Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Protophyten.

Herausgegeben von Dr. Bruno Schussnig.
Privatdozent an der Universität Wien.

V. Beitrag zur Kenntnis der Schwärmerbildung bei der Gattung *Cladophora* [1]).

Von

Hanna Czempyrek.

(Hierzu 10 Textfiguren.)

Einleitung.

Der Vorgang der Schwärmerbildung bei Siphoneen und Siphonocladeen wurde an lebenden Objekten oftmals beobachtet und beschrieben, so daß wir über den prinzipiellen Hergang der Bildung und Entleerung von Schwärmzellen in bzw. aus den Mutterzellen in großen Umrissen unterrichtet sind. Einen ersten Versuch auch in die feineren Vorgänge bei der Umwandlung einer vegetativen in eine sporogene Zelle einzudringen finden wir bereits in den Arbeiten von Schmitz und Berthold; doch blieb es erst Strasburger vorbehalten uns einen mehr genaueren Aufschluß über die in Rede stehenden Prozesse, speziell bei der Gattung *Cladophora*, zu geben. Seit Strasburger hat die Literatur keine weitere Leistung

---

[1]) Die vorliegende Arbeit war bereits im Sommer 1928 abgeschlossen. Da aber damals die Frage nach den Gametangien und dem Phasenwechsel bei dieser Art noch fraglich war, habe ich die Veröffentlichung so lange hinausgeschoben, bis durch eine Nachuntersuchung (s. Beitrag VI dieser Serie) in die noch fraglichen Punkte Klarheit gebracht wurde. Anmerkung des Herausgebers.

auf diesem Gebiete aufzuweisen, was am klarsten daraus hervorgeht, daß OLTMANNS auch noch in der neuen Auflage seines Algenbuches bloß die alten STRASBURGER'schen Angaben anführen kann. Eine detailliertere Untersuchung über die Art und Weise der Schwärmerbildung, sowie über den feineren Bau der Schwärmzellen selbst, ist aber heutzutage ein Gebot der immer mehr nach Differenzierungsmerkmalen fahndenden natürlichen Systematik und es ist dieses Vorgehen nichts anderes, als die praktische Anwendung einer Methodik auf die niederen Pflanzen, welche bei den höheren Blütenpflanzen in den letzten Dezennien so wertvolle Resultate für den Ausbau des natürlichen Systems gezeitigt hat. Von dieser Erkenntnis ausgehend, hat mich Herr Doz. Dr. SCHUSSNIG mit der Untersuchung zweier *Cladophora*-Formen betraut, die er vor einigen Jahren in der Umgebung Wiens gerade im Zeitpunkt reichlicher Schwärmerbildung gesammelt hatte. Wie immer bei derartigen gelegentlichen Funden, so ist auch diesmal das Material die Beantwortung mancher Frage schuldig geblieben; doch sind die Ergebnisse meiner Untersuchung immerhin geeignet einen neuen Beitrag zur genaueren Kenntnis der Vorgänge bei der Sporogenese der Gattung *Cladophora* zu liefern, welche, wenn sie auch nur als Initiative für weitere planmäßige Studien gelten können, doch eine Reihe von wertvollen Einzelheiten bringen.

Untersucht wurden in dem angedeuteten Sinne zwei Formen der Gattung *Cladophora*. Es bedarf einer besonderen Formenkenntnis und Erfahrung, um die Zugehörigkeit zu einer der vielen *Cladophora*-Arten und -Varietäten feststellen zu können. Ihre genaue Bestimmung nahm Prof. Dr. VIKTOR SCHIFFNER vor, wofür ich ihm auch an dieser Stelle meinen Dank aussprechen möchte.

Ein genauer Vergleich der von HEERING in PASCHER'S „Süßwasserflora" zusammengestellten *Cladophora*-Arten ergab, daß die beiden behandelten Formen in den Formenkreis der *Cladophora glomerata* gehören und zwar entspricht die eine im Wienfluß bei Hütteldorf gesammelte der Form *Cladophora glomerata* KÜTZING, die zweite, in der alten Donau gesammelte, der Form *Cladophora callicoma* subforma *Kützingiana*.

KÜTZING hat diese beiden Formen als zwei verschiedene Arten betrachtet und behandelt, und zwar entspricht:

Cladophora glomerata KÜTZING = *Cladophora glomerata* (KÜTZING: Tab. phyc. IV, tab. 36).

Cladophora callicoma subforma *Kützingiana* = *Cladophora macrogonya* (KÜTZING: Tab. phyc. IV, tab. 36).

Ich will mich bei der weiteren Besprechung der Bezeichnungsweise HEERING's anschließen, so daß die im Wienfluß gesammelte Form unter *Cladophora glomerata*, die aus der alten Donau stammende unter dem Namen *Cladophora callicoma* zu führen wäre. Im vegetativen Zustand sind die beiden Formen nur bei einiger Erfahrung und Einsicht auseinander zu halten — *Cladophora callicoma* hat neben kleineren Unterschieden in der Anordnung der Verzweigung verhältnismäßig längere Zellen — dagegen ist während der Schwärmerausbildung und an den fertigen Schwärmern mühelos eine Reihe unterscheidender Merkmale festzustellen.

Das Material wurde in toto und in Schnitten untersucht. Die Fixierung erfolgte bei beiden Arten mit Sublimat-Alkohol-Eisessig. Es wurden verschiedene Färbemethoden in Anwendung gebracht. Die in toto gefärbten Präparate wurden zum Teil nach HEIDENHAIN (*Cladophora glomerata*), zum Teil nach DELAFIELD (*Cladophora callicoma*) gefärbt. Die Schnittpräparate wurden zum größeren Teil auch nach HEIDENHAIN, zum anderen nach der FLEMMING'schen Dreifach-Färbung behandelt. Im allgemeinen ist aber zu sagen, daß die Schnitte — es wurden Schnitte in allen Dicken von 3—7 μ gemacht — im wesentlichen nicht mehr und nicht deutlicher zeigten, was schneller und einfacher schon an den in toto gefärbten Präparaten zu sehen gewesen war. Man kann ohne die langwierigen Einbettungs- und Schneidemethoden zu demselben Resultat gelangen. Die aus den Schnittpräparaten gewonnenen Beobachtungen sind zwar angenehme Ergänzungen, gäben aber allein, ohne die genaue Kenntnis des in toto-Materials, ein zu unsicheres und vieldeutiges Bild. Schon allein der Umstand, daß durch das Schneiden die Sporenmutterzellen verletzt und die einzelnen Schwärmeranlagen aus der Mutterzelle herausgerissen werden können, macht das Beobachten und Schlüsseziehen nach Schnittpräparaten zu einer riskanten Sache. Da außerdem das in toto gefärbte Material in diesem Falle infolge der relativen Durchsichtigkeit der Objekte eine sehr genaue Beobachtung zuläßt, sind nahezu alle dieser Arbeit beigefügten Zeichnungen nach in toto gefärbten Präparaten gemacht, nach Schnitten nur soweit sie der Ergänzung wegen notwendig waren.

Von ausschlaggebender Bedeutung für die Beantwortung der in dieser Arbeit sich ergebenden Fragen ist die Art und Intensität der Färbung. Ich glaube, daß beispielsweise die Unklarheiten in der Frage des Bestehen- oder Nichtbestehenbleibens der Pyrenoide bei der Schwärmerbildung, auf die man in der Literatur über

Cladophora immer wieder stößt, neben anderen Zufälligkeiten hauptsächlich auf Verschiedenheiten beruhen, die in der Färbung begründet sind. Ich komme in einem späteren Zusammenhange noch einmal darauf zurück.

