

Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Protophyten.

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

X. Der Phasenwechsel bei der Gattung *Vaucheria*.

Von

Herta Hanatschek (Wien).

(Hierzu 2 Textfiguren.)

Einleitung.

In den verflossenen 6 Jahren ergaben die Forschungen auf dem Gebiete des Formwechsels der Chlorophyceen, daß sich auch bei dieser Algengruppe — ähnlich wie bei den Phaeophyceen und Rhodophyceen — verschiedene Stufen der entwicklungsgeschichtlichen Höhe des Phasenwechsels finden.

Die erste Arbeit, die in der bisher geltenden Anschauung von der Haploidie der Grünalgen Wandel schuf, stammt von M. WILLIAMS (1925), welche die Diploidie bei *Codium tomentosum* feststellte. Es folgten dann die Arbeiten von B. SCHUSSNIG (1928 und 1929) über den Generations- bzw. Phasenwechsel bei der Gattung *Cladophora*, *Codium* und *Acetabularia* und im selben Jahre (1929) dann die von B. FÖYN und M. HARTMANN, die außer bei *Cladophora* und *Chaetomorpha* den antithetischen Generationswechsel auch bei *Ulva* und *Enteromorpha* nachwiesen. Ebenfalls im Jahre 1929 erschien von J. R. MUNDIE eine Angabe über *Vaucheria geminata*, wonach die Reduktionsteilung im Oogon vor der Befruchtung einsetzen sollte, in welchem Falle sich diese Gattung als ein Diplont erwiesen hätte. Da diese Feststellung im Gegensatz zur Auffassung F. v. WETTSTEIN'S (1920) stand, der die Annahme der Haploidie bei *Vaucheria* nach den Unter-

suchungen von OLTMANN'S zur Grundlage seiner Experimente über „Künstliche haploide Parthenogenese bei *Vaucheria* und die geschlechtliche Tendenz ihrer Keimzellen“ machte, erschien eine Nachuntersuchung der Reduktionsteilungsverhältnisse bei dieser Algengattung dringend geboten.

Um eine Entscheidung in diesen schwebenden Fragen herbeizuführen, betraute mich Herr Dozent Dr. B. SCHUSSNIG mit der Aufgabe, den Ort der Reduktionsteilung bei *Vaucheria* einwandfrei festzustellen.

Gleichzeitig beschäftigte ich mich aber auch mit den Vorgängen der somatischen Kernteilung, über die zwar von KURSSANOW (1911) eine ausführliche Arbeit vorliegt, doch mit Rücksicht auf das Alter derselben eine neuerliche Untersuchung zweckdienlich erschien. Ich konnte einzelne ergänzende und abweichende Beobachtungen machen, auf die ich später noch zu sprechen kommen werde.

Die Gattung *Vaucheria* ist eine häufig auftretende und durch die Oogamie und die charakteristischen Synzoosporen sehr auffallende Algengattung. Über sie existiert eine reiche und weit zurückgehende Literatur, aus der ich nur besonders die Arbeiten von UNGER (1843) „Die Pflanze im Momente der Thierwerdung“, von PRINGSHEIM (1855) „Über Befruchtung und Keimung der Algen und das Wesen des Zeugungsaktes“ und KLEBS über „Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen“ (1896) und „Zur Physiologie der Fortpflanzung von *Vaucheria sessilis*“ erwähnen möchte. Ferner zählt zu den grundlegenden Arbeiten über *Vaucheria* die von OLTMANN'S (1895) und von HEIDINGER 1894, 1895, die über die Entwicklung der Sexualorgane berichten. Im Widerspruch zu den beiden Arbeiten, bezüglich des Verschwindens der Kerne aus dem Oogonium steht DAVIS (1904), dessen Angaben dann durch MOREAU (1913) und MUNDIE (1929) bestätigt wurden.

Was nun die Angaben MUNDIE'S über die Reduktionsteilung anbelangt, sind sie durch so unzureichende Abbildungen belegt, daß die Schlußfolgerungen des Verf.'s auf Grund seiner Zeichnungen wenig Überzeugungskraft besitzen. Somit fiel das Hauptgewicht meiner Untersuchungen nicht nur auf die genaue Feststellung des Ortes der Reduktionsteilung, sondern auch auf die Auffindung von Kernstadien, die diesen Vorgang in genügender Weise charakterisieren. Dies war nicht leicht, weil es sich im Verlauf meiner Untersuchungen, die vom Mai 1930 bis Dezember 1931 dauerten, herausgestellt hatte, daß man mit dem am natürlichen Standort wachsenden Material nicht zum Ziele gelangt.

