Jodjodkalium sind sie als hellgelbe Kugeln mit Membran, Chromatingerüst und einem meist exzentrisch gelegenen Nucleolus sichtbar. Diese Lage der Kerne ist die normale. SCHMITZ, der Entdecker der Vielkernigkeit bei den Siphonocladialen, sah sie niemals im Zellumen liegen, während CARTER sie auch dort fand. Letztere Angabe erklärt sich wohl damit, daß, wie später noch gezeigt werden wird, die Kernlage nicht fixiert ist und daß insbesondere bei der Mitose die Kerne durch das Zellumen wandern und dabei vorübergehend im Innern suspendiert sein können. Nach CARTER wären die Kerne auch in den Chromatophor bei *Cladophora* und *Chaetomorpha* eingesenkt, was ich aber bei *Rhizochloium* nicht fand.

Methode.

Für die cytologische Untersuchung wurde Material am Standorte in Zwischenräumen von 2 Stunden am Tage und 1 Stunde bei Nacht mit 1,5proz. Chromessigsäure 24 Stunden lang fixiert und mit modifizierten WEIGERT-¹⁾ und HEIDENHAIN-Hämatoxylin gefärbt. Schnitte wurden nach Chloroform-Paraffineinbettung mit Safranin-Lichtgrün und Hämatoxylin-Eosin tingiert.

Es wurden auch Rohkulturen angelegt, die die Freikulturen von BRAND (1898) nicht nötig machten. Anfangs wurde hierzu noch Wasser vom Standorte verwendet, später aber die Kultur ausschließlich mit Leitungswasser gespeist, ohne daß sie sichtliche Störungen erlitt. Die Alge vegetierte sogar den Winter über, ohne irgendwelche Erschöpfungen zu zeigen. Schwärmer wurden nicht gebildet.

Kern und Kernteilung.

Der Ruhekern (Taf. 13 Fig. 2) weicht in seinem Bau von dem der höheren Chlorophyceen (*Oedogonium*, *Draparnaldia*, *Stigeoclonium* u. a.) nicht ab. Er ist kugelig bis linsenförmig, nur in seltenen Fällen besitzt er abnorme, länglich-elliptische, spindelförmige und dreieckige Gestalt (Fig. 3). Diese abnormen Kerne besaßen fast nie einen Nucleolus, eine Tatsache, die nicht allein auf Metabolie und Polymorphie des Kernes, sondern in erster Linie auf Giftwirkung zurückzuführen ist; die augenscheinliche Hypertrophie des Kernes im Zusammenhange mit dem Nucleolusschwund weisen darauf hin. Daß diese Alge besonders empfindlich ist gegen fremde Stoffe, wird weiter unten noch dargelegt werden.

Gegen das Plasma ist der Kern durch eine deutliche Membran abgegrenzt. Sein Durchmesser beträgt 4,5—6 μ . Das Chromatingerüst ist gut entwickelt und scheint oft spiralgig um den Nucleolus angeordnet zu sein. Diese Anordnung, die auch in anderen Algenkernen gefunden wurde, dürfte nicht immer ein Übergangsstadium zur Prophase sein. Der Nucleolus besitzt runde bis längliche Gestalt und ist je nach Färbungsmethode chromatischer als das Chromatin. Sein Durchmesser beträgt 1,5 μ . In seltenen Fällen wiesen Kerne zwei kleinere Nucleolen auf, jedoch waren solche Kerne nicht größer als die anderen Kerne derselben Zelle. Bei der Kernteilung schwindet der Nucleolus.

CARTER'S Angaben, das Kernnetzwerk enthalte praktisch gar kein Chromatin, ist mir völlig unverständlich. Gerade die Kerne

¹⁾ Siehe Arch. f. Protistenk. Bd. 45 p. 153.

der Siphonocladialen, die ich nicht nur bei *Rhizoclonium*, sondern auch bei *Cladophora* und *Chaetomorpha* zu studieren Gelegenheit hatte, sind Typen von „normal“ gebauten Kernen mit ausgesprochenem Chromatingerüst, aus dem die Chromosomen gebildet werden. Für den Nucleolus mit CARTER das Wort Caryosom anzuwenden, ist irreführend, außerdem sollen sie nach dieser Autorin in Ein- oder Mehrzahl vorkommen. Diese Gebilde sind bei *Rhizoclonium* echte Nucleolen. Nur bei einer *Cladophora glomerata* gelang mir eine teilweise Bestätigung der NĚMEC'schen Angabe über die Persistenz des Nucleolus, die äußerlich auf eine Caryosomnatur schließen lassen würde. Letzterer Teilungstypus ist jedoch keineswegs immer vorhanden, sondern es löst sich auch bei *Cladophora* in ein und derselben Zelle der Nucleolus während der Teilung des Kernes auf. Es hängt dies sicherlich mit der Dauer der Kernteilung zusammen; erfolgt diese bei üppiger Vegetation sehr rasch, so ist der Nucleolus persistent, bei längerer Dauer verschwindet er ganz. Von Interesse ist die nicht gerade selten zu beobachtende selbständige Teilung des Nucleolus innerhalb des Ruhekernes bei *Cladophora*; er streckt sich in die Länge und teilt sich biskuitförmig in zwei Tochter-nucleolen, die noch durch einen Faserschlauch verbunden sind. Es scheint, als hätte der Nucleolus seine „Reife“ noch vor der des Chromatins erreicht. Die innige Wechselwirkung zwischen den Substanzen des Kernes, die in der Annahme einer Hormonenwirkung bei der chemischen Umwandlung dieser Stoffe einen Ausdruck findet, ist daraus ersichtlich, daß sich solche Kerne mit selbständig sich teilendem Nucleolus vorübergehend etwas einschnüren, als ob sie sich zu einer direkten Teilung anschicken wollten. Es wäre nicht ausgeschlossen, daß dann erst die Chromosomendifferenzierung folgt und es so kommt, daß in vielen Teilungsbildern keine Nucleodesmose eines persistenten Nucleolus sichtbar wäre. Diese Erklärung ist aber in den allerwenigsten Fällen zutreffend; in vielen Bildern war bestimmt kein Nucleolus mehr auf dem Spindelstadium vorhanden, so daß die Befunde von NĚMEC nicht verallgemeinert werden dürfen.¹⁾ Nach CARTER, die übrigens die NĚMEC'sche Arbeit nicht kannte, schwinden die Nucleolen bei allen *Cladophoraceen* gänzlich.

Sich zur Teilung anschickende Kerne (Fig. 4—6) färben sich intensiver und nehmen unter Oberflächenvergrößerung sehr bald eine längliche Gestalt an (7—9 μ). Die spiralgige Anordnung des

¹⁾ Auf die soeben erschienene Arbeit B. SCHUSSNIG's: Die Kernteilung bei *Cladophora glomerata*, Österr. bot. Zeitschr. 1923, die viel Neues bringt, kann ich hier nicht mehr eingehen.

Kerngerüsts wird deutlicher, die Chromatinpartikelchen verschmelzen und so entsteht ein ausgesprochenes Spirem (Fig. 6), in dessen Band die Chromatinmasse gleichmäßig verteilt zu werden scheint. Der Nucleolus löst sich, bevor noch alle seitlichen Brücken des Gerüsts verschwunden sind. Seine Chromasie läßt schon bei den ersten Anzeichen der Teilung nach, er wird unregelmäßig und wird nach und nach abgebaut. Das Spirem zeigt im weiteren Verlaufe an einigen Stellen Verdickungen, die immer mehr wachsen, bis schließlich eine größere Anzahl von Chromatinballen resultieren. Es scheint, als ob eine Zeitlang 18 Körper gebildet würden, die ich zuerst als „Prochromosomen“ ansah. Im weiteren Verlaufe resultierten aber stets ca. 30 Chromosomen, so daß diese Gebilde sich wieder geteilt und umgeformt haben mußten. Der Kern besitzt auf diesem Stadium nierenförmige Gestalt (Fig. 8), was nach HEUSER'S Beobachtungen an höheren Pflanzen auf polarer Depression beruht, die entsteht, weil die wandständigen Segmente der Anlage den zentralen in ihrer Bewegung vorausziehen und freiliegen. Ob auch hier die exzentrische Lage des Kernkörperchens das Polfeld bestimmt, wie STRASBURGER (1888) meint, ist nicht mit Sicherheit nachweisbar, jedoch ist mit einiger Wahrscheinlichkeit zu sagen, daß die spiralige Anordnung des Netzes um den Nucleolus wohl auf der Konstanz des Polfeldes beruht und die Spirembildung ins Werk setzt.