Der Bau der vegetativen Zelle.

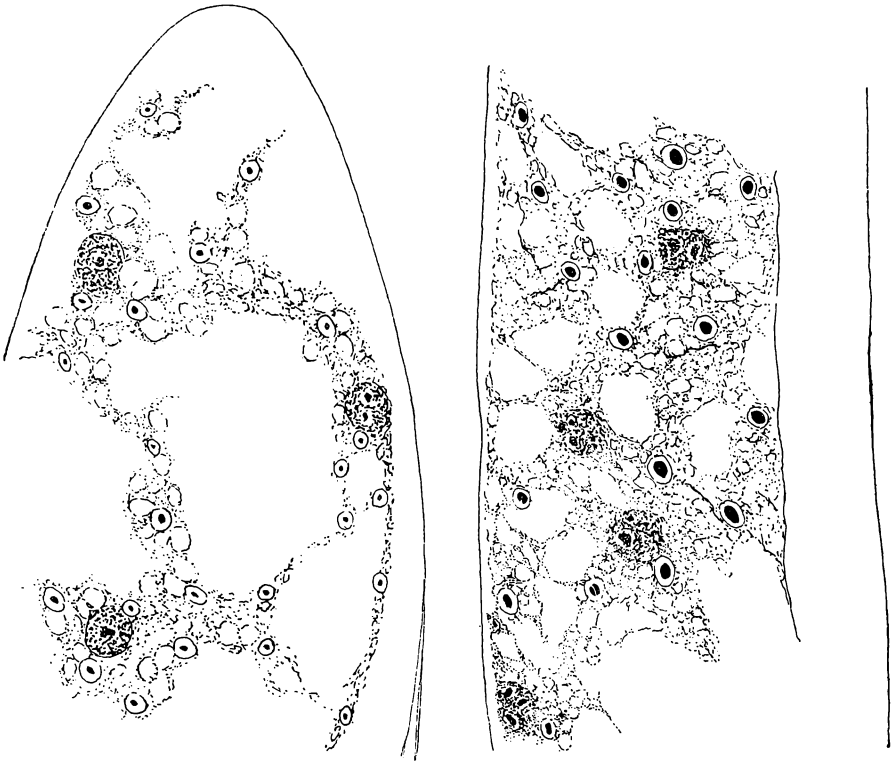
Die vegetative Cladophorenzelle ist in bezug auf ihren Bau, Membran, Chromatophor und Kerne so oft und eingehend behandelt worden, daß ich mich auf eine nähere Beschreibung derselben im allgemeinen nicht einlassen werde, sondern nur die Unterschiede der zwei hier behandelten Formen festhalten will.

Es wurde schon eingangs erwähnt, daß *Cladophora callicoma* und *Cladophora glomerata* Unterschiede im Längen-Breitenverhältnis der einzelnen Zellen aufweisen. Was den feineren Bau der Zelle anlangt, muß jede Verschiedenheit mit Vorsicht aufgenommen werden, da sein Aussehen mit der Färbung und sonstigen Umständen innerhalb ein und derselben Spezies sehr wechselt. Fig. $1_{1,2}$ möge dies anstatt vieler Worte illustrieren.

Eine Betrachtung und Vergleichung der beiden Figuren ergibt ohne weiteres gewisse Unterschiede im Aussehen und in der Verteilung des Zellinhaltes. *Cladophora glomerata* (Fig. 1_2) mit ihrem scharf konturierten, netzförmigen Chromatophor gibt ein ganz anderes Bild als *Cladophora callicoma*, wo der Chromatophor zwar auch eine netzförmige Anordnung zeigt, aber in ganz anderer Art; er ist aus feinen, rundlichen Scheibchen zusammengesetzt, die bei Behandlung mit Hämatoxylin eine leicht graue Farbe annehmen. Die Scheibchen liegen in einer feinkörnigen Grundsubstanz, die mitunter eine wabige Struktur aufweist, wodurch das Auseinanderhalten von Scheibchen und Grundsubstanz oft sehr erschwert ist. In dieser Grundsubstanz, zwischen den Chromatophorscheibchen, liegen die Pyrenoide mit ihrem hellen Hof eingebettet. Bei *Cladophora glomerata* dagegen ist das Chromatophorennetzwerk dichter und die primären Scheibchen, die bei *Cladophora callicoma* als die eigentlichen Chromatophoren anzusehen sind, lassen sich hier nicht so deutlich ausnehmen. Es entsteht auf diese Weise das allbekannte Bild eines netzig durchbrochenen „Chromatophors“, wobei die Lücken zwischen den Maschen durchschnittlich viel enger als bei *Cladophora callicoma* sind. Die Pyrenoide liegen im Chromatophorennetz verstreut und sind ebenfalls von einem lichten, die Stärke führenden Hof umgeben. Unter diesem Chromatophoren-

netz, welches im peripheren Plasmabelag eingeschlossen ist, kann man sowohl in den vegetativen als auch in den fertilisierten Zellen ein zartes Maschenwerk dünner Plasmastränge wahrnehmen, die das Lumen der Zelle — den zentralen Saftraum — durchziehen.

Es ist interessant in diesem Zusammenhange darauf hinzuweisen, daß STRASBURGER in seiner Wiedergabe einer vegetativen Zelle von



1 2

Fig. 1. 1 *Cladophora callicoma.* 2 *Cladophora glomerata.* Struktur des Chromatophorennetzwerkes in den vegetativen Zellen.

Cladophora glomerata sowohl dieses über die ganze Bildfläche der Zelle ausgebreitete Netzwerk, wie auch Scheibchen und Pyrenoide gezeichnet hat. Daraus geht meiner Meinung nach die Tatsache hervor, daß dasjenige Gebilde, welches man bei verschiedenen *Cladophora*-Arten als „netzförmiger Chromatophor" bezeichnet, seine Entstehung einem sekundären Differenzierungsprozeß innerhalb der Zelle verdankt und daß die eigentlichen „Chromatophoren" die kleinen Scheibchen sind, welche im Netzwerk eingebettet sind.

Im Zustand der Schwärmerentwicklung ändern die Kerne und der übrige Zellinhalt ihr Aussehen und ihre Anordnung.

Der Bau der sporogenen Zellen.

Die Zellen, in denen es zur Ausbildung von Schwärmern kommt, liegen, wie dies auch von früheren Beobachtern immer wieder angegeben wurde, terminal. Man kann im allgemeinen sagen, daß die Schwärmerentwicklung an den Zweigenden anfängt und gegen die Basis zu fortschreitet. Trotzdem kommt es nicht selten vor, daß tiefer basalwärts gelegene Zellen früher ihre Schwärmer entleeren, als näher der Spitze zu liegende, so daß wohl anzunehmen ist, daß in diesen letzteren auch die Schwärmerbildung früher eingesetzt hat.