Um die richtigen Stadien zu erhalten waren Kulturen nötig, die ein genaueres Verfolgen der Entwicklung der Geschlechtsorgane ermöglichten. Zu diesem Zwecke wurde teilweise sogar mit aus Zoosporen gezogenen Klonen gearbeitet. Besonders schwierig gestalteten sich die Versuche, die Oosporen zur Auskeimung zu bringen. Letzteres erwies sich als unbedingt nötig, nachdem sich, wie vorausgreifend gesagt werden soll, die Angaben MUNDIE'S als unrichtig herausstellten. Die Reduktionsteilung geht in der keimenden Zygote vor sich.

Bevor ich auf diese Dinge eingehe, will ich über die somatische Kernteilung in den vegetativen Schläuchen berichten.

Meine Untersuchungen beziehen sich auf *Vaucheria sessilis* DEC. und auf *Vaucheria uncinata* KÜTZ., doch konnte ich auch *Vaucheria geminata* DEC. und *Vaucheria Woroniniana* HEERING beobachten. Da aber, wie ich gesehen habe, die cytologischen Verhältnisse bei allen untersuchten Arten im wesentlichen gleich oder doch sehr ähnlich sind, so kann man sie gemeinsam für die ganze Gattung behandeln.

Die somatische Kernteilung.

Das Material, an dem diese Beobachtungen vorgenommen wurden, gehörte zu *Vaucheria sessilis* DEC. und stammte aus dem Halterbach in Hütteldorf bei Wien unweit der Mündung in den Wienfluß. Es wurde in flachen Schalen in Halterbach- und Leitungswasser aufbewahrt und in den nächsten 24 Stunden stündlich mit HEIDENHAIN'S „Susa“ fixiert. Gefärbt wurde in toto mit Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN und über Origanumöl in Kanadabalsam eingeschlossen. Außerdem wurden Microtomschnitte von 5 μ Dicke hergestellt und gleichfalls nach HEIDENHAIN gefärbt.

Dabei zeigte es sich, daß die Kernteilungen zwischen 12 und 1 Uhr nachts stattfinden, doch auch zu dieser Zeit nur in verhältnismäßig wenig Fäden, was möglicherweise auf die plötzlich veränderten Bedingungen zurückzuführen sein dürfte.

Das Studium der einzelnen Teilungsstadien wird durch ihr „wellenartiges“ Auftreten, wie dies von KURSSANOW schon ausführlich beschrieben wurde, bedeutend erleichtert. An einer Stelle des Fadens beginnen sich die Kerne zu teilen; während diese in ihrer Teilungstätigkeit fortschreiten, treten auch die in der Fadenlänge nach einer Richtung angrenzenden Kerne in Teilung. Diese zeitliche Aufeinanderfolge der Kernteilungen benachbarter Fadenpartien gibt uns das Bild einer Teilungswelle.

Die vollkommen in Ruhe befindlichen Kerne (Fig. 1_{1,2}) haben meist die Form von Ellipsoiden, deren Längsachse in die Fadenrichtung fällt. Sie besitzen eine Membran, einen großen, stark färbaren Nucleolus und im Außenkern eine schwachtingierbare netzförmig strukturierte Chromatinsubstanz. Bei Beginn der Teilung runden sich die Kerne etwas ab und nehmen an Größe zu; das Chromatin tritt anfänglich an der Peripherie stärker hervor (Fig. 1₃), später füllt es den ganzen Kernraum als dichtes Netz, mit Verdickungen in den Knotenpunkten, aus (Fig. 1₄). In Schnittpräparaten ist deutlich zu sehen, daß auch dem Nucleolus eine dichte Chromatinhülle anliegt (Fig. 1₃), auf die die starke Färbbarkeit des Nucleolus zurückzuführen ist. Die Nucleolarsubstanz selber färbt sich weit schwächer.

Sowohl im Ruhekern, als auch in diesen frühen Prophasekernen ist in vielen Fällen ein kleiner, intensiv gefärbter Punkt zu beobachten, der sich später als ein Centriol erweist (Fig. 1₂). Da dieses im Ruhekern wahrscheinlich meist dem Nucleolus anliegt und in den darauffolgenden Stadien vom körnig ausdifferenzierten Chromatin schwer zu unterscheiden ist, läßt es sich nicht immer klar erkennen.

Mit fortschreitender Prophase hebt sich die Chromatinsubstanz von der Kernmembran ab und wandert allmählich in die Äquatorialgegend des Kernes. Diese Wanderung läßt sich an Hand der Fig. 1₅₋₁₁ verfolgen. Je nach stärkerer oder schwächerer Differenzierung erhält man Bilder wie Fig. 1_{9,10,11}, oder 8. Gleichzeitig verschwindet der Nucleolus, die ihm anliegende Chromatinmasse löst sich ab (Fig. 1_{9,10}), und es bildet sich einer der beiden Spindelpole, anfänglich nur durch eine schwache Ausbuchtung der Kernmembran angedeutet. In der weiteren Entwicklung spitzt sich die Kernhälfte stärker zu und einzelne Fasern der späteren Spindel sind erkennbar, während die zweite Polanlage in ihrer Ausbildung noch weit zurück ist.