Die Chromosomen ordnen sich zum sehr selten auffindbaren Aster (Fig. 12) und teilen sich längs. Die Membran bleibt erhalten. Es entstehen im Kern Spindelfasern und häufig sammelt sich färbbare Substanz gegen die Pole zu an. Von Centriolen, wie sie WILLE für *Rhizoclonium riparium* als möglich und FAIRSCHILD für *Valonia* als tatsächlich angibt, ist nichts zu bemerken. Die Spindel ist auch nicht spitz. Die Chromosomen rücken gegen die Pole auseinander und dehnen die Kernmembran zu einem längeren oder kürzeren Schlauch aus, in dessen Innern noch fein punktierte Fasern sichtbar sind (Fig. 9—16). Dieser Verbindungsschlauch verläuft niemals parallel der Längsachse der Zelle, sondern der eine Tochterkern wandert selbst in einkernigen Zellen durch das Zellumen auf die entgegengesetzte Seite (Fig. 19, 30), wobei aber nicht immer der Verlauf der Protoplasmastränge das richtunggebende Moment sein muß. Diese Repulsion der Tochterkerne erfolgt gesetzmäßig und richtet sich in erster Linie nach der Lage des Polfeldes, das während des ganzen Kernteilungsverlaufes fixiert vorhanden zu sein scheint; denn die Richtung des Schlauches ist den Spiremwindungen parallel, d. h. der nierenförmige Kern, der seine Gestalt durch Streckung in

der zum Polfeld normalen Achse erhalten hatte, ändert nach Ausbildung des Spirems seine Streckungstendenz normal zur ersten. Die Lage des Polfeldes zeigt die mittelste (äquatoriale) Spiremwindung an. Nach Ausbildung der Chromosomen hat sich bereits dem ersten gegenüber ein zweites Feld individualisiert und die Pole der gestreckten Spindel repräsentieren auch die beiden Polfelder. Auf sie ziehen sich die Chromosomen zurück und wiederum ist zu bemerken, daß sich das Tochterkernspirem wie früher das Mutterkernspirem von der Mitte aus bildet und die äquatoriale Windung als erste angelegt wird (Fig. 13). Bei langem Kernschlauch ist dabei gut zu sehen, daß die Spirembildung im repulsierten Tochterkern später einsetzt als im repulsierten, so daß man also allgemein sagen kann, daß in diesen polyenergiden Zellen niemals gleichalterige Kerne; nicht einmal gleichwertige Tochterkerne vorkommen können. Dieser Umstand scheint für die Teilungsfolge, die sicherlich von vielen komplizierten Bedingungen abhängt, nicht ohne Bedeutung zu sein. Aber noch eine wichtige Tatsache kann man von den Teilungsbildern ablesen. Es zeigt sich eindeutig bei der Spirembildung, daß man die Tochterkerne nie von derselben Seite sieht; den einen von der Seite, den anderen von oben oder unten, auch wenn beide in derselben Einstellungsebene liegen. Öfters ist auch der Kernschlauch wie nach einer Windung gefaltet. Die beiden Kerne haben also eine Wendung durchgemacht, insbesondere der repulsierte bei seiner Verschiebung (Fig. 13). Mit dieser größeren oder kleineren Wendung wurde aber auch das Polfeld aus seiner Richtungslage gebracht und so kommt es, daß diese Kerne sich niemals wieder in genau derselben Richtung, aus der sie kamen oder in die sie repulsierten, teilen können. Dieser Umstand scheint in erster Linie eine disperse Verteilung der Kerne in der Zelle zu gewährleisten, die auffallend gesetzmäßige Anordnung der Kerne an der Innenseite des Chlorophors folgt aber sicherlich noch anderen Gesetzen, besonders wohl physiologischem Bedürfnis. Auf diese Verteilung wird weiter unten noch eingegangen werden.

Die Einwände, die auf Grund von Untersuchungen an höheren Pflanzen gegen das Vorhandensein von Polfeldern gemacht wurden (S. TRISHLER), sind für die Algen nicht stichhaltig, wofür vorläufig folgendes angeführt sein mag: Bei den Chlorophyceen tritt sowohl bei der Teilung als auch bei der Keimung nicht nur eine Polarität des Kernes, sondern auch der ganzen Zelle als Richtungsfaktor in Erscheinung. Am ausgeprägtesten ist sie bei Flagellaten und

Schwärmern, was hier durch das Vorhandensein von lokomotorischen Komponenten leicht verständlich wird. Die Polarität findet sich auch bei monergiden, fädigen Chlorophyceen wieder, wie mir schon vor 4 Jahren an *Ulothrix* abzulesen gelang. Bei den polyenergiden, wie z. B. bei *Rhizoclonium*, ist der Zusammenhang zwischen Kern- und Zellpolarität geschwunden, da selbst in einkernigen Zellen der Diaster sowohl zur Längs- als auch zur Querachse schief steht (s. S. 334). Im Schwärmer muß er wieder gegeben sein, was uns *Cladophora* zeigen kann, obwohl ich bei den Schwärmern dieser Art und auch bei *Chaetomorpha* keinen Unterschied im Bau der Zellkerne gegenüber den Schwärmerkernen finden konnte, was meine Vermutung, hier den primitiven Flagellatenkern mit Caryosom, farbloser Kernsaftzone und Centriol wiederzufinden, entkräftete. Es wäre auch möglich, daß die Schwärmer der Siphonocladialen den Typus der Caryosomkerne mit generativem Außenkern repräsentierten, worüber Untersuchungen bereit sind. Bei unserem *Rhizoclonium* ist ein Vorkommen von Schwärmern noch fraglich; wo solche gemeldet wurden, kann es sich um *Cladophora* handeln, wie ja die Abgrenzung dieser Gattung gegen *Cladophora* in manchen Fällen sehr schwierig ist. Bei anderen Arten wurden gelegentlich Schwärmer gesehen.

Mag der Verlust des Zusammenwirkens zwischen Kern- und Zellpolarität kurz nach der Keimung, also bei Erreichen der Vielkernigkeit, für die Siphonocladiales charakteristisch sein, so kann ich als bestes Beispiel für die Beibehaltung bei monergiden Chlorophyceen *Ulothrix* anführen. Bei fast 5jährigem Studium dieser Alge gewann ich immer mehr den Eindruck, daß es sich hier um eine Fadenform handle, die mit anderen Fadenalgen nur den „Faden“ als gemeinsames Merkmal besitze, sonst aber wohl unter allen fädigen Chlorophyceen den innigsten Zusammenhang mit den grünen Flagellaten resp. Protococcalen aufweise: sie ist sozusagen eine Kolonie von „eingesperreten“ Flagellaten (OLTMÄNN'S) in fortgeschrittener, fädiger Form, bei der die Einzelindividuen entsprechend umgebildet sind, was schon GOEBEL vermutete. In einer Arbeit ¹⁾ vom August 1921 schrieb ich: „Der Begriff „fädige Kolonie“ beinhaltet also für beide (sc. *Ulothrix* und *Mougeotia*) bloß ein äußerliches Merkmal, der innere Zusammenhang dürfte durch die Entwicklung gegeben sein.“ Im Zu-

¹⁾ „Über die vegetative und propagative Kernteilung von *Ulothrix zonata* KÜTZ.“ Die Arbeit wird 1924 erscheinen.

sammenhänge mit den Flagellaten wird die Polarität hier durch das Vorhandensein von einem Centriol im Kern dokumentiert. Für die Polaritätsfrage — erst das Studium an diesem Objekte und an *Rhizoclonium* brachte mich auf das Vorhandensein einer bis dahin als widerlegt geltenden Polarität — ist weiter das Verhalten der Teilungsprodukte der *Ulothrix*-Zelle wichtig. War schon ein Schwanken der Spindel um die Teilungsachse zu bemerken, so wichen die Tochterkerne vorherrschend schief auseinander, wobei sich der gesamte Zellinhalt, also die beiden Teilungsprodukte, drehte. Der Chlorophor schien sich unter Abrundung der Ecken etwas kontrahiert zu haben. Niemals hatte ich solche Drehungen bei *Rhizoclonium*, *Cladophora* und *Mougeotia* gesehen, wenn auch bei ersterem Objekte die schiefe Spindel oder besser der schiefe Spindelschlauch in einkernigen Zellen besonders eindringlich zur Erklärung mahnte. Hier (*Rhizoclonium*) führte mich der nierenförmige Prophasekern, der in der Literatur als Charakteristikum für polige Kerne angeführt wurde, auf die alte Lehre, die mir das Verständnis vieler Vorgänge ungemein erleichterte.

Für *Ulothrix* war die Polarität erst nach den cytologischen Funden gegeben. Sie tritt am besten bei der Schwärmerbildung und Keimung in Erscheinung. Abgesehen davon, daß die Abstoßung des Basalkornes I. Ordnung vom Centriol bei zwei Teilungsprodukten nach einer Richtung erfolgt und zwar von einem Spindelcentriol früher als vom anderen, wodurch etwas ungleichaltrige Schwärmer entstehen, haben die Macrozoosporen eine andere Keimungsweise als die Microzoosporen, wie schon KLEBS berichtete: Die letzteren keimen, indem sie sich mit dem Geißelpole festsetzen, die ersteren dagegen mit der Seite — für die Polaritätsfrage äußerst wichtige Momente. Ich führe aus meiner genannten Arbeit nur folgendes an: „Der Schwärmer legt sich mit seiner Längsachse parallel an das Substrat und wölbt sich in entgegengesetzter Richtung vor. Geschieht keine Umlagerung der Polarität der Zelle, so teilt sich der Schwärmer längs, um einen Faden bilden zu können. Die Längsachse des Fadens wäre dann die Verlängerung der Querachse des Schwärmers. Nach KLEBS' Beschreibung scheint aber eine Umlagerung (Stigmawanderung!) analog der Kerndrehung bei *Oxyrrhis* u. a. stattzufinden, so daß die Längsachse des Fadens der Längsachse der Mutterzelle entspricht. Anschaulicher wird dies, wenn wir uns beim Keimungsprozeß eine Drehung der Spindel um 90° vorstellen. Diese gänzlich hypothetische Annahme einer Drehspindel für die wohl stattfindende Kerndrehung gestattet auch, die Keimungsweise der Microzoosporen zu verstehen, wo eben von vorn-

herein die Polarität in dieser Richtung gegeben zu sein scheint. Da die Macrozoosporen den ursprünglichen Typus darstellen (PASCHER, OLTMANN) und den vermutlichen Vorläufern von *Ulothrix* noch am ähnlichsten sind (HEERING), können wir weiter annehmen, daß die ursprüngliche Längsteilung der Vorfahren sich allmählich in Querteilung umgewandelt hat und fix erreicht wurde bei der Umwandlung der 4geißeligen in 2geißelige Schwärmer.“

