

Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.

## Die Entwicklungsgeschichte von *Sorastrum spinulosum* und die Phylogenie der Protococcales.

Von  
Lothar Geitler (Wien).

(Hierzu Tafel 22 und 2 Textfiguren.)

Ein System der Protococcales kann sich nur auf der genauen Kenntnis der Entwicklungsgeschichte der einzelnen Formen gründen. Nur wenige Gattungen sind bisher besser bekannt. Ursprünglich hatte ich die Absicht, eine größere Zahl von Vertretern der verschiedensten Gruppen zu untersuchen. Da diese Arbeiten in absehbarer Zeit ihrem Abschlusse nicht entgegengehen werden, sei hier eine einzelne Form, *Sorastrum spinulosum* NÄGELI, herausgegriffen. Sie ist unter anderem durch das verschiedenartige Verhalten der Pyrenoide bei der Zoosporenbildung interessant, worauf ich weiter unten zurückkommen werde.

*Sorastrum* vermehrt sich nicht durch Autosporen, wie man lange Zeit geglaubt hat, sondern entwickelt Zoosporen, wie PROBST<sup>1)</sup> festgestellt hat. Die Originalarbeit war mir nicht zugänglich und ich ersehe ihren Inhalt nur aus den Worten OLTMANN'S<sup>2)</sup>: „Über *Sorastrum* liegt bislang nur eine kurze Mitteilung von PROBST vor. Danach füllen sich die Zellen mit Reservestoffen, wachsen und liefern dann zahlreiche Zoosporen; diese treten, wieder in eine Gallertblase ein-

<sup>1)</sup> PROBST, TH.: Über die ungeschlechtliche Vermehrung von *Sorastrum spinulosum* NÄGELI. Tätigkeitsber. d. Naturf. Ges. Basel-Land 1911/16. Liestal 1916.

<sup>2)</sup> OLTMANN'S, E.; Morphologie und Biologie der Algen, 2. Aufl., p. 282.

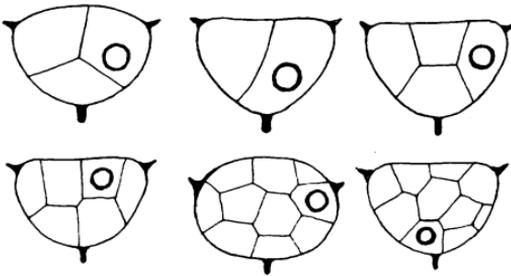
gehüllt, aus der Mutterzelle aus und legen sich dann zu 4, 8, 16 oder 32 mit den farblosen Mundenden zusammen. Diese scheiden alle einen Gallert- bzw. Cellulosestiel aus, während die Zellen selber zur normalen Form heranwachsen.“ Die Einzelheiten des Vorganges seien im folgenden geschildert. Außer Material vom natürlichen Standort wurde in ausgiebiger Weise Kulturmateriale verwendet. Die Kultur gelingt leicht in Erlemeyerkolben oder auf Agarplatten. Als Nährlösung wurde die BENECKE'sche Lösung verwendet.