Mit dem Stadium, das in Fig. 1₁₂ abgebildet ist, beginnt die Metaphase. Zu dieser Zeit hat sich der Kern an den Polen wieder abgerundet, aus der Chromatinsubstanz haben sich die Chromosomen differenziert, die vorläufig noch regellos am Kernäquator angeordnet sind. Die Centriolen, sowie eine feine Verbindungslinie zwischen beiden, die Centrodosome, sind bereits deutlich zu erkennen. In Fig. 1₁₃ ist die Metaphase schon vollständig ausgebildet. Die Spindel erfüllt nicht den ganzen Kernraum und durch die kreisförmige Anordnung der Chromosomen wird sie zur Zentralspindel, deren Achse von der Centrodosome gebildet wird.

In der Anaphase weichen die Chromosomen gleichmäßig in ringförmiger Anordnung auseinander (Fig. 1_{14, 15}). Die Chromosomen

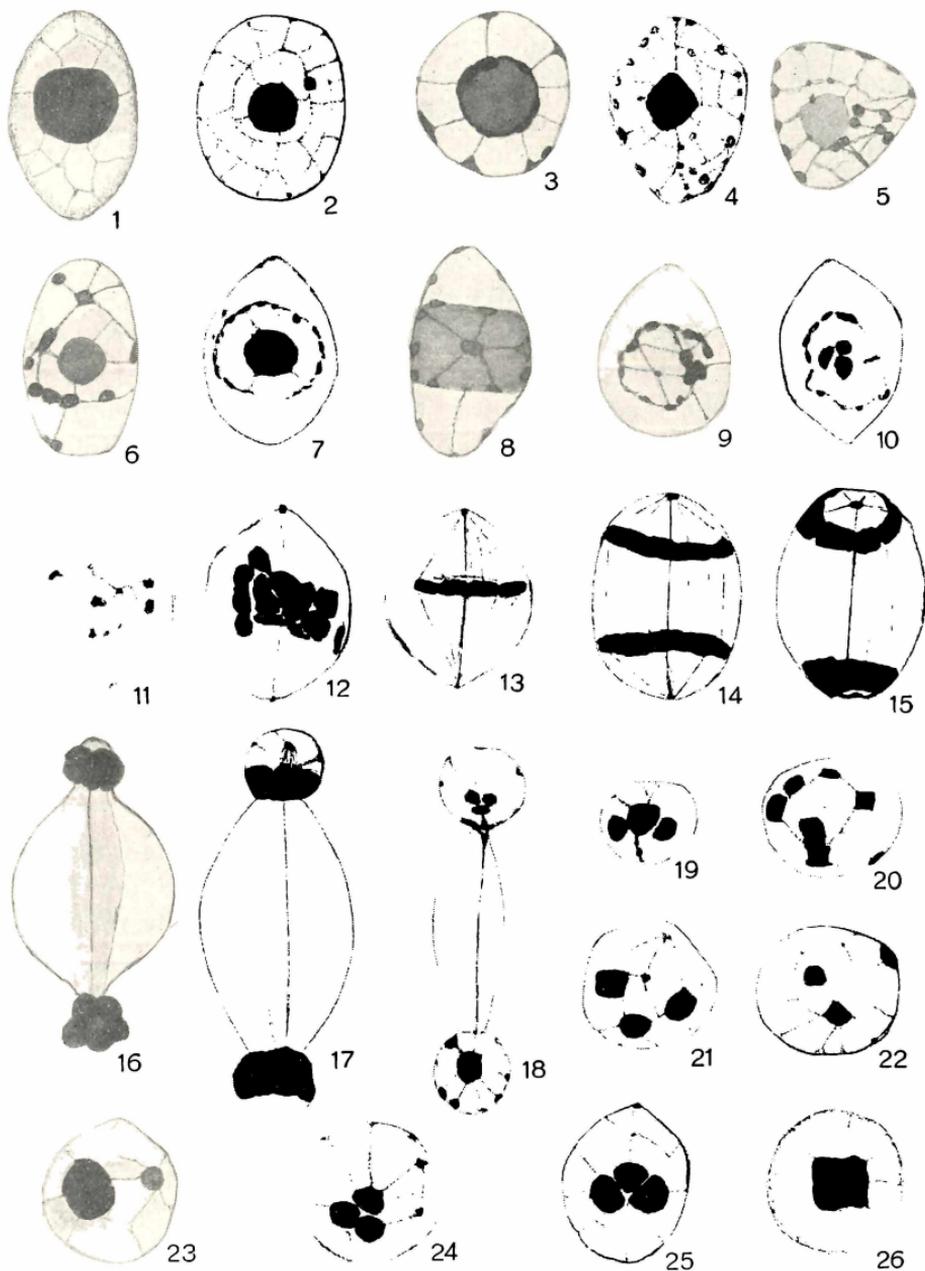


Fig. 1.