Mit diesen Darlegungen hoffe ich vorläufig meine Annahmen bezüglich der Polarität genügend gerechtfertigt zu haben.¹⁾

Nach dieser Abschweifung kehren wir zu *Rhizoclonium* zurück. Ist der Verbindungsschlauch, den schon SCHMITZ bei *Valonia*, *Siphonocladus* u. a. beschreibt, kurz, so ziehen sich bei der Teilung die Hälften — wie bei 2 Tropfen — auf die Tochterkerne zurück (Fig. 7, 10) und geben so die neue Membran ab, während bei längerer Bildung die Tochterkerne nur den näheren Teil an sich ziehen und der Rest der Mitte resorbiert wird. Daraus erklären sich die Divergenzen zwischen SCHMITZ und FAIRSCHILD bezüglich *Valonia*; der erstere gibt an, daß der Schlauch in jedem Falle resorbiert werde, während FAIRSCHILD eine Resorption überhaupt in Abrede stellt.

Der Nucleolus tritt in den Tochterkernen wieder auf, sobald der rückläufige Prozeß bis zur Ausbildung des Reticulums gelangt ist. Er liegt exzentrisch und dem Polfeld genähert. Die jungen Kerne erreichen sehr bald die Größe des Ruhekernes und ordnen sich ganz in das „Kernverteilungsnetz“ innerhalb der Zelle ein. Dieses Netz ist keineswegs starr über den Chlorophor ausgebreitet, sondern verschiebt sich bei Anreicherung von Zellkernen in bestimmtem Sinne, wodurch wiederum ein gleichmäßiger Abstand der Kerne voneinander erreicht wird.

Die Zellteilung ist nur bei einkernigen Zellen mit der Kernteilung gekoppelt, während ihre Auslösung bei mehrkernigen nicht mehr direkt mit der Kernvermehrung in Verbindung zu bringen ist. Die neue Querwand bildet sich fast ausnahmslos in der Mitte der Zelle, die sie normalerweise senkrecht zur Längsachse durchschnürt. Hin und wieder wird sie auch etwas schief angelegt. In einigen Fällen (wohl pathologischen oder hervorgerufen durch die eingangs erwähnten Membrangebilde) können auch in Zellen mit besonders vielen Kernen an mehreren Stellen zugleich Ringbildungen auftreten, unter denen aber die mittlere sich am schnellsten entwickelt, da

¹⁾ W. ZIMMERMANN hat inzwischen durch seine Arbeit: Neue einzellige Helgoländer Meeresalgen, Ber. d. d. bot. Ges. Bd. 41 1923, an anderen Objekten die Bedeutung der Polarität für die phylogenetische Auswertung gezeigt.

sie im optischen Querschnitt meist doppelseitig und nicht wie die anderen einseitig angelegt wird. Letztere werden dann rückgebildet. Der Zellteilungsprozeß verläuft wie bei *Cladophora*, wo er besonders von STRASBURGER und BRAND eingehend verfolgt wurde, so daß es sich hier erübrigt, nochmals darauf einzugehen.

Das „Prinzip der rechtwinkligen Schneidung“ wird offensichtlich bei der Teilung der einkernigen Zelle durchbrochen. Der Kern liegt auch hier dem Chlorophor an und bei der Kernteilung wird der eine Tochterkern in schräger Richtung an die gegenüberliegende Chlorophorenwand repulsiert, so daß der Kernschlauch sowohl zur Längsachse als auch zur Querachse der Zelle schief verläuft. Trotzdem erfolgt die Querwandbildung senkrecht auf die Längsachse der Zelle zu und zerschnürt sozusagen die Spindel schief. Die Tochterkerne sind aber bereits frei, bevor noch die neue Querwand den Kernschlauch berühren könnte. Man sieht also schon hier das selbständige Mitwirken eines Faktors in Zellmembranwachstum, der auf dieser primären Stufe der Vielkernigkeit noch von den Teilungsfaktoren des Kernes ausgelöst wird, da die Membran während des Prophasestadiums des Kernes bereits eine seichte Einschnürung senkrecht zur Zellachse aufweist. Die schiefe Teilungsrichtung resp. die Ausbildung eines Kernschlauches scheint bei *Rhizoclonium* das erste äußerliche Moment zur Entstehung der Vielkernbildung und deren Ermöglichung gewesen zu sein, denn auch aus einkernigen Zellen können neben anderen Faktoren schon durch rasche Kernteilungen allein 2, 3 bis 4 kernige Zellen entstehen. Die Kernspindeln haben eben nur sehr kurze Dauer, und da wir von chemischen Vorgängen bei diesen Prozessen noch gar nichts wissen, dürfte die Denkmöglichkeit: der Teilungsfaktor der Zelle habe sich besonders in der Mitte der Zellwand lokalisiert — wofür auch weiter unten stehende Befunde sprechen —, wo auch das intensivste Längenwachstum stattfindet, nicht abzuweisen sein, daß mit einem Herausrücken aus seiner Wirkungssphäre die Kernteilungsfaktoren eine ziemliche Selbständigkeit erfahren haben. Dieses Herausrücken wird eben durch die Schlauchbildung und rasche Teilung ermöglicht.

Der Kern in den monergiden Zellen hat dieselbe Größe wie die anderen in den vielkernigen Zellen und liegt in der Mitte der Zelle der einen Wand des Chlorophors an, er ist also, wie man nach verschiedenen Angaben glauben sollte, nicht größer, sondern absolut gleich; nur im Verhältnis zum Volum seiner Zelle ist er relativ größer.

In zweikernigen Zellen (Fig. 25) lassen die Kerne zwischen sich einen Abstand frei, der größer ist als ihre Entfernung von

der Querwand. Sobald dieser ein Maximum überschritten hat, teilen sich entweder beide Kerne fast gleichzeitig und die Zellteilung erfolgt darauf in der Mitte der Zelle oder es teilt sich ein Kern früher und dann kann es, wenn auch selten, vorkommen, daß die Zellteilung diesem genähert erfolgt (Fig. 23). Dieser Vorgang wurde einige Male in besonders langen zweikernigen Zellen beobachtet, also besteht auch hier immer noch eine gewisse gegenseitige Wechselwirkung zwischen Kern-, Plasma- und Membranchemismus. Von diesen zwei Kernen liegt der eine der oberen, der andere der unteren Innenseite des Chlorophors an, und zwar entspricht ihre optische Verbindungslinie der Längsachse der Zelle.

Kernzahl und Kernverteilung.

Was die Zahl der Zellkerne (Fig. 22—31) in einer Zelle anbelangt, so herrschten darüber bis vor kurzem noch irrige Meinungen. In einer Zeit, wo mir die Arbeit Miß CARTER'S noch nicht zur Verfügung stand, habe ich bereits diese Frage in meinem ersten Manuskripte, dessen Hauptzüge von Prof. PASCHER damals in die Süßwasserflora übernommen wurde, in einer Tabelle dargelegt. Für vorliegende Arbeit wurde eine weitere Tabelle hergestellt, die hier angeschlossen ist.¹⁾ Es wurden möglichst lange Fäden ausgewählt.

Im allgemeinen ist die Zahl der Zellkerne variabel, was schon BRAND und besonders CARTER feststellten. Letztere meldet bis 24 kernige Zellen; mir kamen bloß solche mit höchstens 19 Kernen unter. Die Kernzahl ist nicht einmal in den Zellen ein und desselben Fadens, also in Zellen mit genetischem Zusammenhange, konstant und hängt in erster Linie von dem Volumen der Zelle direkt ab — eine schon von anderen Algen, besonders von *Cladophora* her längst bekannte Korrelation. Nach SCHMITZ besitzt *Cladophora fracta* in ihren verschiedenen Zellen 4—15 oder 30—40 und 70—80 Kerne. BRAND (1910) fand bei derselben Alge in sehr kurzen Zellen sehr dünner Fäden oft bloß 2 Kerne, bei der ungefähr 20 μ dicken var. *lacustris* in den langen Zellen nur einen ziemlich großen in der Zellmitte. Eine Zellteilung aber trete hier nur dann ein, wenn eine größere Anzahl von Kernen vorhanden wäre. Letzteres ist nun bei *Rhizoclonium* keineswegs der Fall, vielmehr tritt die Tendenz hervor, die einmal erreichte Kernzahl beizubehalten, und so kommt es, daß die gleiche Kernzahl in einer Flucht von Tochter-