Die ersten Anzeichen für die Zoosporenbildung geben sich in einer starken Vermehrung der Kerne zu erkennen. Die Kerne teilen sich rasch und oft so allgemein, daß man Zellen beobachten kann, in denen sich nahezu alle Kerne gleichzeitig im Teilungszustande befinden. Es ergibt sich dabei ein Bild, welches für den Beginn des sporogenen Zustandes durchaus als charakteristisch zu bezeichnen ist. Diese Wesenszüge kann man besser kennzeichnen, wenn man die vegetativen Zellen zum Vergleich heranzieht. In den letzteren trifft man auch sehr oft Kernteilungen an, doch ist die Zahl solcher in Teilung begriffener Kerne immer beschränkt, was zur Folge hat, daß zwischen der Größe der Zelle und der Anzahl der Kerne eine mehr oder weniger stabile Relation beibehalten wird. Dieses gegenseitige Verhältnis ist wohl so zu erklären, daß Kernvermehrung und Streckung der Zelle korrelativ erfolgt. Auch bleibt bei diesen Vorgängen in der vegetativen Zelle der Habitus derselben, namentlich was den Bau der Chromatophoren anbelangt, unverändert. In den sporogenen Zellen dagegen wird dieses korrelative Gleichgewicht zwischen Kernzahl und Zellgröße zugunsten der ersteren verschoben, d. h. mit anderen Worten, während die Größe der sporogenen Zelle, von einer geringen Dickenzunahme abgesehen, unverändert bleibt, nimmt die Zahl der durch Teilung vermehrten Kerne unverhältnismäßig stark zu. Wenn man dazu noch die Veränderungen in der Chromatophorenstruktur berücksichtigt, so ergibt dies alles einen Komplex von Merkmalen, die in ihrem Zusammenspiel ein recht charakteristisches Aussehen der sporogenen Zelle ergeben.

Die Teilung der Kerne habe ich nicht genauer verfolgt, weil dies schon zu wiederholten Malen, zuerst von Strasburger, später

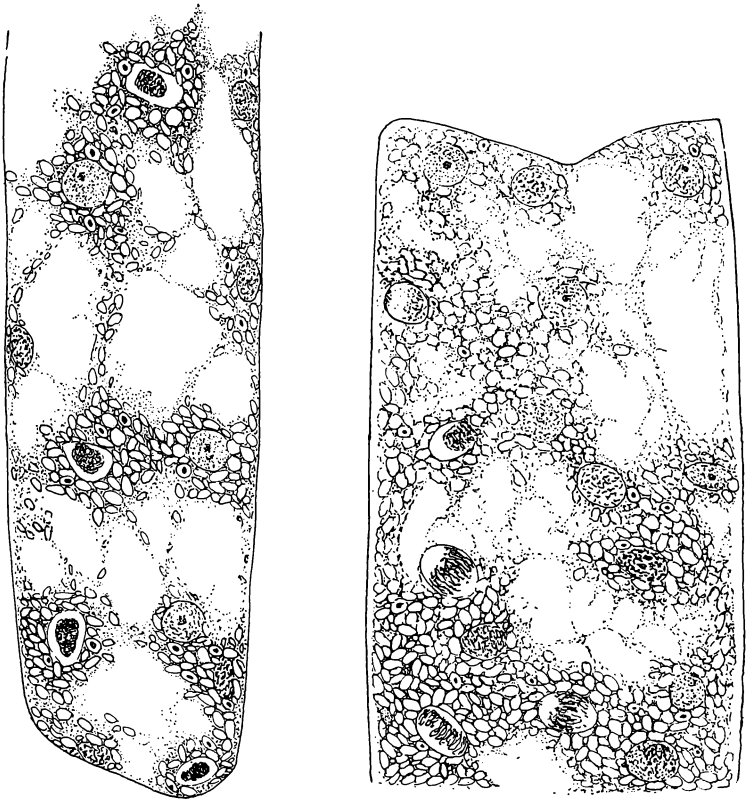
von Němec und in den letzten Jahren von Carter, Schussnig, Czurda und de T'Serclaes genauer verfolgt wurde. Besonders die Untersuchung der vegetativen Kernteilung durch de T'Serclaes ist so eingehend, daß eine neuerliche Untersuchung nicht unbedingt nötig erschien. Die meisten dieser Arbeiten dürften sich auf die vegetative Kernteilung in den vegetativen Zellen beziehen. Nur bei der Arbeit von Carter scheint mir, daß die Verfasserin die Kernteilungen in den sporogenen Zellen, wenigstens teilweise, vor sich hatte. Ich möchte bloß in diesem Zusammenhange darauf hinweisen, daß das Teilungsbild der Kerne in den sporogenen Zellen etwas verschieden von dem der gewöhnlichen, vegetativen Kernteilungen zu sein scheint. Dieser Unterschied drückt sich darin aus, daß die Spindel etwas spitzer an die beiden Pole zuläuft, daß ziemlich deutliche Spindelfasern sichtbar sind und daß möglicherweise Centrosome an den Spindelpolen vorkommen. Ich wage jedoch kein endgültiges Urteil über die Verschiedenheiten zu fällen, weil das Material nur mit einer einzigen Fixierungsflüssigkeit behandelt war und das Material für eine so subtile Arbeit nicht günstig genug war.

Ich will nun zur Besprechung der Zell- und Kernveränderungen übergehen, die sich während der Sporogenese abspielen; und da diese Vorgänge bei den beiden untersuchten Formen verschieden sind, so will ich sie im folgenden getrennt behandeln.

Cladophora callicoma subforma *Kützingiana.*

Wie aus Fig. 2_{1-2} ersichtlich ist, geht gleichzeitig mit der Kernvermehrung eine Anhäufung von Plasma und von Chromatophorenscheibchen um die Kerne herum Hand in Hand. Die Zellen werden dabei auch inhaltsreicher und da sie infolge der Kern- und Plasmavermehrung intensiver die Farbe aufnehmen, sind sie auch schon mit einer schwachen Vergrößerung sofort als Fortpflanzungszellen zu erkennen. Außerdem ändert sich bisweilen die Form der Sporenmutterzelle, sie nimmt ein tonnenförmiges Aussehen an. Die Anreicherung der Zelle mit Kernen und den um diese herumgelagerten Chromatophorenscheibchen und Pyrenoiden geht so weit, daß ein in der Aufsicht nahezu lückenloser Wandbelag entsteht. Hat dieser Vorgang einen gewissen Grad erreicht, dann gruppieren sich die Chromatophorenscheibchen in Haufen um die einzelnen Zellkerne; jeder Kern wird von einem dichten Chromatophorenmantel umgeben. Die Kerne liegen nahezu durchwegs so, daß sie gegen das Innere der Zelle zu halbkugelig vorspringen.

Das ist insofern bemerkenswert, als sich in der späteren Entwicklung ihre Lage genau umkehrt, so daß sie nach außen vorspringen. Die Chromatophorenscheibchen stellen sich bei ihrer Umlagerung um die Zellkerne häufig so, daß ihre Längsachse radial zum Zellkern liegt, wodurch die beginnenden Schwärmeranlagen ein sternartiges Aussehen bekommen, eine Erscheinung, die auch schon



1 2

Fig. 2. *Cladophora callicoma.* Beginn der Fertilisierung der Schwärmer liefernden Zellen.

von STRASBURGER richtig wiedergegeben wird (vgl. Fig. 3_{1-2}); nur hält STRASBURGER die sich um den Kern drängenden Chromatophorenscheibchen für Stärkekörner. Die Kontraktion des Plasmas und der darin eingebetteten Chromatophoren und Pyrenoide um den Zellkern führt dazu, daß die einzelnen Schwärmeranlagen deutlich werden und sich in kugelige Massen abzurunden beginnen. Im Anfang stehen sie noch durch Plasmabrücken, in denen auch

einzelne Chromatophorenscheibchen liegen, untereinander in Verbindung. Später werden sie immer lockerer, bis schließlich auch die letzten feinen Plasmafäden verschwinden (Fig. 3).