bilden dann eine dichte Anhäufung um je ein Centriol, die Kernmembran scheint sich an den Polen aufzulösen und die Telophase-

kerne finden sich außerhalb der alten Kernmembran, noch verbunden durch Spindelfasern und die Centrodosome (Fig. 1_{16, 17, 18}). Diese letzteren, sowie die alte Kernmembran, die sich bedeutend in die Länge zieht, bleiben trotz weiteren Auseinanderweichens der beiden Kerne noch lange als Verbindung zwischen ihnen erhalten.

In den jungen Kernen, die sich sehr bald mit einer Membran umgeben, wandert das Chromatin von den einander zugekehrten Polen hauptsächlich in die Mitte und zum Teil auch in den äußeren Kernraum (Fig. 1_{17, 18}).

In der weiteren Ausbildung nehmen die Kerne bedeutend an Größe zu, die Chromatinansammlung im Zentrum zerfällt in mehrere, meist drei Stücke (Fig. 1_{18, 19}). Diese, als Chromozentren anzusprechenden Chromatinmassen verteilen sich allmählich und geben etwas von ihrer Chromatinsubstanz in den wachsenden Kernraum ab (Fig. 1_{19, 20, 21, 22}). Auf dieser Stufe erscheint auch der Nucleolus als schwach färbbarer Körper wieder. Die Chromozentren wandern auf ihn zu und legen sich ihm, wie aus Fig. 1_{22, 23, 24}, zu ersehen ist, an. Anfangs sind die einzelnen Stücke noch deutlich zu unterscheiden (Fig. 1₂₅), doch bald bilden sie eine dichte Hülle und die Kerne zeigen wieder den typischen Bau eines Ruhekernes, bis auf die geringere Größe und die vollkommen kugelförmige Gestalt (Fig. 1₂₆). Obwohl sich in diesem Stadium die die Tochterkerne verbindende alte Kernmembran und die Spindelfasern längst aufgelöst haben, ist die paarweise Anordnung der jungen Kerne im Faden noch lange zu bemerken.

Die Chromosomenzahl, die wahrscheinlich nur eine geringe ist, zwischen sieben und zehn, konnte infolge der Kleinheit der Kerne und der Chromosomen nicht mit Sicherheit festgestellt werden.

Meine Beobachtungen stimmen bezüglich der Ruhekerne, sowie der Meta- und Anaphasekerne, mit denen KURSSANOW'S vollkommen überein. Dagegen ergaben sich Unterschiede in den Beobachtungen über die Prophase und in der Deutung derselben.

Als ein Charakteristikum der frühen Prophase betrachtet auch KURSSANOW das gröbere und deutlichere Kerngerüst, doch das darauffolgende Stadium, das Wandern der Chromatinsubstanz in das Kernzentrum, hält er für ein Artefakt. Diese Auslegung ist, nach seinen Figuren zu schließen, wohl auf nicht genügend differenzierte Präparate zurückzuführen (vgl. Fig. 1₈). Außerdem aber spricht für die tatsächliche Wanderung des Chromatins in den mittleren Kernraum das Verhalten der Telophasekerne, in denen vom Zentrum aus die Chromozentren ausgehen und einen Teil ihrer Chromatinsubstanz an

den Kernraum abgeben. Diese Erscheinung liefert somit eine Bestätigung für die namentlich von B. SCHUSSNIG vertretene Anschauung, daß Prophase und Telophase zwei Vorgänge mit reziprokem Ablauf darstellen. Auch KURSSANOW konnte den Zerfall der dem Nucleolus anliegenden Chromatinsubstanz beobachten: doch scheint es ihm „als ob sich das Kernkörperchen teile“.

Schon in der Prophase, eindeutig aber läßt sich in der Meta- und Telophase ein Centriol feststellen, während KURSSANOW nur von „centrosomähnlichen Körperchen“ spricht. Das in der Prophase in der Einzahl erscheinende Körperchen muß während der Ausbildung des Metaphasestadiums eine Teilung durchmachen, da es auf dieser Stufe im Zentrum jeder Polanlage, mit stark ausgebildeter Centrosome zu sehen ist.