¹⁾ Legende: ● = Kernteilung, ○ = Zellteilung, * = besetzt mit Epiphyten,

$$ZV = \pi r^2 h, \quad KV = \frac{4}{3} \pi r^2.$$

Fortlaufende Nr. der Zellen	Faden I Breite 14,25 μ			Faden II Breite 15 μ			Faden III Breite 15,75 μ			Faden IV Breite 16,5 μ			Faden V Breite 21 μ			Faden VI Breite 23,25 μ		
	Zell- länge	Kern- zahl	ZV: KV	Zell- länge	Kern- zahl	ZV: KV	Zell- länge	Kern- zahl	ZV: KV	Zell- länge	Kern- zahl	ZV: KV	Zell- länge	Kern- länge	ZV: KV	Zell- länge	Kern- zahl	ZV: KV
1	48 μ	2	146	63 μ	2	215	60 μ	2	222	40,5 μ	2	163	75 μ	3	330	142,5 μ	4	576
2	57	2	173	55,5	2		58,5	2	214	48	2	195	84	3	370	87	4	266
3	52,5	2		52,5	2		52,5	2	192	48,75	2		75	4	247	112,5	4	
4	55,5	2		55,5	2		*99	6	122	48	2		73,5	4		142,5	4	
5	52,5	2		63 \circ	2	215	*52,5	3	128	39	2		73,5	3		156	6	421
6	67,5	2	203	48	2		*84	6	103	45	2	183	82,5	3		97,5	5	314
7	58,5	2	177	48	2		*73,5	3	180	82,5	4	167	87	4		90	3	486
8	60	2	183	52,5 \circ	2	177	27	1	200	79,5	4		75	4		127,5	3	686
9	55,5	2		57	2	194	33	2	122	54	2	220	127,5	3	279	75	3	410
10	52,5	2		56,25	2		57	2	210	52,5	2	212	78	6		75	4	307
11	51	2		40,5	2	156	*63	4	116	48	2		82,5	3		120	4	490
12	52,5	2		40,5	2		*51	3	126	48	2		84	6		165	6	445
13	66	2		45,75	2		*75	2	277	48	2		123	6		75	3	410
14	49,5	2		37,5	2	126	*60	3	148	54	2	220	121,5	6		114	6	
15	51	2		42	2		*61,5	3	150	37,5	2	150	114	5		115,5	9	207
16	57	2		45	2		*90	4	166	52,5	2	212	127,5	6	279	109,5	6	
17	58,5	2		45	2		46,5	2	170	81	4		109,5	6		112,5	8	227
18	60	2	183	39	2		45	2	166	75	4	153	100,5	6	220	103,5	6	
19	58,5	2		43,5	2		52,5	2	192	33	2	134	105	6		90	5	292
20	49,5	2		37,5	2		49,5	2	181	51	2	208	111	6		147	5	484
21	69	2	216	46,5	2		42	2	155	40,5	2	163	91,5	6	194	165	8	
22	36	1	219	40,5	2	156	48	2	177	45	2	183	93	6		96	6	
23	33	1	200	42	2		48	2	177	54	2	220	93	6		82,5	5	
24	58,5 \circ	2	177	40,5	2	156	73,5	2	270	55,5	2	224	*97,5	7	183	90	5	292
25	52,5	2		81	2	277	*105	4	194	55,5	2		99	6		157,5	9	282
26	49,5	2		30	1	205	*52,5	3		55,5	2		102	6		180	7	417
27	52,5	2		31,5	1		*90	4	166	37,5	2	150	109,5	6		187,5	6	
28	51	2		30	1	205	*82,5	2	303	48	2	195	142,5	10	187	93	5	
29	48	2		30	1	205	75	2	277	82,5	4	167	105	8		78	5	
30	58,5	2		36	1		34,5	2	125	54	2	220	114	8		75	4	304
31	33	1		37,5	1	252	36,5	2	133	51	2	208	84	8		138	11	
32	30	1	183	46,5	2		90	4	166	45	2	183	102	8		67,5	5	
33	63	2		33	2	112	67,5	2	248	52,5	2	212	75,5	4		105	6	
34	54	2		37,5	2		69	2	255	55,5	2	224	73,5	4		174	10	
35	52,5	2		33	2		57	2	210	58,5	2	236	111	6	244	102	7	
36	43,5	1		40,5	2		60	2	222	67,5	2	273	127,5	8	209	120	8	243
37	*75	2	228	30	1	205	63	2	233	118	4	240	96	6		153	6	354
38	*81	2	249	22,5	1	150	51	2	192	82,5	2	334	82,5	6		172,5	6	464
39	52,5	2		36	1		60	2	222	70,5	2	285	84	6		90	6	243
40	51	2		45	2		45	2	166	66	2		105	6		120	8	243

41	81	2	249	34,5 ○	2	116	*78 ●	2	289
42	76,5	2		36	2		*87 ●	2	322
43	45	1	274	36	2	125	37,5	1	274
44	27	1	164	37,5	1	252	45	1	333
45	40,5	1	244	30	1	205	37,5	1	274
46	39	1		64,5	2		37 ●	1	274
47	40,5	1	244	42	2		55 ○	2	203
48	34,5	1		30	2	102	60	2	222
49	57	2		36	1	250	75 ○	2	277
50	60	2	183	33	1	224	60	2	222
51	67,5	2		57 ○	2	194	52,5	2	192
52	58,5	2		34,5	1	232	67,5	2	248
53	60	2	183	33	1	224	52	2	192
54	46,5	1	275	51	2		54	2	200
55	43,5	1		45	2		60	2	222
56	34,5	1		39	2		*82,5	4	152
57	31,5	1		39	2		57	2	210
58	42	1		37,5	2	126	54	2	200
59	39	1		31,5	1		52,5	2	192
60	42	1		*82,5 ●	3	187	39	1	289
61	39,5	1		*84	2	285	40,5	1	296
62	45	1	274	33	1	224	55,5 ○	2	203
63	39	1		34,5	1	232	67,5 ○	2	248
64	37,5	1		33	1		69	2	255
65	42	1		28,5	1		*67,5	3	166
66	39	1		34,5	1	232	*97,5	3	339
67	43,5	1		36	1		*100,5	8	93
68	67,5	2	203	37,5	1	252	90	2	332
69	61,5	2		27	1	180	67,5	2	248
70	45 ●	1	277	31,5	1		67,5	2	248
71	45	2	137	30	1	205	75 ○	2	277
72	52,5 ●	1		55,5	2		42	1	310
73	31,5	1		51	2		33	1	244
74	34,5	1		69 ○	2	235	37,5	1	274
75	40,5	1	244	31,5	1		67,5	2	248
76	73,5	2	223	30	1	205	97,5	2	248
77	60	2	183	54 ○	2	184	*72	4	133
78	67,5	2		49,5 ○	2		*96	7	102
79	76,5	2		45	2	151	*90	8	83
80	90	2	274	36	2		67,5	2	248
81	63	2		30	2	102	52,5	2	192
82	43,5	1		30	1	205	48	2	177
83	36	1		46,5	2		55,5	2	203
84	40,5	1		55,5	2		54	1	400
85	48	1	292	63	2	215	52,5	2	192
86	55,5	2		51	2		52,5	2	192
87	49,5	1		46,5	2		*90	3	245

61,5	2		112,5	7		127,5	9
54	2	220	118,5	8		148,5	6
57	2		127,5 ○	6	279	127,5	6
79,5	4	161	78	3	343	82,5	4
78	4		120	4	396	84	6
67,5	2	273	*112,5 ●	5	317	84	6
69	2		100,5	4	330	75	3
63	2	257	78	4	257	93	5
63	2		112,5	4	368	84	8
67,5	2	273	109,5	4		135	6
66	2		97,5	4		129	9
66	2		96	4		165	7
79,5	4	161	111	5	293	210	7
79	3	213	97,5	4		82,5	5
42	2		75,5	4	228	100,5	5
45	2	183	135 ○	8	223	102	4
90	4	183	82,5	4		120	6
75,5	4	153	82,5	4		100,5	6
78	2		96 ○	8		105,5	8
73,5	2		120 ○	8	198	102	7
84	4	171	99	4		135	8
82,5	4		97,5	4		100,5	6
48	2	195	127,5	8		96	5
49,5	2		150 ○	6	330	82,5	5
45	2	183	150	8	247	180	14
45	2		151,5	8		82,5	5
79,5	4	161	90	3		115,5	5
45	2		109,5	4	360	153	6
45	2	183	129	4		81	5
49,5	2		*184,5	6	405	120	7
48	2	195	*165 ●	5		154,5	6
43,5	2		157,5	8	259		
45	2	183	90	6	198		
43,5	2		108	6			
51	2	208	142,5	6			
91,5	4	185	148,5 ○	6	332		
90	4	183	96	4			
40,5	2	163	82,5	4			
48	2	195	100,5	6	220		
37,5	2	150	135	6			
42	2		153 ○	9	224		
84	4	172	151,5 ○	8			
52,5	2	212	73,5	3	321		
55,5	2	224	90	4	297		
37,5	2	150	108	6			
39	2		135	6			
40,5	2	183	150	6	330		

Rhizocelonium hieroglyphicum Kürz.