Im allgemeinen ist die Kernvermehrung in diesem Stadium des Deutlich-werdens der einzelnen Schwärmeranlagen bereits abgeschlossen. Es gibt aber doch Fälle, wo es auch jetzt noch zu Kernteilungen kommt, wie Fig. 3_1 zeigt. Der Kern in der Schwärmeranlage links oben befindet sich im Teilungszustande, obwohl die einzelnen Schwärmeranlagen schon recht deutlich sind. Das läßt vermuten, daß es in diesem besonderen

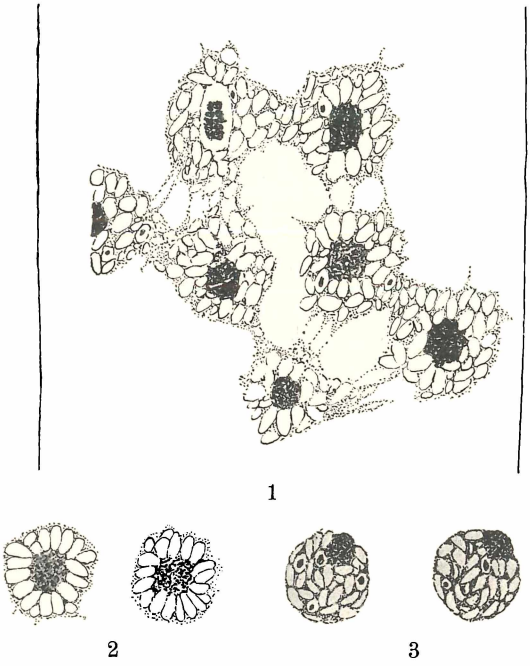


Fig. 3. *Cladophora callicoma.* Ausdifferenzierung der Schwärmeranlagen (1—2) und fast fertige Schwärmer (3).

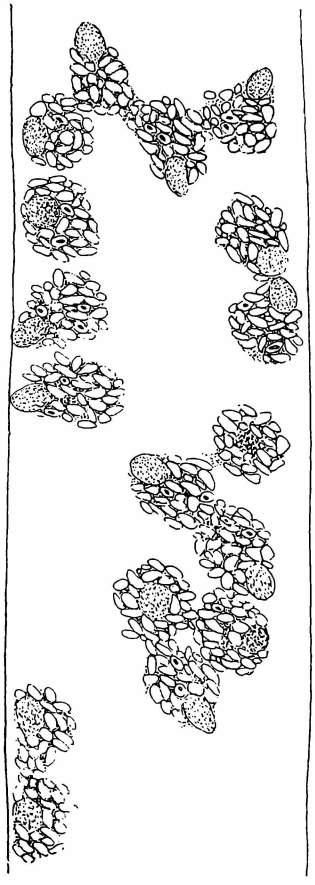


Fig. 4. *Cladophora callicoma.* Schwärmeranlagen kurze Zeit vor Fertigstellung der Schwärmer.

Fall zu mehrkernigen Schwärmern kommen kann. Trotzdem konnte ich solche bei *Cladophora callicoma* nie beobachten, wohl aber, und zwar gar nicht so selten, bei *Cladophora glomerata.* Ich komme bei Besprechung dieser Art noch einmal darauf zurück.

In den beobachteten Präparaten finden sich alle Übergänge vom Anfangsstadium der Kontraktion und Abrundung bis zu den kugeligen und vollständig voneinander gelösten Schwärmern. Die Zerteilung des Zellinhaltes in die einzelnen Schwärmeranlagen erfolgt zum Unterschied von *Cladophora glomerata* gleichzeitig und immer so, daß sofort die einzelnen Schwärmeranlagen sichtlich werden, d. h. sich jeder Kern mit seiner zugehörigen Plasmamasse und seinen Chromatophoren für sich abhebt. Die Teilung ist also eine simultane. Auch habe ich niemals gesehen, daß die Schwärmeranlagen durch Zerklüftung des Plasmas herausgeschnitten werden. Der Inhalt der Mutterzelle verdichtet sich vielmehr um die Kerne herum und die Sporenanlagen werden durch Zusammenziehen — nicht durch Spaltung! — des Plasmas herausmodelliert.

Mit der Abrundung ist aber die Entwicklung noch nicht abgeschlossen. Diese sternartigen Schwärmeranlagen mit ihrem zentral gelegenen Zellkern (Fig. 3_2) verändern ihre Gestalt noch einmal vollständig. Der Zellkern wandert an die Peripherie, so weit, daß er mitunter direkt halbkugelig vorspringt. Dann erst beginnt sich der Schwärmer zu strecken (Fig. 3_3 und 4) und der Kern liegt im vorderen, zugespitzten Ende. Die endgültige Form ist lang birnförmig. Der fertige Schwärmer besitzt eine feinkörnige Grundsubstanz, in der zahlreiche Chromatophoren und eine Anzahl von Pyrenoiden eingebettet liegen; nur das vordere, spitze Ende ist meist davon frei und zeigt eine feine, farblose Struktur. Die Frage des Persistierens der Pyrenoide, die Oltmanns nach dem Beispiel Strasburger's, Berthold's, Klebs' und Kuckuck's verneint — im Gegensatz zu Schmitz, der sich für das Erhaltenbleiben der Pyrenoide ausspricht — muß ich nach meinen Beobachtungen für *Cladophora callicoma* bejahen. Die Chromatophorenscheibchen mögen wohl vorübergehend infolge des dichteren Gefüges im Schwärmer schwer sichtbar werden, die Pyrenoide dagegen sind vom Anfang bis zum Ende der Entwicklung deutlich zu beobachten. Sie büßen zwar, da sie sich gleichzeitig mit den Kernen auch teilen, etwas von ihrer Größe ein, es gibt jedoch keinen Schwärmer, der nicht gleich von Anfang an einige Pyrenoide besäße. Auch an den bereits mit einer Membran umgebenen und auskeimenden Schwärmern sind sie immer zu beobachten. Für *Cladophora glomerata* gilt das nicht. Bei Besprechung dieser Form soll gezeigt werden, wie weit beim Vorhandensein der Pyrenoide besondere Umstände maßgebend waren. Auf diesen Wechsel, der vielleicht nur ein Wechsel im Sichtbarwerden und Unsichtbarbleiben ist, werden wahrscheinlich

auch die oben erwähnten Meinungsverschiedenheiten der genannten Forscher zurückzuführen sein.

Cladophora glomerata Kützing.

Schon ein Vergleich der Fig. 1 und 2 mit Fig. 5 läßt die Unterschiede zwischen *Cladophora glomerata* und *Cladophora callicoma* deutlich erkennen. Zunächst fällt in den vegetativen Zellen der ersteren Art auf, daß die Chromatophorenscheibchen — wie ich schon weiter oben erwähnte — nicht sichtbar sind.