Die Zelle von *Sorastrum* besitzt prinzipiell den gleichen Bau wie die Zellen von *Pediastrum* oder *Coelastrum* und anderen; die Verhältnisse sind an jungen Zellen am klarsten. Die Zelle ist bipolar, an dem nach außen liegenden Ende liegt ein muldenförmiger Chromatophor, darin ein Pyrenoid, welches an der Außenseite liegt (Taf. 22 Fig. 1 u. 2), im basalen Ende liegt der Kern (Fig. 15). Dem basalen Ende sitzt ein Stiel auf; der Protoplast erstreckt sich in ihn nicht hinein, was besonders an älteren Zellen deutlich zu sehen ist (Fig. 4 u. 5). Die Enden dieser Stiele sind an einer Gallertkugel befestigt, durch die die Zellen in bekannter Weise zu einer Kolonie zusammengehalten werden (Fig. 14). Die regelmäßige Anordnung von Chromatophor, Pyrenoid und Kern geht bald verloren. Manchmal rückt der Chromatophor schon früh auf eine Seite (Fig. 3). Später erfüllt er die ganze Zelle (Fig. 4), wodurch sie ein gleichmäßig grünes Aussehen erhält. Am Rande sieht man als dunklere Stellen den optischen Querschnitt des Chromatophors, der mehr oder weniger ungleichmäßig ist. Dadurch und durch das Auftreten von Assimilaten erscheint an älteren Zellen das ursprüngliche Bild des Chromatophors fast gänzlich verwischt, wie dies auch bei *Pediastrum*, *Coelastrum* oder *Scenedesmus* der Fall ist. Das Pyrenoid liegt nur selten an seiner ursprünglichen Stelle (Fig. 4), meistens an einem beliebigen Punkt der Zelle (Fig. 5 u. 16); es kann auch das Pyrenoid an die Stelle des Kernes treten und umgekehrt (Fig. 17). Schließlich nimmt das Pyrenoid unregelmäßige Formen an und kann sehr groß werden (Fig. 5); unter Umständen teilt es sich, was aber selten ist. Dieselben Beobachtungen machte SMITH<sup>1)</sup> an *Characium Sieboldii* und *Pediastrum Boryanum*. Die äußere Gestalt der Zelle wird mit fortschreitendem Alter plumper und nähert sich — von der Breitseite gesehen — der Kreisform. Die Außenseite ist anfangs konkav (Fig. 1—4) und wird später

<sup>1)</sup> SMITH, G. M.: Cytological studies a Protococcales. 1. Zoospora formation in *Characium Sieboldii* A. BR., Cell structure and Zoospore formation in *Pediastrum Boryanum* MENECH. Ann. of Bot. 1916.

konvex (Fig. 5). Noch bevor die Zelle ganz ausgewachsen ist, wird sie mehrkernig (Fig. 18 u. 19). Nun können die Zellen zur Fortpflanzung schreiten. Experimentell läßt sich diese leicht auslösen, wenn man ausgewachsene Zellen in frische Nährlösung bringt. Nach einigen Tagen sieht man dann die ersten Anzeichen der Zoosporenbildung.

Die Fortpflanzung beginnt mit Teilungen des Chromatophors, der in mehrere Stücke, soviel als später Zoosporen entstehen, zerlegt wird. Meist teilt sich der Chromatophor zuerst in zwei Hälften, die dann sukzessive in weitere Stücke zerlegt werden. Textfig. A stellt verschiedene solche Stadien dar. Das Pyrenoid bleibt ungeteilt und liegt an einer beliebigen Stelle. Gleichzeitig beginnt ein Zerklüftungsprozeß des mehrkernigen Plasmas, in der Weise, wie es von *Hydrodictyon*, *Pediastrum*, *Characium* und *Tetraëdron* bekannt ist. Die erste



Textfig. A. *Sorestrum spinulosum*. Teilungen vor der Zoosporenbildung.

Spalte tritt manchmal in der Mediane auf (Fig. 20), oft treten mehrere unregelmäßige Spalten gleichzeitig auf (Fig. 22 u. 23). In diesem Stadium wird das Pyrenoid aufgelöst, es ist im Leben nicht mehr sichtbar und an Präparaten nicht mehr färbbar. Das Endprodukt dieser

Zerklüftung ist eine Anzahl von einkernigen Plasmapartien mit einem Chromatophor, von denen jede zu einer Zoospore wird. Fig. 7—9 stellt den Entwicklungsgang am lebenden Objekt zu verschiedenen Zeiten dar. Fig. 7 zeigt die mehrkernige Zelle mit den einzelnen Chromatophorenplättchen. Nach einiger Zeit sieht man die Zelle anschwellen, die Membran wird schwächer lichtbrechend und scheint etwas zu verschleimen. Die Chromatophoren rücken auseinander und runden sich etwas ab; zwischen ihnen sieht man schaumiges Plasma mit Stärkekörnchen, das ganze Plasma ist in Bewegung begriffen (Fig. 8). Details sind wegen der geringen Größe und der Undurchsichtigkeit des Objektes nicht zu beobachten. Nach einiger Zeit kommt das Plasma zur Ruhe und man sieht jeden Chromatophor von einer gesonderten Plasmamenge umgeben (Fig. 9). Ein Teil des Plasmas mit Stärkekörnern bleibt unverbraucht in der Mutterzelle liegen, die Plasmaportionen stellen die Zoosporen dar. Bei der Beobachtung des ganzen Vorganges unter dem Deckglas