Fortlaufende Nr. der Zellen	Faden I Breite 14,25 μ			Faden II Breite 15 μ			Faden III Breite 15,75 μ			Faden IV Breite 16,5 μ			Faden V Breite 21 μ			Faden VI Breite 23,25 μ		
	Zell- länge	Kern- zahl	ZV:KV	Zell- länge	Kern- zahl	ZV:KV	Zell- länge	Kern- zahl	ZV:KV	Zell- länge	Kern- zahl	ZV:KV	Zell- länge	Kern- zahl	ZV:KV	Zell- länge	Kern- zahl	ZV:KV
88	46,5	2		49,5	2		*75	4	110	49,5	2		93	6				
89	52,5	1		61,5	2		*87	8	80	91,5	4	185	153	6				
90	52,5	1		49,5	2		*69	6	85	54	2	220	90	4	297			
91	43,5	1		45	2	151	75	2	277	58,5	2	236	91	4				
92	45	2	137	42	2		42	2	155	51	2	208	81	4				
93	46,5 ●	1		58,5	2		43,5	2	158	55,5	2	224	78	4	256			
94	*99	2	302	45	2		67,5 ○	2	248	49,5	2		82,5	4				
95	37,5	1		49,5	2		28,5	2	103	51	2	208	132 ○	8	165			
96	36	1		48	2		45	2	166	45,75	2	186	165 ○	7				
97	67,5	2		46,5	2		34,5	1	254	45	2	183	84	4	276			
98	67	2		48,75	2		37,5	1	274	48,75	2		63	4				
99	40,5	1		36	2		33	2	122	48	2	195	157,5 ○	8	259			
100	40,5	1		31,5	2		39	2	145	46,5	2		75,5	4				
101	75	2		33	2	112	*60	3	148	52,5	2	212	75	4	247			
102	45	1		57	2		*90	3	222	60	2		87	6				
103	45	1		52,5	2		60	2	222	67,5	2		117	6				
104	37,5	1		*72	4	123	52,5	2	192	67,5	2	273	138	8	227			
105	39	1		*64,5	3	146	30	1	222	76,5	2	310	135	7				
106	*75 ○	2	228	60	2	205	28,5	1	206	52,5	2	212	138	6				
107	*94,5 ●	8	71	48	2		33	1	242	55,5	2		78	4				
108	*135	19		57	2		37,5	1	274				103,5	4	340			
109	*115	13		57	2	194	72	2	266				90	4				
110	*90	5		58,5	2		67,5	2	248				79,5	4	260			
111	85	3		54	2		72	2	266									
112	87	3		43,5	2		90	2	333									
113	51	2		48	2		*90	6	111									
114	49	2		63	2	215	*105	6	129									
115	52	2		51	2		45	1	333									
116				49,5	2		30	1	222									
117				46,5	2		37,5	1	274									
118				51	2		34,5	1	254									
119				40,5	2	156	40,5	1	296									
120				40	2	156	39	1	289									
121				40	2	156	37,5	1	274									
122				63	2	215	37	1	274									
123				55,5	2		43,5	1	317									
124				54	2		30	1	222									
125				55	2		37,5	1	274									
126				48	2		99	2	366									
127				33	2	112	81	2	300									

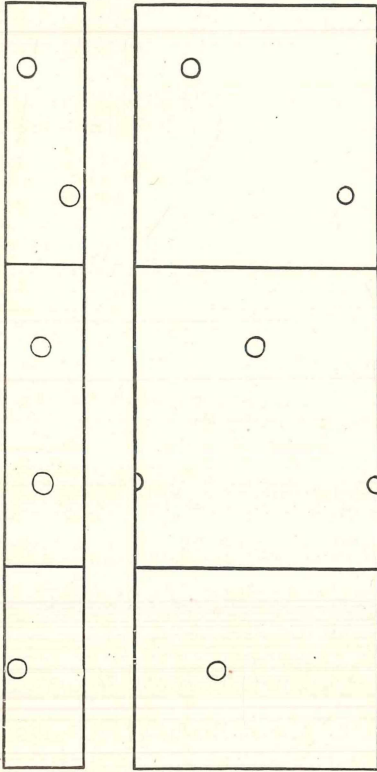
128	*72	4	123	34,5	1	254
129	49,5	2		42	1	311
130	33,75	2		49,5	2	181
131	60	2	205	52,5	2	192
132	61,5	2		45	2	166
133	55,5	2		60	2	222
134	43,5	2		67,5	2	248
135	70,5○	2	237	64,5	2	237
136	45	2		52,5	2	192
137	73,5	2		75	2	277
138	55	2		60	2	222
139	69	2		67,5	2	248
140	60	2	205	28,5	2	103
141	36	1		30	2	111
142	45	2		100,5	2	376
143	67,5○	2		40,5	1	296
144	40,5●	1	266	37,5	1	274
145	78	2		34,5	1	254
146	52,5	2	178	37,5	1	274
147		2		33	1	242
148	30	1	205	37,5	1	274
149	36	1		37	1	274
150	60○	2	205	42	1	311
151	48	1	328	31,5	1	229
152	46,5	1		31	1	229
153	43,5	1		33	1	242
154	40,5	1	312	42	2	155
155	33	1	224	75	2	277
156	30	1	205	87	2	322
157	43,5	1		*60	4	111
158	46,5	1		*67,5	9	55
159	57	1	388	*81	2	300
160	36	1		67,5	2	248
161	39	1		60	2	222
162	42	1		67	2	248
163	114○	2	390	*37,5	4	68
164	48●	1		*45	3	110
165	57	1	388	51	2	189
166	40,5	1	312	43	2	158
167	46,5	1		37	1	274
168	40,5	1		52,5	2	192
169	40,5	1				
170	61,5	1				
171	45	1				

zellen, selbst wenn diese größer oder kleiner sind, zu finden ist. Diese Induktion zeigt sich besonders in wenigkernigen Zellen, während die vielkernigen — wohl wegen der gänzlich unabhängigen Teilungszeit ihrer vielen Kerne — sich abweichend verhalten (siehe Tabelle, Faden I, II und III). Von dieser physiologischen Induktion, die wohl durch eine gegenseitige Abstimmung gewisser wirksamer Faktoren zustande kommt, ist die durch den chemischen Einfluß der Epiphyten resp. deren Stoffwechselprodukte hervorgerufene zu unterscheiden; denn im allgemeinen ist festzustellen, daß einerseits die durch solche Organismen hervorgerufene Verlängerung der Zelle und andererseits die in solchen Fällen vermehrte Kernzahl selbst in anschließenden Zellen beibehalten zu werden pflegen, auch wenn diese nicht mehr von Epiphyten besetzt sind. Inwieweit diese beiden Erscheinungen zu identifizieren sind, fällt naturgemäß aus dem Rahmen einer nüchternen Betrachtungsweise heraus; es läßt sich hier nur eine Parallele ziehen zu den Fällen, wo durch Parasitismus und besonders durch Gallenbildung sich die Vielkernigkeit der direkt geschädigten Zellen auch auf tiefer liegende Gewebszellen fortpflanzt, ohne daß diese mit dem Schädlinge in direkte Beziehung treten, was wohl auf der Wirkung von Toxinen und Antitoxinen oder Fermenten beruhen mag.

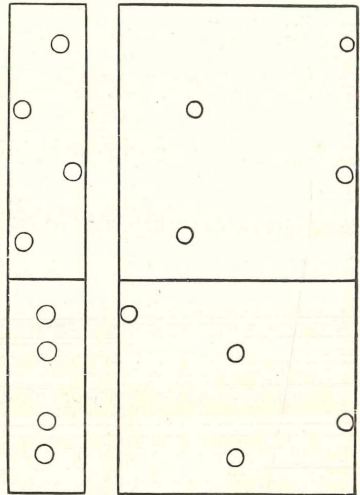
Es taucht bei der Erscheinung, daß es Fäden gibt, die sich durchwegs aus 1—2 kernigen Zellen zusammensetzen, die Frage auf, ob es sich hier nicht um verschiedene Arten handelt, wie es WILLE für *Acrosiphonia* angibt. Das ist jedoch nicht der Fall, da selbst solche wenigkernigen Fäden ihre Kernzahl sprunghaft erhöhen können. STOCKMAYER berücksichtigt in seiner anerkannten Systematik der Gattung *Rhizoclonium* die Zahl der Kerne nicht, ebenso auch HANS-GIRG, dessen 5 Varietäten mit Ausnahme der *macromeres* in einem Präparate zu finden sind. GAY, der unsere behandelte Spezies genauer analysierte, hatte wahrscheinlich eine ziemlich konstante Varietät vor sich, von der er sagt: „Les cellules renferment dans leur axe un ou deux noyaux“ (p. 57). Bei unserer Lokalvarietät ist dieses seltener der Fall, jedoch ist zu bestätigen: „celles qui sont jeunes, et dont la longueur égale une fois et demie à deux fois la largeur, n'en contiennent qu'un seul; lorsque leur dimension longitudinale atteint du double ou quadruple de leur diamètre on y trouve deux noyaux; les cellules de cette sorte ne tardent pas à se diviser“ (p. 57). Was bei GAY weiterhin Ausnahme ist, ist hier Regel: „Quelques cellules s'allongent parfois davantage et peuvent posséder trois à cinq noyaux; ce cas est exceptionnel.“ WILLE sah in seinem *Rhizoclonium riparium* niemals mehr als 4 Kerne.