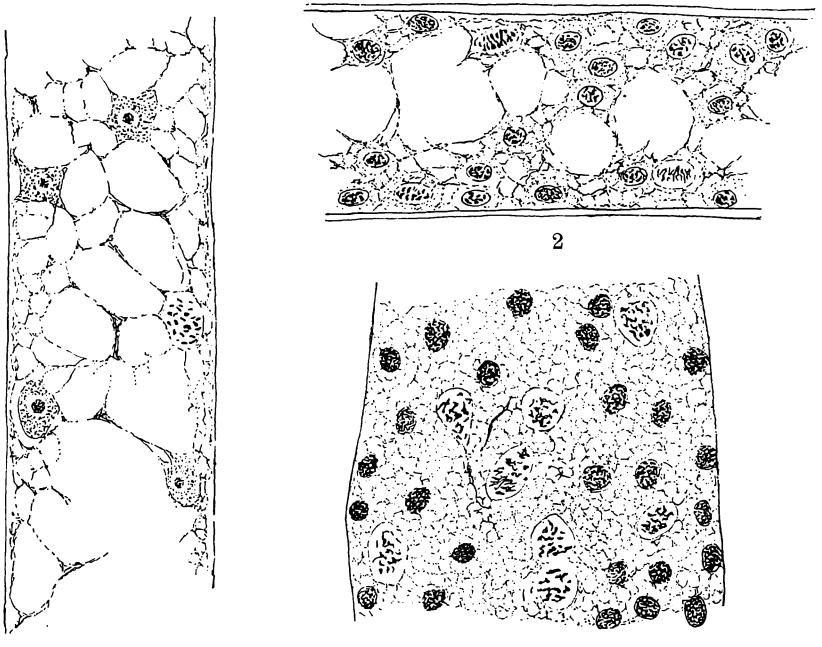
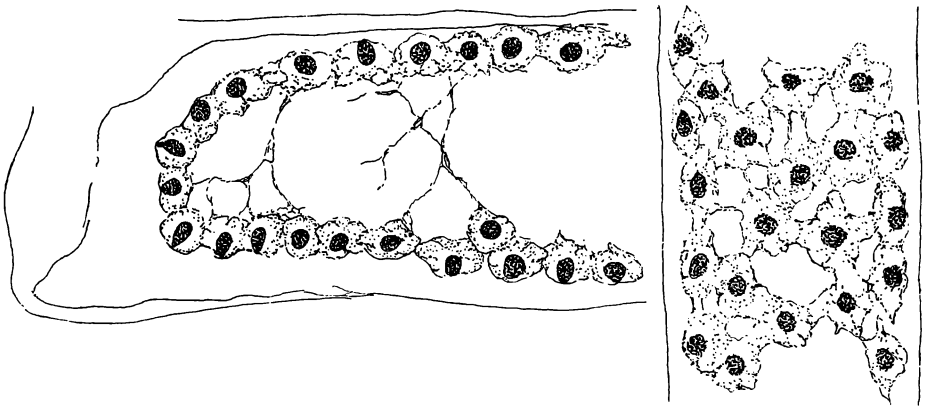


Fig. 5. *Cladophora glomerata.* 1 Bild einer vegetativen Zelle im optischen Durchschnitt. 2 Beginn der Kernvermehrung vor der Zoosporenbildung. 3 Späteres Stadium davon.

Wahrscheinlich sind die primären Chromatophorenelemente hier so klein geworden, daß man sie speziell im gefärbten Präparat nicht mehr als solche erkennen kann. Jedenfalls ist dieser Unterschied im strukturellen Aufbau der Chromatophorensubstanz wichtig für die spezifische Unterscheidung dieser beiden hier behandelten *Cladophora*-Formen.

Bei *Cladophora glomerata* tritt mit der Kernvermehrung eine Änderung des im Wandbelag der Zelle ausgespannten Chromato-

phorennetzwerkes ein. Es wird dichtmaschiger und zieht sich gegen die Zellkerne hin zusammen (Fig. 5_2). Man kann bei *Cladophora glomerata* noch mehr, als bei *Cladophora callicoma* die Vermehrung des Plasmas und seine Verdichtung um die Zellkerne beobachten. Schließlich erhält man das Bild, wie es Fig. 5_3 zeigt, wo die Kerne, von denen noch viele in Teilung begriffen sind, in eine zusammenhängende, feinmaschige Masse eingebettet erscheinen. Mit dem Abschluß der Kernvermehrung zieht sich der ganze Zellinhalt etwas von der Wand zurück. Erst jetzt werden, offenbar durch Kontraktion des Plasmas, die zu den Kernen gehörigen Plasmaportionen



1 2

Fig. 6. *Cladophora glomerata.* Ansicht von der Fläche (2) und im optischen Durchschnitt (1) ein und derselben Zelle zu Beginn der Fertilisierung.

deutlich. Im optischen Durchschnitt kann man sehen, daß die Schwärmeranlagen im allgemeinen die Tendenz haben, sich in einfacher Schicht um den zentralen Saftraum zu lagern, was ihnen aber meist nicht ganz gelingt (Fig. 6_1). Die Zellkerne treten an den äußeren Rand, so daß sie manchmal aus der kompakten Plasmamasse ein Stück herausragen; dabei kommt es häufig vor, daß die Kerne ihre runde Gestalt in eine birnförmige verändern und sich so einstellen, daß der schmälere Teil nach außen sieht (Fig. 6_1, $7_{1,2}$). Im optischen Durchschnitt lassen sich oft das Zellumen durchziehende und vakuolenbildende, derbe Plasmastränge verfolgen (Fig. 6_1, $7_{1,2}$). Die Plasmastränge dürften es auch gewesen sein, die E. STRASBURGER zu der irrigen Meinung verleitete, die Schwärmer würden durch „Spalten" aus dem Wandbelag herausgeschnitten werden.

Allmählich beginnen sich einzelne Schwärmeranlagen abzulösen. Dabei ist die Art und Weise des Sich-voneinander-Lösens in den einzelnen Zellen verschieden und, wie mir scheint, vom vorhandenen

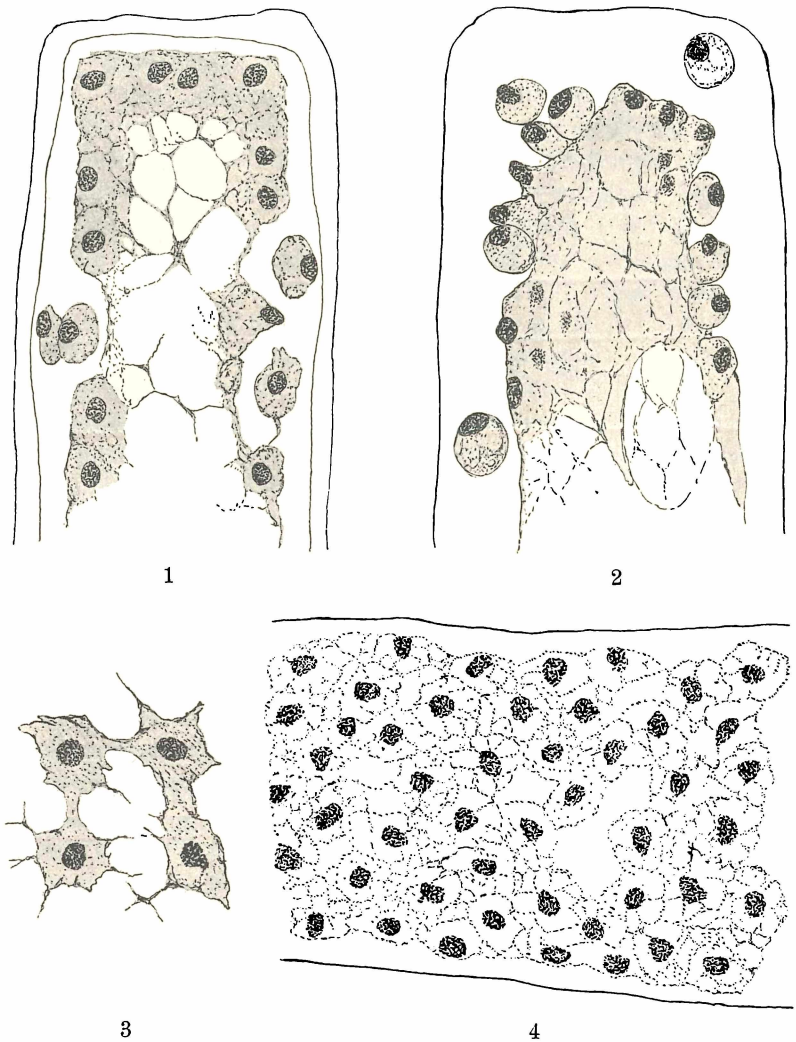


Fig. 7. *Cladophora glomerata.* Verschiedene Stadien der Fertilisierung vor der Zoosporenbildung.