Eingehender als KURSSANOW konnte ich die Vorgänge im Stadium der Telophase beobachten. Jener beschreibt nur die „an den Polen der Membran des Mutterkernes“ sitzenden Tochterkerne, „mit charakteristisch verteiltem Chromatin in Form eines Sternes und einer Öffnung in der Mitte“. Diese Beobachtung dürfte ungefähr der Fig. 1_{18,19} in vorliegender Arbeit entsprechen. In der weiteren Ausbildung der Tochterkerne stellt KURSSANOW fest, daß die „ringförmige“ Chromatinansammlung reißt, als „Chromatinschnur“ in den äußeren Kernraum wandert und sich allmählich in das Kerngerüst des Ruhekernes umbildet. Es dürfte diese Ansicht, wie auch aus den Figuren zu schließen ist, auf unzulängliche optische Mittel zurückzuführen sein. Bei der „ringförmigen“ Anordnung des Chromatins handelt es sich wohl um die Chromozentren, die im Begriffe sind in den Außenkern zu wandern, die aber keine zusammenhängende Chromatinmasse bilden, sondern aus einzelnen Chromatinstücken bestehen, die einen Teil ihrer Substanz im Kernraum verteilen, um sich dann dem inzwischen erscheinenden Nucleolus anzulegen.

Die hier geschilderten Beobachtungen über die Teilungsvorgänge des Kernes zeigen also, daß die Chromatinsubstanz nicht zur Gänze im Kernraum verteilt ist, sondern daß ein gar nicht unbeträchtlicher Teil davon um den Nucleolus herum verdichtet ist. Dies konnte ich nicht bloß am Ruhekern feststellen, sondern diese eigentümliche Verteilung der chromatischen Substanz ergibt sich auch aus dem Vergleich zwischen den Vorgängen, die sich bei der Prophase und Telophase abspielen. In der Prophase sieht man ganz deutlich wie ein Zerfall der um den Nucleolus gelagerten Chromatinsubstanz (Fig. 1₁₀) stattfindet. In der Telophase spielt sich dieser Prozeß in umgekehrtem Sinne ab, und zwar in der Weise, daß sich die Chromatin-

massen, die ich als Chromozentren bezeichnet habe, nur teilweise chromatische Substanz in den Außenkern abgeben, während der überwiegende Teil sich dem Nucleolus anlegt.

Auf die Verdichtung der Chromatinsubstanz an der Oberfläche des Nucleolus hat in letzter Zeit B. SCHUSSNIG bei *Ulothrix zonata* hingewiesen. Auch GEITLER fand bei der Diatomee *Navicula radiosa* etwas Ähnliches. Alle diese Beispiele zeigen, daß an der jetzt überwundenen Auffassung HARTMANN'S von den „Caryosomkernen“ insofern etwas Wahres liegt, als tatsächlich in gewissen Fällen Chromatinsubstanz am Nucleolus, wenn auch nur teilweise, angelagert sein kann. Von einem „Caryosom“ kann zwar keine Rede sein, aber solche Fälle wie die hier erwähnten geben uns eine Erklärung dafür wie zu einer Zeit, wo die Färbetechnik noch nicht so fein ausgearbeitet war, die Anschauung des Caryosomkernes entstehen konnte.

Experimentelles.

Bei den vorliegenden Untersuchungen über *Vaucheria* handelte es sich, wie in der Einleitung erwähnt wurde, darum, die Reduktionsteilung, und zwar vor allem den Ort derselben festzustellen. Die Angabe MUNDIES erschien nicht nur wegen des mangelhaften Figurenmaterials zweifelhaft, sondern auch der von ihm angegebene Ort — das junge heranreifende Oogon — ließ Zweifel über die Richtigkeit seiner Beobachtungen aufkommen. Zu dieser Feststellung hatte ich fruchtende Pflanzen notwendig. Solche konnte ich aber nur Ende September und im Oktober 1930 und 1931 und Ende März 1931 in einem Tümpel in den Praterauen bei Wien finden. In den übrigen Monaten des Jahres waren an dieser Stelle überhaupt keine oder nur sterile Pflanzen vorhanden. Aber auch am fertilen Material waren nach dem Einsammeln desselben die Sexualorgane fast immer im Stadium nach der Befruchtung. Da es mir aber, um die Angaben MUNDIES nachzuprüfen, darauf ankam, noch junge Fortpflanzungsorgane zu untersuchen, so mußte ich steriles Material in eigens dazu angelegten Kulturen zur Bildung von Geschlechtsorganen bringen. Es handelte sich also zunächst darum, die Kulturbedingungen ausfindig zu machen, unter welchen das *Vaucheria*-Material zur Bildung der Sexualorgane angeregt wird.