Auffallend ist die regelmäßige Verteilung der Kerne über die Innenfläche des Chlorophorencylinders, die gänzlich unabhängig von der Lage der Pyrenoide erfolgt. Schon SCHMITZ wies eingehend auf diese Verhältnisse in der Gruppe der Siphonocladialen hin.¹⁾ Zur Veranschaulichung mögen die nachstehenden Textfiguren dienen.

Die Zellen sind schematisch teils im natürlichen (1—4), teils kombinierten (5) Längsschnitt gezeichnet. Um die genaue Lage des Zellkernes ausdrücken zu können, wurde die Längswand der Zelle in der Längsmediane der Rückseite aufge-



Textfig. 1.

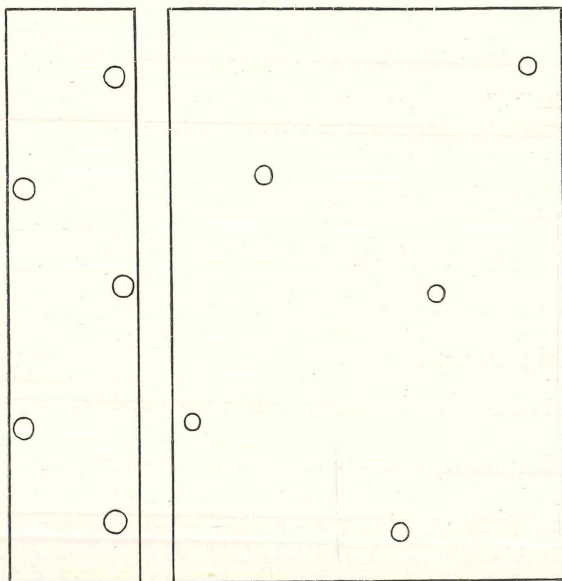


Textfig. 2.

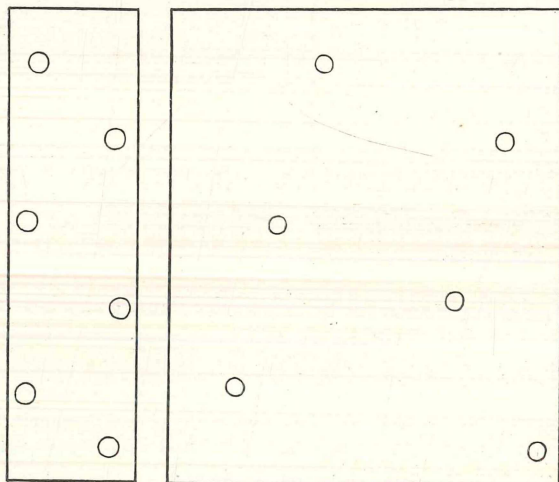
schlitzt und nach vorn aufgerollt gedacht. In den so erhaltenen Rechtecken stellt die Grundlinie den Umfang, die Höhe die Länge

¹⁾ „Stets aber ist der seitliche Abstand sämtlicher Kerne innerhalb eines Zellabschnittes von gleicher Entwicklungsstufe durchwegs der gleiche, die Kerne sind nämlich ziemlich gleich weit voneinander entfernt, sie ordnen sich fast gleichmäßig in den vorhandenen Raum und zeigen so eine sehr regelmäßige Verteilung und Anordnung längs der Innenwand der Zellmembran.“ ... In jungen Gliederzellen „entspricht die Anordnung der Kerne häufig vollständig einer ganz gleichmäßigen Verteilung in den vorhandenen Raum der cylindrischen Oberfläche“ (p. 7). „Die Regelmäßigkeit der Anordnung wird vielfach dadurch zerstört, daß einzelne Zellkerne sich durch Zweiteilung vermehren. Doch wird die Regelmäßigkeit bald wieder hergestellt, indem die benachbarten Kerne zur Seite rücken“ (p. 7).

der Zelle, die beiden Seiten die beiden Längsränder der aufgeschlitzten Zellhaut dar.



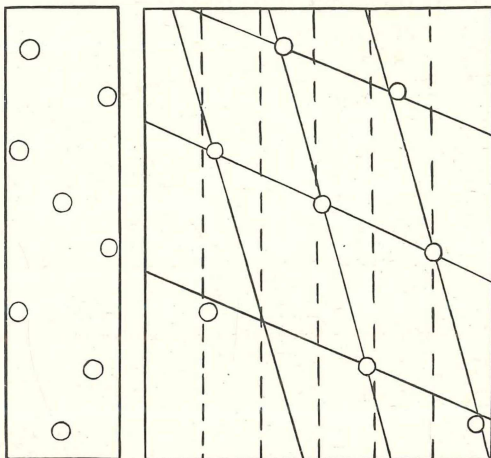
Textfig. 3.



Textfig. 4.

Wenn LUNDEGÄRDH sagt, daß sich theoretisch kein Kraftfeld konstruieren lasse, so hat das seine Richtigkeit wohl im Hinblick auf

das Gesamtleben der polyenergidigen Zelle, wo die Energieumsetzungen jedes einzelnen Kernes dem Individuum zugute kommen, die fast mathematisch genaue Verteilung der Kerne aber zwingt zur Annahme von praktischen „Kraftfeldern“ oder Wirkungssphären, die annähernd kegelförmig oder halbkugelig sein könnten und sich auch aus der vorstehenden Tabelle berechnen ließen. Dies gilt natürlich nur für 2–12 kernige Zellen, wo die Kerne längs einer Spirale angeordnet sind; je mehr Kerne auftreten und je größer die Wirkung des Epiphytismus ist, desto unregelmäßiger wird die Verteilung, da insbesondere im zweiten Falle oft eine lokale Anhäufung der Kerne unmittelbar an der Besetzungsstelle erfolgt.



Textfig. 5.

Tritt nach erreichter Regelmäßigkeit Kernteilung ein, so rücken, wie es schon SCHMITZ bei den marinen Gattungen angibt, die benachbarten Kerne den Chlorophor entlang so weit zur Seite, bis ein neues regelmäßiges Netz gebildet ist. Hierdurch kommen Kernlagen zustande, die man analog den Blattstellungen als $\frac{1}{2}$ und $\frac{1}{3}$ bezeichnen könnte.

Zur Frage des Epiphytismus und Polyenergismus.

In unserem Materiale kamen insbesondere Bakterien in großen formlosen Kolonien, einige kleine Blaualgen und die leicht erkennbare Diatomee *Cocconeis pediculus* als „Epiphyten“ in Betracht. Letztere bildeten oft einschichtige Gehäuse um die besetzte Zelle. FRITSCH, der den Einfluß der Epiphyten auf die Lebensdauer der befallenen Algen untersuchte, kam zu dem Schlusse, daß die Epiphyten solche Algen (*Cladophora*, *Oedogonium* u. a.) zum Absterben brächten, was ihn veranlaßte, diese Algen direkt als Wirte zu bezeichnen. Bestärkt wird diese den Parasitismus streifende Vorstellung noch dadurch, daß eine Selektion des Substrates stattfindet; denn einerseits werden nur dickere Fäden besetzt, andererseits lassen die

Epiphyten bestimmte Gattungen ganz frei oder es siedeln sich auf anderen wiederum nur ganz bestimmte Arten an.

Diese Befunde allein sprechen schon dafür, daß wir es hier nicht mit einem reinen Epiphytismus, der das Gesamtleben des besetzten Individuums nicht stören würde, zu tun haben, wenn auch nicht festzustellen ist, welche Vorteile die Besetzung dem Epiphyten zu bieten vermag. Vielleicht ist es bloß die Sauerstoffanreicherung in der Nähe des „Wirtes“, die diese wohl O-bedürftigen Organismen zur Besetzung veranlaßt. Warum aber gerade in den Herbstmonaten der Epiphytismus sich stärker zeigt, wird dadurch wohl auch nicht erklärlich. Dazu kommt noch, daß er durchgreifende innere Veränderungen hervorbringen kann, die man billigerweise nicht bloß auf verminderten Lichtgenuß zurückzuführen vermag. Es würde wohl das derzeit noch undurchführbare Experiment in dieser Richtung nur das bereits früher Gesagte bestätigen, daß hier zweifellos chemische Einwirkungen vorliegen. Die erste auffallende „Reaktion“ besteht in einer raschen Vermehrung der Kernzahl (Fig. 31), die, wie die Tabelle zeigt, von 2 oder 1 plötzlich auf ein Vielfaches gebracht werden kann. Mit dieser enormen Vermehrung der Kernmasse geht nicht immer eine entsprechende Zellvergrößerung mit sich, und während hier die Kerne immer ihre Repulsionskraft verlieren, kann es auch vorkommen, daß sich zunächst die Zelle verlängert, ohne daß die Kerne, wenn auch selten, eine Veränderung erfahren. Es genügt schon, wenn die Epiphyten sich bloß in der Nähe der Querwand ansetzen, um beide Erscheinungen auszulösen. In solchen Fällen geht der Kernvermehrung eine Zellverlängerung voraus und oft ist noch zu beobachten, wie die Zelle nach Erreichung ihrer Teilungslänge und insbesondere des Chromatophors wie im Normalfalle sich in der Mitte etwas einschnürt. Dieser Ansatz wird rückgängig gemacht und nun setzt eine rasche Kernvermehrung ein. Ist der Epiphyten- speziell Bakterienbesatz ein ausgiebigerer, so erfolgt sofort die Kernreaktion, während die Zelle nicht mehr so rasch wächst. Es ist jedoch zu beobachten, daß, selbst wenn die ganze Zelle voll von Epiphyten ist, die Zellmitte von diesen frei bleibt, was keineswegs so aufzufassen wäre, als ob hier keine Besetzung stattgefunden hätte, sondern daß hier das Wachstum der Zelle am intensivsten ist (Fig. 31). In Fig. 18 erfolgte wahrscheinlich eine Totalbesetzung, jedoch blieb eine „Hälfte“ der Mitte frei; hier wuchs nun die Zelle sehr rasch und es entstand eine einseitige Ausstülpung, die die Zelle und den Faden rechtwinklig abbog.