Platz abhängig. Sie kugeln sich entweder einzeln direkt vom übrigen noch unzerteilten Plasmamantel ab (Fig. 7_{1-3}) oder es zerteilt sich der Zellinhalt in viele, eine mehr oder weniger große

Anzahl von Kernen enthaltende Stücke, wie es die Fig. 6_2, $7_{3,4}$ und 8_2 darstellen, die ihrerseits in der Regel wieder in so viele Teile zerfallen, als Kerne vorhanden sind. Die Frage, ob simultane oder sukzedane Teilung, ist also dahin zu beantworten, daß sowohl das eine wie das andere vorkommt. Aufteilung durch typische Spaltenbildung und schließliche polygonale Abplattung, von der OLTMANNS spricht, konnte ich niemals beobachten.

Es ist jedoch zu bemerken, daß auch in sehr weit vorgeschrittenen Vorbereitungsstadien der sporogenen Zellen Schwärmeranlagen zu beobachten sind, die mehrkernig sind und es auch bleiben. Ich habe schon bei Besprechung von *Cladophora callicoma* darauf aufmerksam gemacht, daß in schon fast völlig voneinander getrennten Schwärmeranlagen typische Kernteilungsfiguren auftraten und daß dies möglicherweise zu mehrkernigen Schwärmern führen könnte, obwohl sich bei *Cladophora callicoma* fertige mehrkernige Schwärmer nicht feststellen ließen. Bei *Cladophora glomerata* sind mir zwei- und dreikernige Schwärmer zu wiederholten Malen untergekommen. Hier scheint aber die Mehrkernigkeit nicht auf nachträgliche Teilung des Zellkernes, sondern auf eine unvollständige Trennung der Schwärmeranlagen zurückzugehen. Man gewinnt den Eindruck als blieben zwei oder drei Anlagen beisammen (Fig. 8_2). Solche mehrkernige Schwärmer sind auch entsprechend größer. Es ist außerdem nicht anzunehmen, daß sie, etwa noch nicht fertig ausgebildet, noch eine Teilung zu erwarten hätten, denn man konnte mehrkernige Schwärmer, die bereits zur Ruhe gekommen waren und sich mit einer Membran umgeben hatten und andere im Moment der einsetzenden Keimung beobachten (Fig. 8_4). Diese Erscheinung könnte man auch zur Erklärung der sog. „Macrozoosporen" heranziehen. Obzwar man nicht die soeben beschriebenen Vorgänge verallgemeinern darf, so glaube ich doch annehmen zu können, daß dies eine Möglichkeit ist, um sich das Zustandekommen von „Macrozoosporen" zu erklären.

Die noch im Sporangium eingeschlossenen Schwärmeranlagen sind, wie schon zu Beginn angedeutet, recht verschieden von denen von *Cladophora callicoma*. Niemals waren länglich-birnförmige Schwärmer in den Sporangienzellen zu finden, sie sind immer rund (Fig. 8_1), höchstens nach der Seite kaum merklich etwas ausgezogen, wo der Zellkern gelegen ist. Erst die freigewordenen Schwärmer nehmen eine längliche, aber immer noch breite Gestalt an. Der Kern liegt nie zentral, sondern immer ganz peripher. Der übrige Zellinhalt weist eine überaus feinkörnige, in feinen Maschen aus-

gespannte Struktur auf. Auf der vom Kern abgewendeten Seite liegen meist einige vereinzelte lichtbrechende Körperchen, offenbar Stärkekörner (Fig. 8_1). Fig. 8_3 u. $_4$ zeigen Schwärmsporen, die

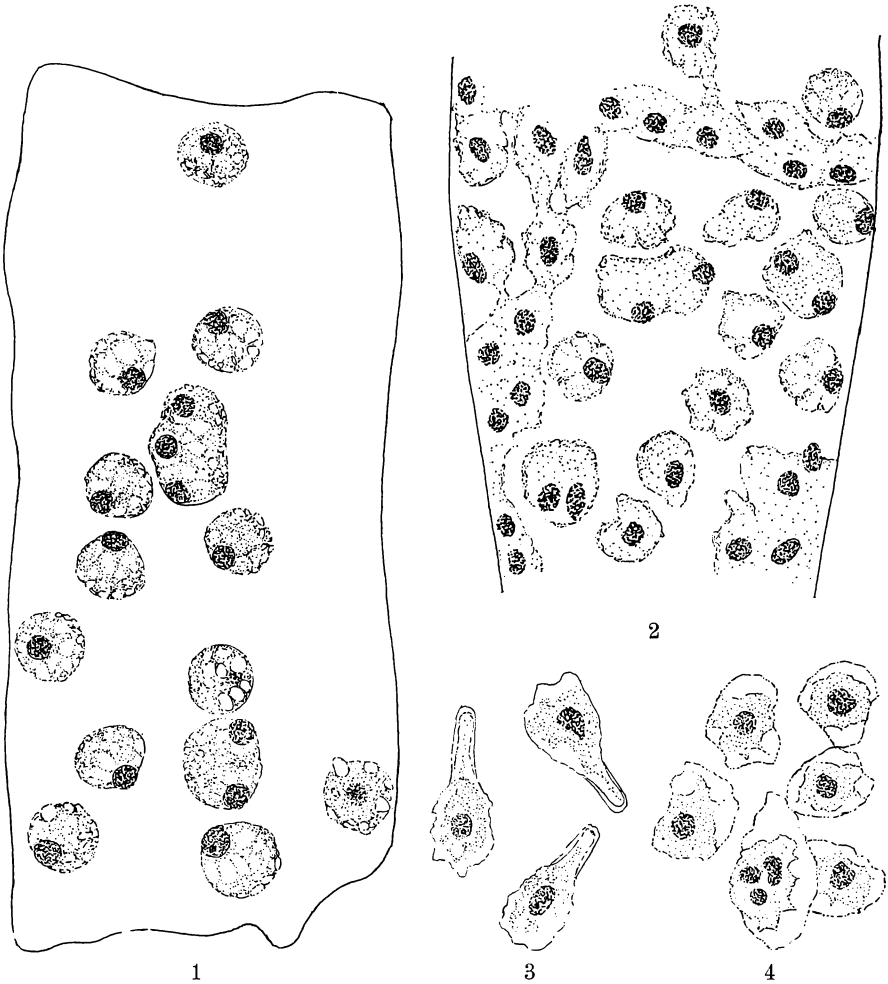


Fig. 8. *Cladophora glomerata*. Späte Stadien der Zoosporenbildung (1, 2) und auskeimende Zoosporen (3, 4).

bereits mit einer Membran umgeben sind. Es sind Zellen, die wahrscheinlich unmittelbar vor der Keimung stehen. In den Keimlingen liegen die Zellkerne wieder zentral, die Plasmamasse hebt sich von der Membran etwas ab und zwar an der Stelle, wo die junge Anlage

des Rhizoides liegt. In Fig. 8_3 ist diese Membranhaube über dem Rhizoidende ganz deutlich zu sehen.