Für die Ausführung dieses experimentellen Teiles meiner Untersuchung standen mir verschiedene Arbeiten früherer Autoren zur Verfügung, deren Angaben auch in meinem Fall teilweise zum Erfolg führten.

So die Arbeiten von KLEBS (1896) „Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen“ und „Zur Physiologie der Fortpflanzung von *Vaucheria sessilis*“ (1892), wonach gute Ernährung zur Ausbildung von Sexualorganen führt und W. BENECKE „Über Kulturbedingungen einiger Algen“ (1898), welche den Geschlechtsvorgang in stickstofffreien Kulturen beobachten konnte. Ferner die Arbeiten von K. GUSSEWA (1930) „Über geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung von *Oedogonium capillare* Kütz. im Lichte der sie bestimmenden Verhältnisse“, die BENECKE's Beobachtung bestätigt und eine Erklärung für das Fehlen der Fortpflanzungsorgane in fließendem Wasser findet und schließlich die Arbeit von USPENSKY „Eisen als Faktor für die Verbreitung niederer Wasserpflanzen“.

Auch für diese Untersuchung stammte das Material aus dem raschfließenden Halterbach, wo es im Laufe von fast zwei Jahren nur steril auftrat. Die Kulturen wurden in Jenaer PETRI-Schalen aufgestellt, in denen sich 24 ccm Nährmedium befand.

Anfangs bemühte ich mich die Kulturbedingungen nach KLEBS herzustellen. Einzelne *Vaucheria*-Fäden wurden in Nährlösung nach BENECKE, einzelne auf Agar kultiviert und alle in das Fenster gestellt. Diese Versuche schlugen fehl. Es zeigte sich schwaches Wachstum und die Fäden blieben steril. Auf die Ursache dieser Erscheinung komme ich noch später zu sprechen.

Ich stellte nun, nach den Erfahrungen BENECKE's eine N-freie Nährlösung her, der ich nach den Angaben USPENSKY's, der in *Vaucheria* eine Eisen liebende Pflanze konstatiert, eine etwas größere Menge von Eisenchlorid zufügte. Es ergab sich ein Nährmedium von folgender Zusammensetzung:

| | |
|---------------------------------|----------------------------------|
| CaCl ₂ | — 0,1 g |
| K ₂ HPO ₄ | — 0,1 g |
| MgSO ₄ | — 0,1 g |
| FeCl ₂ | — 2 Tropfen einer 1 proz. Lösung |
| H ₂ O dest. | — 1000 g. |

Da mir zu dieser Zeit, in den Wintermonaten des Jahres 1930—1931, kein frisches Material zugänglich war, verwendete ich die seit 25. Oktober 1930 auf Agar gezogenen *Vaucheria*-Fäden und brachte sie am 9. Februar 1931 in die N-freie Nährlösung; am 17. Februar zeigten sich bereits zahlreiche Sexualorgane.

Einzelne der weiteren Kulturversuche sind in folgender Tabelle zusammengestellt:

| Protok.-Nr. | Datum | Nährmedium nach BENECKE | Beleuchtung | Datum | Versuchsergebnisse |
|---|----------|-------------------------|----------------|---------|---------------------------|
| Normale <i>Vaucheria</i> -Fäden: | | | | | |
| e/1 | 27. III. | N-frei | natürlich | 9. IV. | Sex.-Org. |
| e/2 | 27. III. | normal | " | 9. IV. | keine " " stark gewachsen |
| e/4 | 28. III. | N-frei | Vertex-Vega L. | 10. IV. | Sex.-Org. |
| f/1 | 12. V. | " | natürlich | 28. V. | " " |
| 2/c | 30. V. | " | " | 12. VI. | " " |
| 1 | 30. V. | normal | " | 12. VI. | keine " " stark gewachsen |
| 18 | 23. IX. | N-frei | " | 5. X. | Sex.-Org. |
| 19 | 23. IX. | " | Vita-Lux L. | 5. X. | " " |
| aus ausgekeimten Zoosporen gezogene Pflanzen: | | | | | |
| 24/1 | 27. IX. | N-frei | natürlich | 3. X. | Sex.-Org. |
| 24/4 | 27. IX. | " | Vita-Lux L. | 3. X. | " " |
| 26 | 28. IX. | " | " " " | 4. X. | " " |
| 27 | 28. IX. | normal | " " " | 4. X. | keine " " stark gewachsen |

Daraus geht hervor, daß nur die in N-freier Nährlösung befindlichen *Vaucheria*-Fäden Geschlechtsorgane ausbilden. Die Beleuchtung, die dabei angewendet wird, spielt weiter keine Rolle, denn die im Fenster stehenden Kulturen erhielten je nach Jahreszeit und Witterung sehr verschiedene Lichtmengen und doch verhielten sie sich gleich wie die unter der 500 Watt starken „Vita-Lux“-Lampe, wie aus Protokollen Nr. e/1 und e/4, 18 und 19 und 24/1 und 24/4 ersichtlich ist.