erlangen sie keine Bewegung und gehen nach ungefähr einer Stunde zugrunde, ohne entleert zu werden, was wohl auf den Sauerstoffmangel infolge des aufliegenden Deckglases zurückzuführen ist.

Die Zoosporen lassen sich gut an eben entleerten Zellen beobachten. Sie sind von einer Blase umschlossen und in schwach zitternder Bewegung (Fig. 10), besitzen annähernd kugelige Gestalt und einen muldenförmigen Chromatophor, der an zwei Stellen umgeschlagen ist. Nach einiger Zeit wird die Bewegung langsamer und die Zoosporen legen sich enger aneinander, wobei sie sich abplatteln (Fig. 11). Schließlich geben sie ihre Eigenbewegung auf und es dreht sich die ganze Masse gemeinsam um ihren Mittelpunkt. Es ist also eine Vereinigung der Zellen zu einer jungen Kolonie eingetreten. Die Geißeln der Zoosporen sind nicht genau zu beobachten, da sie sich im Mittelpunkt der Zoosporenmasse befinden. Nachdem die Bewegung vollständig aufgehört hat, verschleimt die Gallertblase und es treten die Differenzierungen der vegetativen Zellen auf, d. h. es werden die vier Stacheln und in jeder Zelle ein Pyrenoid gebildet (Fig. 12). Ein jüngeres Stadium ist nach einem gefärbten Präparat in Fig. 13 dargestellt. Wenn man Fig. 11, 12 u. 1 vergleicht, sieht man, wie die Gestalt des Chromatophors der gewöhnlichen vegetativen Zellen zustande kommt.

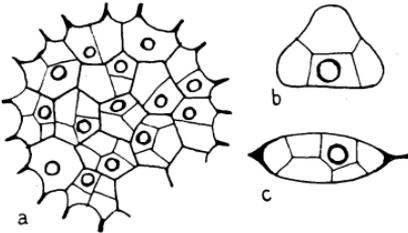
Die Entleerung der Zoosporen erfolgt offenbar so wie bei *Pediastrum*. Die Mutterzellmembran verschleimt nicht vollständig, sondern entläßt die Zoosporen, in eine Blase eingeschlossen, durch einen Riß der Außenwand. Fig. 13 zeigt eine Kolonie, deren Zellen bis auf eine bereits entleert sind. Die Entwicklung der Zoosporen erfolgt in den Zellen einer Kolonie nicht gleichzeitig, obwohl die Zellen alle das gleiche Alter haben. Oft sieht man an einer Kolonie alle Stadien der Zoosporenentwicklung. Auch die Zahl der gebildeten Zoosporen wechselt. Es kommen 4, 6, 8, 12, 16, maximal 32 (diese hohe Zahl läßt sich nur schätzen) vor. In meinen Kulturen traten fast ausschließlich niedere Zahlen (bis 16) auf.

Man sieht, daß der geschilderte Entwicklungsgang in allen wesentlichen Punkten mit dem von *Pediastrum*, *Tetraëdron*, *Characium* und *Hydrodictyon* übereinstimmt. Bei *Coelastrum* habe ich das gleiche gefunden, will aber keine ausführliche Beschreibung davon geben, da mir einige Stadien fehlen, sondern nur auf Fig. 29 hinweisen, die eine ältere vierkernige Zelle von *Coelostrom probiscideum* darstellt. Textfig. Bb zeigt eine solche Zelle mit achtgeteiltem Zellinhalt (nur die eine Hälfte eingezeichnet) und vergleichsweise (Textfigur Ba u. c) zwei Bilder von *Pediastrum* sp. und *Characium* sp.,

die das Übereinstimmende des Vorganges und das Erhaltenbleiben des Pyrenoids zeigen.