Alle Schwärmzellen, auch die bereits keimenden, wurden innerhalb der Zoosporenmutterzelle, d. h. innerhalb der Membran beobachtet, die in Fig. 8_1 noch gezeichnet ist, bei den folgenden Zeichnungen aber der Einfachheit halber weggelassen worden ist.

Leider ist es mir nie gelungen bei einer der beiden behandelten Arten — trotz wiederholter Versuche — etwas über die Geißelbildung zu beobachten. Es ist dies wohl darauf zurückzuführen, daß die in der Mutterzelle verbleibenden Schwärmer sehr bald zur Ruhe kommen, sich an der Wand festsetzen und sogar auszukeimen beginnen. Unter solchen Umständen wurde also der Zeitpunkt des schwimmenden Schwärmers verpaßt. Auch ist die Struktur der Schwärmer im allgemeinen zu dicht, um so feine Strukturen im in toto-Präparat zu sehen. Immerhin scheint am vorderen Ende ein Basalkörnchen zu liegen, an dem die Geißeln inseriert sein dürften. Auch scheint die verwendete Fixierflüssigkeit für das Sichtbarmachen der Geißeln nicht günstig zu sein. Chromgemische, wie sie auch STRASBURGER anwendete, sind entschieden günstiger dafür.

Ein Restkörper scheint in den Zoosporangien nicht übrig zu bleiben. Die Mutterzelle ist, was besonders gut bei halbentleerten Zellen zu beobachten ist, völlig frei davon, und, soweit sie nicht von Schwärmern selbst erfüllt ist, vollkommen leer (Fig. 8_1). Wäre überhaupt ein Restkörper vorhanden, dann müßte man doch wohl annehmen, daß mit den in der Zelle vorhandenen Schwärmern wenigstens Teile von ihm mit zurückbleiben würden. In Zellen mit normalen und gesund aussehenden Schwärmern ließen sich jedoch derartige Reststücke niemals feststellen.

Ehe mit der Besprechung von *Cladophora glomerata* abgeschlossen wird, sei noch ein Punkt berührt, den ich zwar nicht nach allen Seiten hin restlos beantworten konnte, aus dem sich aber interessante Fragen ergaben. Das ist die Frage der Gametenbildung. BRAND und mit ihm alle anderen Forscher haben an den Süßwasser-Cladophoren nur ungeschlechtliche Schwärmsporen beobachtet. Gameten wurden nur an marinen Formen festgestellt. Von WILLE wird die Gameteneigenschaft überhaupt in Zweifel gezogen.

In den für diese Arbeit untersuchten Präparaten von *Cladophora glomerata* traten allenthalben Schwärmeranlagen auf, die in gewissem Sinne von den vorher besprochenen Zoosporenanlagen abwichen und zwar vor allem darin, daß die Kerne bei Färbung mit Hämatoxylin nicht wie die der Zoosporen eine dunkle, sondern eine

helle, gelbliche Färbung annahmen und diese Farbe auch beibehielten bei Anwendung einer weitaus intensiveren Färbung, als

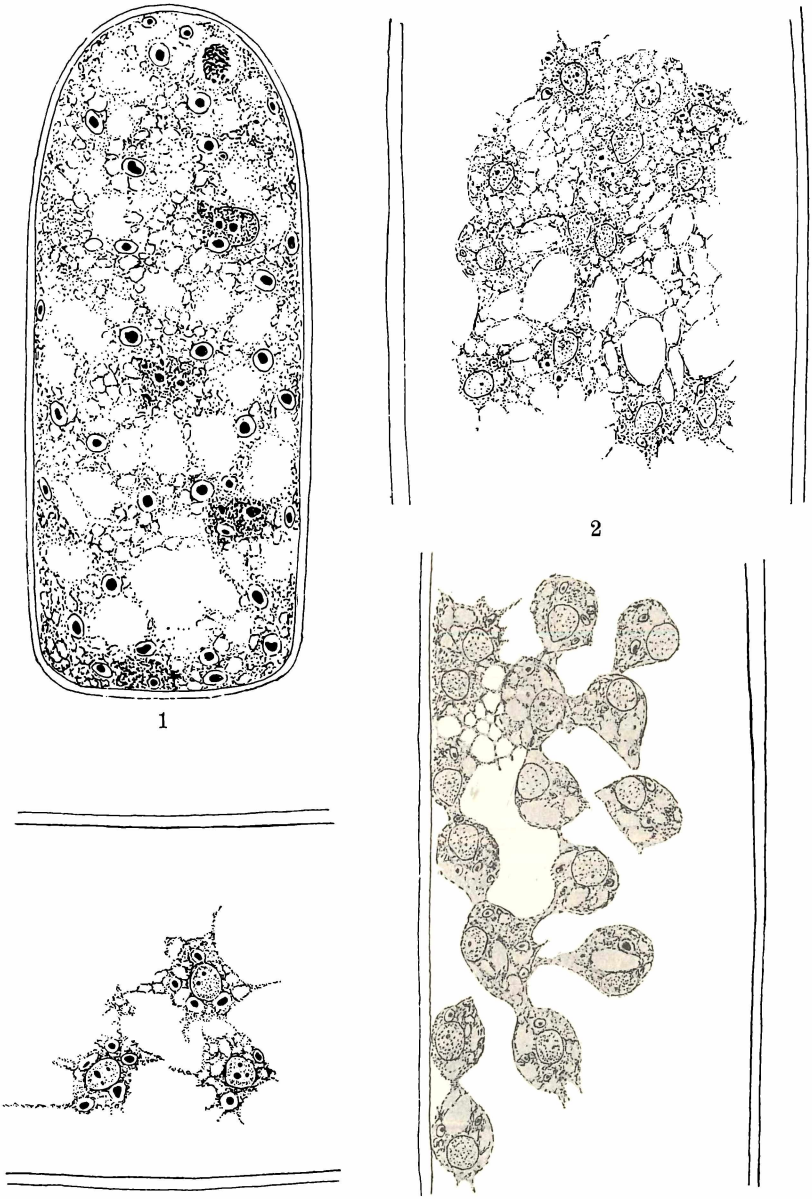


Fig. 9. *Cladophora glomerata.* Entstehung der Gametenanlagen.

die Präparate, nach denen die Zeichnungen auf Fig. 5—8 gemacht sind. Ein solcher Verlust der Färbbarkeit bei generativen Kernen wurde nun vielfach bei verschiedenen Objekten beobachtet und scheint in diesem speziellen Falle eine regelmäßige Erscheinung zu sein. Erst in den fertig ausgebildeten Schwärmern dieser Art tritt die Färbbarkeit wieder stärker zum Vorschein, wobei aber das Chromatin eine andere Verteilung aufweist als in den Kernen der vegetativen Schwärmer. Außerdem zeigten diese eine andere Art der Aufteilung beim Herausmodellieren der einzelnen Schwärmer in der Mutterzelle und machten im ganzen einen etwas anderen Eindruck.