Die Wirkung des Epiphytismus auf die Membran zeigt sich

äußerlich meist in einer Verdickung derselben, auch färbt sie sich wie der gesamte Zellinhalt stärker. Eine auffallende Verdickung der Quermembran, die von einigen Autoren, z. B. NEUENSTEIN, als Ursache der Vielkernigkeit angesehen wird, war nicht zu konstatieren. Wenn die Membran überhaupt das Ausschlaggebende bei der Bildung der Vielkernigkeit wäre, müßten doch auch Fälle bekannt sein, wo nach Einwirkung bestimmter Stoffe eine Vielwandbildung angeregt werden könnte, also eine Zerklüftung der Zelle ohne oder auch mit Kernvermehrung stattfände. Es kann also auch die Meinung TISCHLER'S nicht hinreichen, die Frage zu beantworten, der von „Lähmungen“ im Cytoplasma spricht, die die Zellteilungen nicht mehr gelingen lassen oder „von der kausalen Betrachtung, von der aus überall die Hormone, welche für die Zellwandbildung verantwortlich zu machen sind, fehlen oder nicht in genügender Konzentration vorhanden sein müssen“ (p. 218).

Es sind in den vorliegenden Fällen gewiß Stoffwechselprodukte, die in das Innere der Zelle zu diffundieren vermögen und dort Fermente auslösen, die die Kerne rasch reifen lassen, also die Teilungsfaktoren der Kerne zum Durchbruch bringen und zunächst die Wachstumsfaktoren der Zelle anregen, während die Teilungsfaktoren der Zelle gänzlich losgelöst und unterdrückt werden — ein Beweis für eine bestehende Unabhängigkeit dieser Faktoren. Man mag dies als „pathologisch“ bezeichnen, aber soviel steht fest, daß die Möglichkeit des Inkrafttretens dieser Erscheinungen doch natürlich, d. h. in der Natur der Zelle liegen muß, sonst müßten ja alle Modifikationen pathologisch sein. Die abnormale Kernvermehrung wird hierdurch zur Norm, nicht nur in dem vorliegenden Falle, sondern auch bei allen Zellen, die durch Verwundung, Parasiten und Epiphyten, kurz durch pflanzliche oder tierische Schädlinge mehrkernig werden. Es sei hier nochmals an die Gallenbildung, besonders an den *Heterodera*-Fall (NĚMEC 1910) erinnert.

Äußerlich erzeugt der Epiphytismus auch an den *Rhizoclonium*-Kernen eine Größenzunahme des Kernes und des Nucleolus, dann wieder Chromatinarmut mit gänzlichem Schwinden des Nucleolus und eine Polymorphie des Kernes. Inwieweit dies mit dem Chemismus des Kernes zusammenhängt, entzieht sich naturgemäß unserer Beobachtungsmethode.¹⁾

¹⁾ Ebenso wie eine Erklärung der Reaktionsweise „Vielkernigkeit“ kaum zu geben sein wird, in dem Sinne nämlich, ob es sich hier wohl um eine Abwehrreaktion handle, die durch Vermehrung der Kernsubstanzen die Wirkung der Giftstoffe paralisieren könnte oder die Zelle durch die Vermehrung der Kerne gestärkt würde.

Nicht minderen Schwierigkeiten begegnen wir bei dem Versuche, den Polyenergismus überhaupt zu erklären. Die gangbare Erklärung, die Vielkernigkeit trete eben ein, weil die Querwandbildung unterbleibe, ist zu oberflächlich, als daß sie befriedigen könnte; mit demselben Rechte könnte man von der Zelle sagen, sie werde größer, weil sie wächst. Nach anderer Darlegung trete Mehrkernigkeit ein, sobald eine bestimmte Zellgröße überschritten sei. Der Grund ist aber auch auf dieser Basis nicht zu finden; denn wir sehen bei *Rhizoclonium* in 1—2kernigen Zellen gar oft eine Vergrößerung der Zelle, ohne daß es zur Vielkernigkeit kommt, und tritt hier Kernteilung ein, so folgt auch bald Zellteilung, die wiederum die Volumsverhältnisse herabstimmt. Andererseits ist eine starke Zellverlängerung gar nicht notwendig, um eine Vielkernigkeit zu erzeugen. Es kann ebensowohl zuerst Kernvermehrung und dann Zellteilung resp. Zellvergrößerung, als auch der umgekehrte Fall eintreten.

Ähnliches wie vorstehende Darlegung besagt die Umschreibung LUNDEGÅRDH'S, daß sich die vielkernigen Zellen hinsichtlich der Größe wie vielzellige Pflanzen verhalten, von denen jede Art eine mittlere Größe einzuhalten pflegt.

Jene physiologische Erklärung, nach der die vielen Kerne wie ein einziger großer Kern in einer einheitlichen Cytoplasmamasse wirken, kann annähernd richtig sein, ist aber nicht zu beweisen, da wir wissen, daß der Kern nicht über eine bestimmte Größe hinweggehen kann; bei *Rhizoclonium* haben die einkernigen Zellen gleich große Zellkerne wie die mehrkernigen. Bei einer Überschreitung dieser Größe und nach der Reife tritt Teilung ein.

Das Wesen der Vielkernigkeit scheint in der Entwicklung zu liegen. Der Polyenergismus würde demnach eine Entwicklungsrichtung als Abschlußbildung darstellen und ist als solche in fast allen Algengruppen zu finden. Er tritt hier entweder dauernd oder vorübergehend auf. Letzteres insbesondere dann, wenn die Zelle zur Vermehrung durch Schwärmer schreitet, woraus folgt, daß in jeder Zelle bereits die Möglichkeit liegt, wenigstens vorübergehend mehrkernig zu werden. Auch rein vegetative Zellen können mehrkernig werden und meist nach Erreichung des Polyenergismus in ebensoviele Individuen spontan zerfallen, als Kerne vorhanden sind. Einen Nachklang dieser Fähigkeit finden wir auch bei *Rhizoclonium* noch; oft liegen 3—4 geteilte Chromatophoren mit dem dazu gehörigen Kern (oder Kernen) als „Zellen“ nebeneinander, ohne daß sie durch Querwände voneinander getrennt wären, eine Erscheinung, die ich nach GAY bestätigen kann. Im allgemeinen

lassen sich eben mehrere Stufen zur Vielkernigkeit feststellen. Was nun die Ermöglichung der Vielkernigkeit anbetrifft, so habe ich oben bereits darauf hingewiesen, daß sie auf Verlust des Zusammenhanges zwischen der Kern- und der Zellpolarität, dem Wirken mehrerer selbständiger Wachstums- und Teilungsfaktoren und der raschen Kernteilung verbunden mit der schiefen Schlauchbildung zurückzuführen sein wird. Ob diese Resultate, die aus dem Studium von *Rhizoclonium* gewonnen wurden, auch auf andere Gruppen ausgedehnt werden können, muß eine weitere Untersuchung zeigen.

Zusammenfassung.

1. Die Kernteilung verläuft im allgemeinen „normal“. Aus dem Chromatingerüst entstehen ca. 30 Chromosomen.
2. Die Kernmembran bleibt erhalten und dehnt sich zu einem längeren Schlauche aus, der stets schief zur Längsachse der Zelle verläuft.
3. Im Kern treten bei der Teilung Polfelder auf.
4. Die Kerne sind über die Innenseite des Chlorophors ganz regelmäßig verteilt.
5. Der Epiphytismus übt auf die Zellen großen Einfluß aus; es wird vor allem die Beziehung zwischen Kernzahl und Zellteilung verändert.

Prag II, Vinična 3a, im März 1923,
Botanisches Institut der Deutschen Universität.

Literaturverzeichnis.

- BRAND, F. (1898): Kulturversuche mit zwei *Rhizoclonium*arten. Bot. Centralbl. 1898 Bd. 74.
- (1899): Cladophorastudien. Bot. Centralbl. 1899 Bd. 75.
- (1901): Über einige Verhältnisse des Baues und Wachstums von *Cladophora*. Beih. z. bot. Centralbl. 1901 Bd. 10.
- (1906): Über die Faserstruktur der Cladophoramembran. Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1906 Bd. 24.
- (1908): Zur Morphologie und Biologie des Grenzgebietes zwischen den Algengattungen *Rhizoclonium* und *Cladophora*. Hedwigia 1908 Bd. 48.
- (1908): Über Membran, Scheidewände und Gelenke der Algengattung *Cladophora*. Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1908 Bd. 26.
- (1913): Über *Cladophora humida*, *Rhizoclonium lapponicum* und deren bostrychoide Verzweigung. Hedwigia 1913 Bd. 53.