Das Charakteristische für alle diese Formen ist, daß die Tochterzellen simultan, durch Zerklüftung des vielkernigen Plasmas entstehen, wobei das ungeteilte Pyrenoid aufgelöst und in den Tochterzellen neu gebildet wird. Es ist von Wichtigkeit, das zu betonen, da es innerhalb der Protococcales auch einen anderen Typus gibt, bei dem die Tochterzellen durch sukzedane Teilungen unter Er-

haltenbleiben des Pyrenoids entstehen, ähnlich wie sich die Zoosporen etwa von *Ulothrix* entwickeln. Zu diesem Typus ist z. B. *Chlorella* zu zählen.



Textfig. B. a *Pediastrum* sp., b *Coe-lostrum probiscideum*, c *Choracium* sp. Teilungen vor der Zoosporenbildung.

Ich halte das Auseinanderhalten dieser beiden Typen für notwendig, wenn man nicht zusammengehörige Formen im System auseinanderreißen will. Im einzelnen

läßt sich ein System nach diesen Gesichtspunkten noch nicht aufstellen, da die Entwicklungsgeschichte vieler Formen noch ungenügend bekannt ist. Im allgemeinen aber kann man sagen, daß sich innerhalb der Protococcales ein Typus, der durch **mehrkernige**<sup>1)</sup> Zellen charakterisiert ist (und vielleicht Beziehungen zu den Siphoneen besitzt), von einem anderen Typus, bei dem **niemals**<sup>1)</sup> **mehrkernige** Zellen vorkommen, unterscheiden läßt. Die beiden Typen können in verschiedener Weise modifiziert sein; auf eine solche Modifikation komme ich noch weiter unten zu sprechen. (Außerdem gibt es eine Anzahl isoliert stehender Formen, wie *Protosiphon* oder *Eremosphaera*). Auf diese Weise kommt man zu einer Zweiteilung der Protococcales, die mir viel natürlicher vorkommt als die von BRUNNTHALER<sup>2)</sup> in Zoosporinae und Autosporinae. Es können ja dieselben Formen unter verschiedenen Umständen sowohl Zoo- wie Autosporen

<sup>1)</sup> Dies darf nicht mißverstanden werden. Es ist bekannt, daß bei sukzedaner Teilung (z. B. bei *Chlorella*) die Kernteilungen den Zellteilungen  $\pm$  vorauslaufen können, so daß für kurze Zeit mehrkernige Zellen entstehen können. Diese Mehrkernigkeit ist aber nur ein Spezialfall des sukzedanen Teilungstypus. Mehrkernig in dem Sinn, wie ich den Ausdruck hier gebrauche, sind nur Formen, bei denen das vegetative Leben mit einem mehrkernigen Stadium, das unmittelbar nichts mit der Fortpflanzung zu tun hat, abschließt, wenn es auch die Voraussetzung für die (beliebig spät) einsetzende Fortpflanzung ist. Das mehrkernige Stadium ist hier das gewöhnliche; nicht mehrkernige Zellen stellen Jugendstadien dar.

<sup>2)</sup> BRUNNTHALER, J.: Protococcales. in: PASCHER's Süßwasserflora Heft 5.