Ganz junge Fäden neigen viel stärker zur Ausbildung von Sexualorganen als ältere. Ausgewachsene *Vaucheria*-Pflanzen zeigen nach 12—16 Tagen reichliche Geschlechtsorganbildung, während aus Zoosporen ausgekeimte ca. 1 mm lange Fäden nach 4 bis längstens 6 Tagen Fortpflanzungsorgane hervorbringen. Es ist dabei vollkommen gleichgiltig, ob die Zoosporen aus N-freier oder normaler Nährlösung stammen. Die Fäden wachsen in diesen 4—6 Tagen ca. 1—1½ cm lang aus und wenn sie diese Länge erreicht haben, stellen sie das Wachstum gänzlich ein und bilden die Fortpflanzungsorgane, wobei nach einigen Tagen sowohl an jungen, als auch an älteren Pflanzen die Fäden verblassen, bis sie nach einiger Zeit eingehen. Die Oosporen verlieren dann die grüne Farbe und zeigen im Innern je nach der Art, rote, braune oder schwarze Flecken.

Auch K. GUSSEWA findet fruchtendes *Oedogonium capillare* nur in stehendem Wasser, in fließendem ist es immer steril. In N-freien Kulturversuchen kann sie ebenfalls reiche Oosporenbildung erzielen. GUSSEWA führt daher die Sterilität der im fließenden Wasser gedeihenden Pflanzen auf die stete Stickstoffzufuhr zurück, im stehenden Wasser kommt es zur Entwicklung des Geschlechtsvorganges, nachdem die Pflanzen den gesamten in der Umgebung zur Verfügung stehenden Stickstoff aufgebraucht haben.

Daraus erklärt sich auch die fast durch 2 Jahre gemachte Beobachtung, daß das im Halterbach wachsende *Vaucheria*-Material stets nur im sterilen Zustande angetroffen wurde. Ebenso folgt daraus die Erklärung für das Mißlingen meiner Versuche nach den Angaben von KLEBS. Das Material in den Kulturschalen war im Verhältnis zur Menge des Nährmediums, daß außerdem noch zeitweise erneuert wurde, sehr gering, so daß es niemals zu einem vollkommenen Verbrauch des Stickstoffes kommen konnte.

In den Kulturen zeigte sich eine auffallende Erscheinung: solange die Fäden noch im Wachstum begriffen waren, strebten sie am Rande der Schalen hinauf und an diesen Fadenteilen, die der Schalenwand anhafteten, bildeten sich die ersten Geschlechtsorgane. Etwas ähnliches fand sich auch in jenen Kulturen, die auf mit N-freier Nährlösung befeuchtetem Filtrierpapier angesetzt waren. Das anfängliche Wachstum äußerte sich dahin, daß junge Seitenzweige angelegt wurden, die senkrecht in die Höhe wuchsen und an deren Spitzen dann die ersten Oogonien und Antheridien auftraten.

Um die Keimung von Oosporen zu erzielen, stellte ich die verschiedensten Versuche an. Die ersten Methoden führten zu keinem Erfolg: weder junge noch 2—3 Monate alte Oosporen in frische Nährlösung gegeben oder im alten Medium belassen, keimten aus. Auch Experimente mit Beigaben verschiedener Konzentrationen von $MnCl_2$ und $LiCl$ blieben erfolglos. Erst Oosporen, die im April gebildet wurden und in dem N-freien Medium, in dem sie entstanden waren, verblieben, keimten zum Teil, nachdem sie im Dezember 1931 in Nährlösung nach MAINX gebracht wurden, am 5. Tage nach der Übertragung aus.

Die Oosporen benötigen also eine sehr lange Ruhezeit vor der Keimung und dann sehr günstige Wachstumsbedingungen. Denn in dem Nährmedium nach MAINX ist im Vergleich mit anderen Nährlösungen das weitaus stärkste Wachstum zu verzeichnen.