- CARTER, N.: The cytologie of the Cladophoraceae. Ann. of Bot. 1919 Vol. 33.
- FAIRSCHILD, D. G.: Ein Beitrag zur Kenntnis der Kernteilung bei Valonia. Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1894 Bd. 12.
- FRITSCH, F. E.: Studies on the Occurrence and Reproduction of British Fresh-water Algae in Nature. II. The Bristol Naturalist's Society's Proceedings Fourth Series Vol. 2 Part 2 1909.
- GAY, F.: Le genre Rhizoclonium. Journ. de bot. 1891 T. 5.
- GIESENHAGEN, K.: Studien über die Zellteilung im Pflanzenreich. Stuttgart 1905.
- GOEBEL, K.: Organographie der Pflanzen. Jena 1914.
- HANSGIRG, H.: Prodromus der Algenflora von Böhmen.
- HEERING, W.: Chlorophyceae IV. in: Die Süßwasserflora. Heft 7. Jena 1921.
- HEUSER, E.: Beobachtungen über Zellkernteilung. Bot. Centralbl. 1884 Bd. 17.
- KLEBS, G.: Fortpflanzung bei Algen und Pilzen. Jena 1896.
- KÜSTER, E.: Pathologische Pflanzenanatomie. Jena 1916.
- LUNDEGÅRDH, H.: Zelle und Cytoplasma. Handb. d. Pflanzenanatomie, Berlin 1922.
- MAYER, A.: Analyse der Zelle. I. Jena 1920.
- NEUENSTEIN, H. v.: Über den Bau des Zellkernes bei den Algen und seine Bedeutung für die Systematik. Arch. f. Zellforsch.
- NĚMEC, B.: Über die Kernteilung bei Cladophora. Bull. int. Ac. sc. Bohême 1910.
- : Das Problem der Befruchtungsvorgänge und andere cytologische Fragen. Berlin 1910.
- OLTMANN, F.: Morphologie und Biologie der Algen. 2. Aufl., I. Jena 1922.
- PASCHER, A. u. HEERING, W.: Chlorophyceae IV. in: Die Süßwasserflora Heft 7. Jena 1921.
- : Studien über die Schwärmer einiger Süßwasser-algen. Bibl. bot. 1907.
- RABL, C.: Über Zellteilung. Morphol. Jahrb. Bd. 10 1885.
- SCHMITZ, F. (1879): Beobachtungen über die vielkernigen Zellen der Siphonocladiaaceen. Festschr. d. naturf. Ges. zu Halle 1879.
- (1883): Die Chromatophoren der Algen. Verh. d. naturf. Ver. d. Rheinl. und Westf. 1883.
- STOCKMAYER, S.: Über die Algengattung Rhizoclonium. Verh. d. zoolog.-bot. Ges. Bd. 50 1890.
- STRASBURGER, E.: Zellbildung und Zellteilung. Jena 1886.
- TISCHLER, G.: Allgemeine Pflanzenkaryologie. Berlin 1922.
- WILLE, N. (1887): Algologische Mitteilungen. PRINGSHEIM's Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 18 1887.
- (1900): Zellkerne bei Acrosiphonia. Bot. Centralbl. Bd. 81 1900.

Tafelerklärung.

Tafel 13.

Fixierung: FLEMMING (schwach) Fig. 1, 18, 20, 21, 31; diese mit HEIDENHAIN-Hämatoxylin gefärbt. Die übrigen mit Chromessigsäure fixiert und mit WEIGERT-Hämatoxylin gefärbt.

- Fig. 1. Obere Hälfte einer Zelle mit Chromatophor und 6 Kernen. 1500×.
- Fig. 2. Ruhekern mit spiralig angeordnetem Netzwerk. 3000×.

Fig. 3. Abnormaler Kern ohne Nucleolus und mit Störung des Netzwerkes aus einer mit Epiphyten besetzten Zelle. 3000 \times .

Fig. 4—17. Kernteilung.

Fig. 4, 5, 6, 11. Allmähliche Ausbildung des Spirems. ca. 2000 \times .

Fig. 14. Ausbildung der Chromosomen im nierenförmigen Kern von der Mitte aus. 3000 \times .

Fig. 17. Weiteres Stadium. 3000 \times .

Fig. 12. Spindel mit Ansammlung von färbbaren Substanzen an den Polen. 3500 \times .

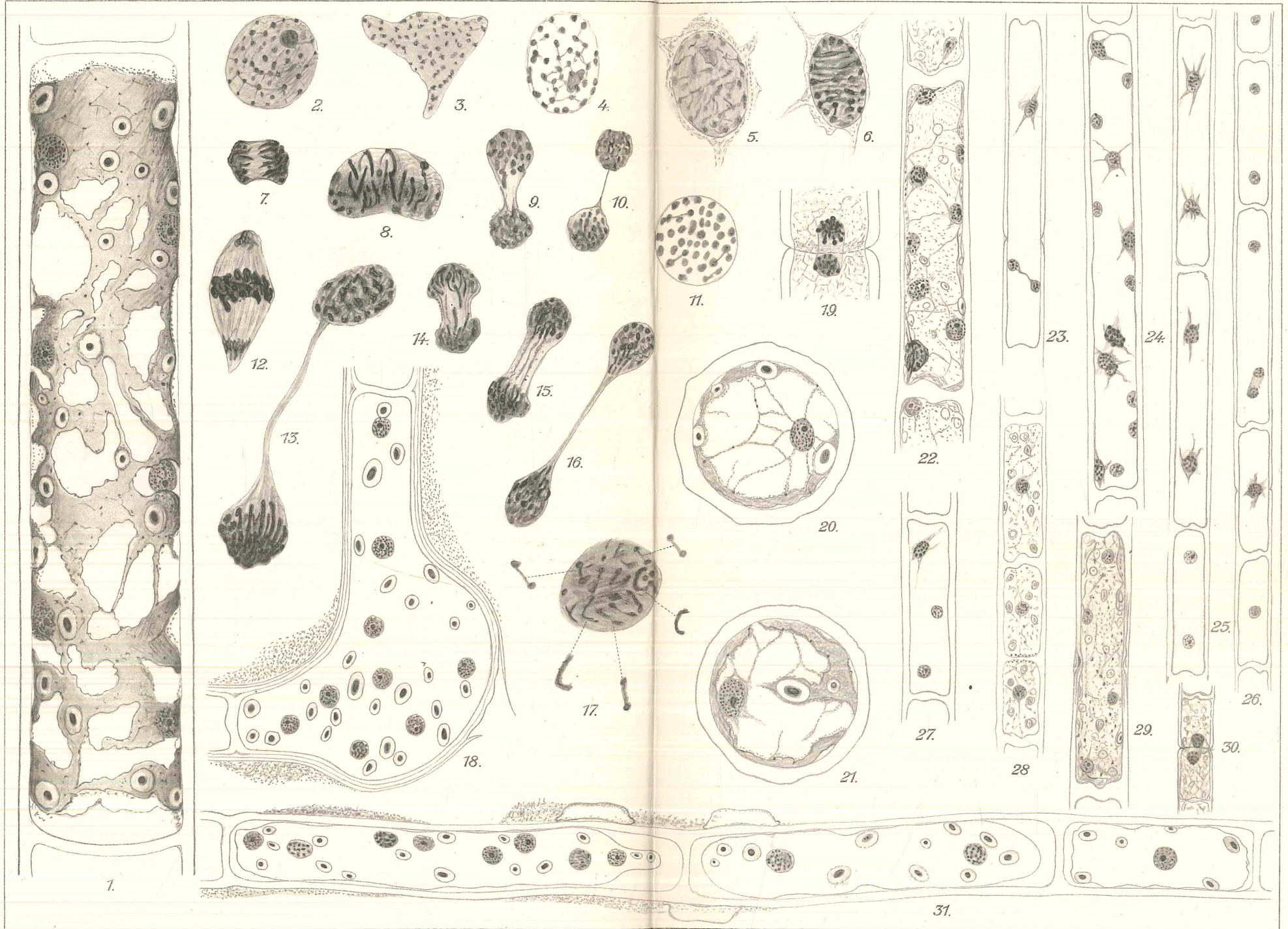
Fig. 9, 10, 13—16. Kurze und lange Schlauchbildung. Fig. 13 4000 \times , die anderen ca. 2000 \times .

Fig. 18 u. 31. Anreicherung von Kernen durch den Epiphytismus. Im ersten Falle einseitige Ausbauchung der Zelle und Sprengung der Decklamelle, im zweiten befinden sich fast alle Kerne in Prophasestadien. Die Zellmitte ist frei von Epiphyten. 1000 \times .

Fig. 10 u. 30. Schiefe Kernteilung in einkernigen Zellen. Erstere 1500 \times , letztere 500 \times .

Fig. 20 u. 21. Querschnitt durch eine Zelle. Das Zellumen ist von Protoplasmafäden durchsetzt, der Chromatophor setzt sich auch in das Zellinnere fort. 1500 \times .

Fig. 22—29. Zellen mit verschiedener Kernzahl. 500 \times .



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1924

Band/Volume: [47_1924](#)

Autor(en)/Author(s): Peterschilka Franz

Artikel/Article: [Über die Kernteilung und die Vielkernigkeit und über die Beziehungen zwischen Epiphytismus und Kernzahl bei Rhizoclonium hieroglyphicum Kütz. 325-349](#)