bilden, wie es z. B. von *Chlorococcum* oder *Cystococcus* bekannt ist. Deshalb hat auch OLTMANN'S mit Recht die scharfe Scheidung in Zoo- und Autosporinae abgelehnt. Durch diese Scheidung gelangt z. B. *Coelastrum* ganz aus der Nähe der mit ihm nächstverwandten Formen wie *Sorastrum* und *Pediastrum*. Auch die Einteilung von OLTMANN'S, der mehrere koordinierte Gruppen unterscheidet, reißt zusammengehörige Formen auseinander, weil die Gruppen heterogene Elemente umfassen. So befindet sich in seinen Scenedesmeeen *Scenedesmus*, der sich wohl durch simultane Teilungen vermehrt (wenn auch die Verhältnisse wegen der geringen Zahl der Autosporen und der Gesetzmäßigkeit, mit der die Zerklüftung des Plasmas fortschreitet, weniger klar sind) und *Coelastrum* mit typisch simultanen Teilungen zusammen mit *Dictyosphaerium*, das sich wie *Chlorella* fortpflanzt. Meiner Ansicht nach ist die Verwandtschaft von *Scenedesmus* mit *Pediastrum* und Verwandten viel größer als etwa mit *Chlorella*. Ich meine, man muß die Protococcales einmal in die zwei großen Gruppen mit simultaner Teilung (Typus I) und mit sukzedaner Teilung (Typus II) teilen. Soweit unsere Kenntnisse jetzt reichen, gehören zu Typus I folgende Formen: *Tetraëdron*, *Characium*, *Scenedesmus*, *Coelastrum*, *Sorastrum*, *Pediastrum*, *Hydrodictyon*. Überlegt man sich die Unterschiede zwischen diesen Gattungen, so sind sie so gering, daß man vielleicht sogar eine einzige Familie aus ihnen machen könnte. Daß *Tetraëdron* noch keine Kolonien ausbildet, während es *Hydrodictyon* in extremer Weise tut, ist ein natürlicher Entwicklungsgang. Zwischen einer einzelnen *Sorastrum*-Zelle und einem *Characium* ist kein prinzipieller Unterschied vorhanden. Ob *Characium* noch keine Kolonien auszubilden vermag oder diese Fähigkeit verloren hat, läßt sich natürlich nicht entscheiden. Der Bau des Chromatophors, selbst der Zellmembran mit ihren Stacheln (die nicht eine Anpassung an das Planktonleben sein müssen, wie man an *Characium* sieht: *Scenedesmus* stellt einen Übergang dar) und, was das Wichtigste ist, die Fortpflanzung ist bei allen diesen Formen gleich, nur können die Zoosporen zu unbeweglichen Autosporen werden und es kann ihre Zahl wechseln.

Dem Typus II, der also durch sukzedane Teilungen charakterisiert ist, gehören Formen an wie *Chlorococcum*, *Chlorochytrium*, *Cystococcus*, *Chlorella*, *Dictyosphaerium*, vielleicht auch die *Micractinieae*. Eine Gliederung dieser Gruppe ist noch nicht durchzuführen. Die einzelnen Formen scheinen untereinander weniger Ähnlichkeit zu besitzen als die des Typus I.

Es sei nun noch auf ein abnormes Verhalten der Pyrenoide bei der Fortpflanzung hingewiesen, wie ich es bei *Sorastrum* beobachten konnte. Unter normalen Umständen bleibt das Pyrenoid ungeteilt und geht nicht in die Tochterzellen ein, wie dies auch SMITH für die von ihm untersuchten Formen immer feststellen konnte. Auch ich habe bei *Sorastrum* lange Zeit nichts anderes beobachtet, bis ich dann in Material, das durch ein halbes Jahr hindurch alle 4 Wochen in frische Nährlösung gebracht worden war und jedesmal Zoosporen gebildet hatte, ein abweichendes Verhalten sah.<sup>1)</sup> Bei der letzten Übertragung in frische Nährlösung bildete ein Teil der Zellen auf normale Art Zoosporen, bei dem anderen aber teilte sich das Pyrenoid, wobei es den Teilungen der Chromatophoren etwas vorauseilte. Die Fig. 23—28 zeigen diese Vorgänge und bedürfen wohl keiner näheren Erläuterung.