In den Mutterzellen in denen die Gameten zur Entwicklung kommen, vollzieht sich das Voneinander-Loskommen der Schwärmer auf etwas verschiedene Weise. Sie kugeln sich entweder direkt aus dem dichten Wandbelag ab oder das Netzwerk zieht sich gegen den Zellkern hin zusammen und reißt in den vom Kern entfernteren Partien (Fig. 9 $_{2-3}$). Darin würden sie im wesentlichen mit den früher besprochenen Zoosporen übereinstimmen. Die schon abgerundeten, einzeln liegenden Schwärmer haben auch dieselbe Form, wie die früher behandelten Zoosporen, der Zellkern jedoch ist deutlich größer und nimmt, wie gesagt, bei Färbung mit Hämatoxylin eine helle, gelbliche Farbe an (Fig. 10). Auch das Aussehen der Mutterzellen ist so weit von den vegetativen Sporangien verschieden, daß man sie bei genauer Kenntnis des Objektes wohl voneinander unterscheiden kann. Die Gametangien sind im allgemeinen kurzgliedriger und breiter als die Zoosporangien. Außerdem ist der Inhalt viel dichter. In diesen soeben beschriebenen Zellen war es auch, wo SCHUSSNIG zum ersten Male für die Gattung *Cladophora* die Reduktionsteilung festgestellt hat. Auch aus diesem Grunde lag die Annahme nahe, daß die daraus hervorgehenden Schwärmer Gameten waren. Die späteren Befunde von SCHUSSNIG und von FÖYN an marinen Cladophoren, bei denen die Reduktionsteilung vor der Bildung der Zoosporen vor sich geht und die Gameten auf getrennten Gametophyten entstehen, schienen allerdings dieser ursprünglichen Annahme von mir und von SCHUSSNIG zu widersprechen. Inzwischen wurde aber durch H. LIST (siehe den VI. Beitrag dieser Serie) an *Cladophora glomerata* der sichere Nachweis erbracht, daß die aus den Mutterzellen, in denen die Reduktionsteilung erfolgt,

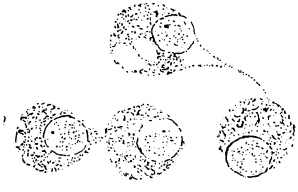


Fig. 10. *Cladophora glomerata.* Gameten, die die Gametangienhülle noch nicht verlassen haben.

hervorgehenden Schwärmer paarweise miteinander kopulieren, so daß ihre Gametennatur nicht mehr angezweifelt werden kann.

Zusammenfassung.

Aus meinen im vorangehenden beschriebenen Untersuchungen lassen sich also folgende Schlüsse ziehen:

1. *Cladophora callicoma* und *Chladophora glomerata* Kützing sind in ihrer Zellstruktur, namentlich was den feineren Aufbau der Chromatophorensubstanz betrifft, deutlich voneinander verschieden. Die Verschiedenheit drückt sich auch in der Art der Schwärmerausbildung aus.

2. Übereinstimmend konnte ich feststellen, daß die Schwärmeranlagen nicht durch Zerklüftung (Spaltenbildung) des Cytoplasmas herausgeschnitten werden, sondern daß das Plasma sich um die zahlreichen Kerne herum ansammelt und dann allmählich, durch Zurückziehen der Plasmasubstanz, sich die Schwärmeranlage abkugelt.

3. Vor der Aufteilung in die Schwärmeranlagen geht in den sporogenen Zellen eine starke Kernvermehrung durch vegetative Zweiteilung vor sich.

4. Bei *Cladophora callicoma* sind die primären Chromatophorenscheibchen, sowie die Pyrenoide, während aller dieser Vorgänge, bis zu den fertigen Schwärmern, stets sichtbar. Bei *Cladophora glomerata* dagegen ist dies nicht der Fall. Auch darin drückt sich eine spezifische Verschiedenheit zwischen den beiden untersuchten Formen aus.

5. Bei *Cladophora glomerata* Kützing schließlich konnten außer den vegetativen Sporangien auch Gamentangien nachgewiesen werden. Da in den Gametangienmutterzellen durch Schussnig und kürzlich auch durch H. List die Reduktionsteilung festgestellt wurde, so resultiert daraus, daß *Cladophora glomerata* Kützing ein Diplobiont ist.

Zum Schluß möchte ich noch Herrn Hofrat Prof. Dr. Richard Wettstein für die Überlassung eines Arbeitsplatzes, sowie für die Benützung der Institusbehelfe meinen tiefen Dank aussprechen. Zu ganz besonderem Danke bin ich aber Herrn Doz. Dr. Bruno Schussnig verpflichtet für die Hilfe und Unterstützung, die er mir bei der Ausführung meiner Untersuchungen angedeihen ließ.

Literaturverzeichnis.

Acton, E. (1916): On the structure and origine of Cladophora Balls. New Phytologist.

Brand, F. (1902): Die Cladophora-Aegagropilen des Süßwassers. Hedwigia.

— (1901): Über einige Verhältnisse des Baues und Wachstums von Cladophora. Bot. Zentralbl. Beihefte.

— (1895): Über drei neue Cladophoraceaen aus bayrischen Seen. Hedwigia.

—: Über Membran, Scheidewände, Gelenke der Algengattung Cladophora.

— (1899): Cladophora-Studien. Bot. Zentralbl.

— (1906): Über die Faserstruktur der Cladophora-Membran. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges.

— (1908): Zur Morphologie und Biologie des Grenzgebietes zwischen den Algengattungen Rhizoclonium u. Cladophora. Hedwigia.

— (1913): Über Cladophora himida n. sp., Rhizoclonium Capponicum n. sp. und deren bostrychoide Verzweigung. Hedwigia.

Carter, N. (1919): The cytology of the Cladophoraceae. Ann. of Bot.

Föyn, B. (1929): Vorläufige Mitteilungen über die Sexualität und den Generationswechsel von Cladophora und Ulva. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Bd. 47.

Gay, E. (1891): Sur la morphologie des Cladophora. Journ. de Bot.

Kjellmann, F. R. (1898): Zur Organographie u. Systematik der Aegagropilen. Nova Act. Reg. soc. Upsala.

Klebs, G. (1896): Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena.

Kützing, F. T. (1845—1849): Tabulae phycologicae. Nordhausen.

Moebius, K. (1907): Algologische Beobachtungen über eine Wasserblüte und eine Cladophora. Hedwigia.

Němeć, B. (1909): Über die Kernteilung bei Cladophora. Bull. intern. de l'Acad. d. Sciences de Boheme.

Oltmanns, F. (1923): Morphologie und Biologie der Algen.

Pascher, A.: Die Süßwasserflora. Heft 7.

Schmitz, F.: Chromatophoren der Algen.

— (1879): Beobachtungen über die vielkernigen Zellen der Siphonocladiaceen. Festschr. d. naturw. Ges. in Halle.

Schussnig, B. (1923): Die Kernteilung bei Cladophora glomerata. Öster. Bot. Zeitschr. Festschr. f. Wettstein.

— (1928): Die Reduktionsteilung bei Cladophora glomerata. Öster. Bot. Zeitschr. Bd. 77.

— (1928): Zur Entwicklungsgeschichte der Siphoneen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Bd. 46.

— (1929): Zur Entwicklungsgeschichte der Siphoneen. II. Mitteilung. Ebenda. Bd. 47.

— (1930): Der Generations- und Phasenwechsel bei den Chlorophyceen. (Ein historischer Rückblick.) Öster. Bot. Zeitschr. Bd. 79.

De T'Serclaes, J. (1922): Le noyau et la division nucleaire dans le Cladophora glomerata. La Cellule T. 32.

Strasburger, E.: Zellbildung und Zellteilung.

— (1892): Histologische Beiträge. Schwärmsporen, Gameten.

— (1900): Über Reduktionsteilung, Spindelbildung, Centrosomen und Cilienbildnern im Pflanzenreich. Jena.

—: Bot. Praktikum. 7. Aufl.

Wettstein, R.: Handbuch der systematischen Botanik. III. Aufl.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Archiv für Protistenkunde

Jahr/Year: 1930

Band/Volume: 72_1930

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

Artikel/Article: V. Beitrag zur Kenntnis der Schwärmerbildung bei der Gattung Cladophorn ’). 433-452