Mir scheint diese Tatsache von Wichtigkeit, weil sie hinüberleitet zu Formen, die sich nach Typus I entwickeln, aber insofern eine Modifikation darstellen, als bei ihnen das eben geschilderte — für *Sorastrum* abnorme — Verhalten der Pyrenoide konstant geworden ist. Auch diese Formen pflanzen sich durch simultane Teilungen fort, das Pyrenoid teilt sich aber mit dem Chromatophor und in die Tochterzellen eingeht. Eine solche Form stellen die Fig. 30 u. 31 dar. Es handelt sich um eine *Chlorella*-artige Zelle, die sich von *Chlorella* aber durch das Auftreten von vielkernigen Zellen unterscheidet. Fig. 30 zeigt eine dreikernige, Fig. 31 eine mehrkernige Zelle. Die Kerne liegen in der Mitte, die geteilten Chromatophoren, jeder mit einem Pyrenoid, an der Peripherie der Zelle. Ich konnte diese Form in den gebräuchlichen Bestimmungsbüchern nicht finden, vielleicht ist sie bisher als *Chlorella* angesehen worden.<sup>2)</sup> Ich führe sie nur als Beispiel dafür an, daß auch diese Art der Fortpflanzung realisiert ist.

Wenn man nach diesen Gesichtspunkten weitere Gattungen der *Protococcales* untersuchen wird, wird man wohl bald zu größerer Klarheit kommen. Vorläufig müssen die wenigen mitgeteilten Tat-

<sup>1)</sup> Daß es sich um eine Abnormität handelte, zeigten die häufigen Mißbildungen der Zellen. Ich sah Zellen mit 3, 5 und 6 Stacheln, *Tetraëdron*-artige Zellen, solche von ganz abnormer Größe usw. Sie war vielleicht durch die üppige Ernährung und die stete Fortpflanzung, die die Zellen nicht zur Ruhe kommen ließ, hervorgerufen.

<sup>2)</sup> Die Zellen sind kugelig, ihr Durchmesser beträgt 12  $\mu$ , der Chromatophor ist eine parietale Platte. Sie bilden unregelmäßig Kolonien. Die Fortpflanzung erfolgt durch Autosporen. Gefunden im Moor von Kainisch (Obersteiermark).

sachen genügen. Sie zeigen — meiner Ansicht nach — wenigstens den Weg, auf dem man weiter kommen kann.

Wien, Botanisches Institut der Universität.

---

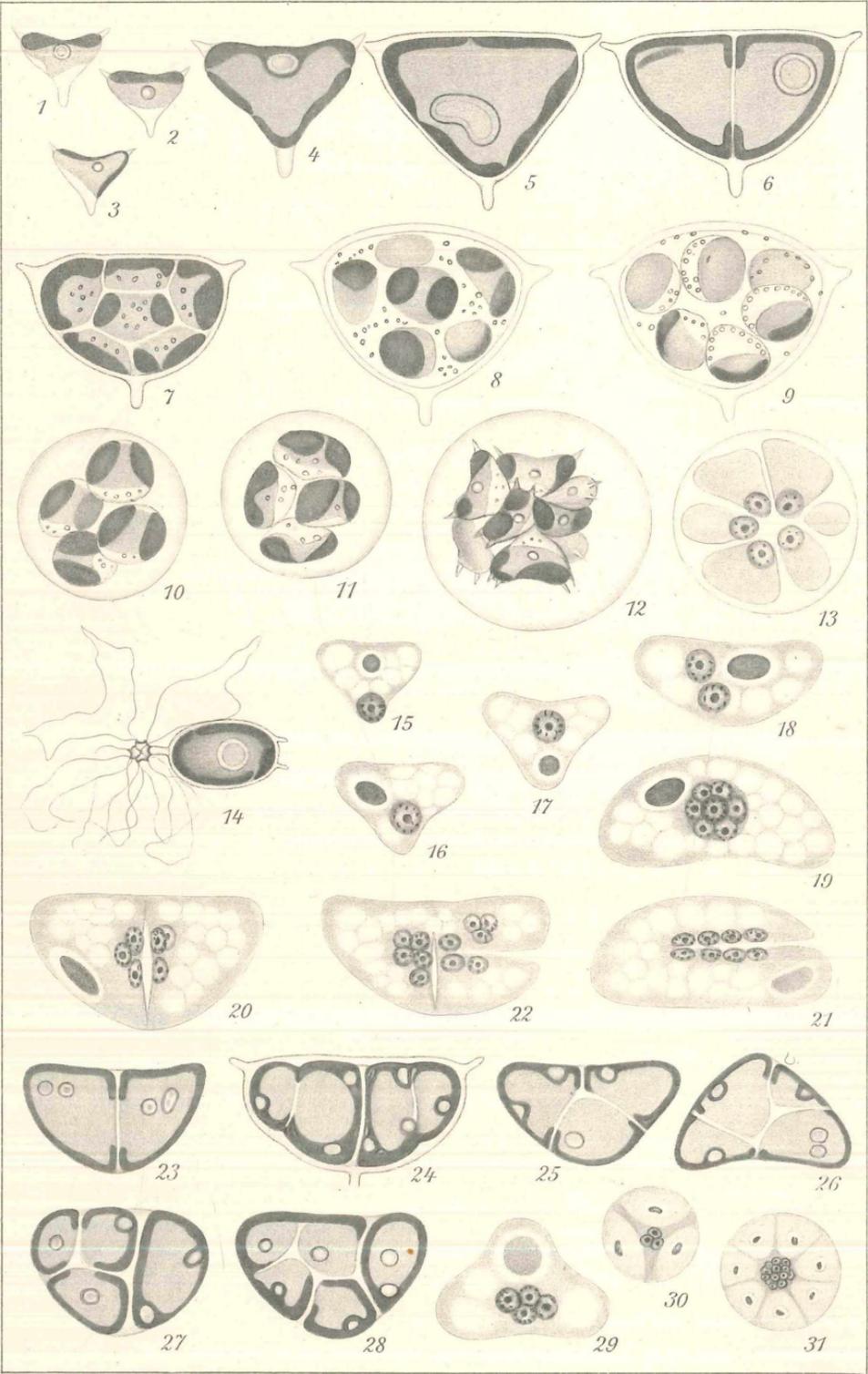
### Tafelerklärung.

#### Tafel 22.

Ungefähre Vergrößerung 2000:1. Fig. 13, 15—21, 29—31 nach mit HEIDENHAIN'S Hämatoxylin gefärbten Balsampräparaten, die übrigen lebend.

Fig. 1—28 *Sorastrum spinulosum*.

- Fig. 1—3. Junge Zellen.  
Fig. 4. Ältere Zelle.  
Fig. 5. Erwachsene Zelle.  
Fig. 6. Beginn der Zoosporenbildung.  
Fig. 7—9. Entwicklung der Zoosporen.  
Fig. 7. (11 Uhr 15 Min.) Plasma in Ruhe.  
Fig. 8. (12 Uhr 30 Min.) Plasma in Bewegung.  
Fig. 9. (12 Uhr 45 Min.) Fertige Zoosporen, die in diesem Fall keine Bewegung erlangt haben.  
Fig. 10. Entleerte Blase mit Zoosporen, die Geißeln nicht eingezeichnet.  
Fig. 11. Dieselbe, 10 Min. später.  
Fig. 12. Eine junge Kolonie, noch von der Blase umgeben.  
Fig. 13. Junge Kolonie vor der Ausbildung der Pyrenoide.  
Fig. 14. Eine alte Kolonie, deren Zellen bis auf eine Zoosporen gebildet haben.  
Fig. 15—19. Verschieden alte Zellen, die Vermehrung der Kerne zeigend.  
Fig. 20—22. Verschiedene Stadien der Zellklüftung.  
Fig. 23—28. Abnorme Teilungen des Chromatophors bei der Zoosporenbildung mit Teilungen des Pyrenoids.  
Fig. 29. Alte, mehrkernige Zelle von *Coelastrum probiscideum*.  
Fig. 30 u. 31. *Chlorella*-artige Protococcacee, junge und alte Zelle.
-



# 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: 1924

Band/Volume: [47\\_1924](#)

Autor(en)/Author(s): Geitler Lothar G.

Artikel/Article: [Die Entwicklungsgeschichte von Sorastrum spinulosum und die Phylogenie der Protococcales 440-447](#)