Aus allen diesen Versuchsanordnungen geht die Tatsache hervor, daß man zwar durch entsprechende Beeinflussung das Material

zu dieser oder jener Fortpflanzung anregen kann, aber auch nur dann, wenn die innere physiologische Disposition des Organismus dafür gegeben ist. Am übersichtlichsten geht aus diesen Versuchen die Beziehung zwischen Stickstoffmangel und Erzeugung der Sexualorgane hervor. Dagegen läßt sich für die Auskeimung der Oosporen keine bestimmende Bedingung angeben. Für diese hat es sich gezeigt, daß erst nach Überwindung eines Zeitraumes der „Ruhe“ bei Zusatz einer dem Wachstum günstigen Nährlösung (MAINX) die Auskeimung erfolgt. Wenn daher von „Bedingungen der Fortpflanzung“ hier die Rede ist, so kann dies nur in dem Sinne verstanden werden, daß durch bestimmte experimentelle Anordnungen jener Gleichgewichtszustand herbeigeführt wird, der zwischen der inneren Disposition des Organismus und den Außenfaktoren notwendig ist, um eine bestimmte Fortpflanzungsart zu „realisieren“.

Das aus den Kulturen gewonnene und für die Lösung der Frage nach dem Ort der Reduktionsteilung bestimmte Material wurde zu den verschiedensten Tageszeiten fixiert. Auch hier wurde die „Susa“-Fixierung nach HEIDENHAIN mit bestem Erfolg angewendet; außerdem auch das Fixiermittel nach BOUIN.

Die Sexualorgane lassen sich zwar, wenn sie jung sind, auch in toto färben, doch erwies sich im Laufe der Zeit dieses Verfahren als unzureichend. Es war daher nötig, sowohl von Sexualorganen, als auch namentlich von den Oosporen Schnittserien anzufertigen. Es wurden Schnitte von $5\ \mu$ Dicke hergestellt und die Präparate teils mit HEIDENHAIN'S Eisenalaunhämatoxylin, teils mit Parakarmin gefärbt. Die besten Erfolge erzielte ich jedoch mit der Gentianaviolett färbung nach NEWTON.

Die Reduktionsteilung.

J. R. MUNDIE kommt in seiner Arbeit über Entwicklungsgeschichte bei *Vaucheria* zu dem Resultat, daß diese Grünalge ein Diplont sei. Er stellt die Reduktionsteilung am noch unbefruchteten Oogonium vor der Wandbildung, die es vom vegetativen Schlauch abgrenzt, fest. Auf Grund dieser Angaben befaßte ich mich zu Beginn meiner Untersuchungen hauptsächlich mit der Cytologie der Sexualorgane und ich untersuchte daher unzählige Oogonien in den genannten Stadien, doch ist es mir niemals möglich gewesen, irgendein Stadium der Reduktionsteilung an dieser Stelle zu konstatieren.

Hat das Oogonium eine beträchtliche Größe erreicht, so ist der zum Eikern bestimmte Kern durch seine Größe und isolierte Lage am apicalen Ende des Oogons kenntlich. Er verharrt in dieser Lage,

während die restlichen Oogonkerne, die von Anfang an bedeutend kleiner als die vegetativen Kerne des Fadens sind, eindeutig degenerieren. Zur Zeit der Wandbildung finden sich außer dem Eikern keine lebensfähigen Kerne mehr im Oogonium. Der Eikern wandert dann allmählich gegen das Zentrum, immer umgeben von dichtem Plasma. Er behält hierbei durchgehend das typische Aussehen eines Ruhekernes; doch ist er etwas größer als die Ruhekerne des vegetativen Fadens. Er zeigt einen großen Nucleolus und ein feines Chromatingerüst.

Nach der Befruchtung bewegt sich der Spermakern gegen den Eikern, wobei er an Größe etwas zunimmt und sich schließlich dem Eikern anlegt. In diesem Stadium haben beide Kerne die Gestalt von Ellipsoiden. Nach der Verschmelzung liegt der Zygotenkern in der Mitte der Oospore; er besitzt bedeutende Größe, 5—5,6 μ , netzförmige, intensiv färbbare Chromatinsubstanz und keinen oder nur einen kleinen, schwach gefärbten Nucleolus.

Die näheren Verhältnisse der Entwicklung der Sexualorgane brauche ich nicht weiter auszuführen, da sie eingehendst von OLTMANN'S, DAVIS und HEIDINGER beschrieben wurden. Wenn sich die genannten Autoren auch bezüglich der Degeneration oder Auswanderung der den Gametenkernen homologen Oogonkerne widersprechen, so stimmen ihre Angaben über die Entwicklung des Eikernes doch vollkommen überein. Sie stimmen aber auch darin überein, daß keiner die Reduktionsteilung im jungen, unbefruchteten Oogon gesehen hat.

Diese vier gleichen Ergebnisse, meine eigenen inbegriffen, auf Grund ganz verschiedener Untersuchungen, würden allein genügen, die Angaben MUNDIE'S hinfällig zu machen. Dazu kommt noch die Erfahrungstatsache, daß sich eine Reduktionsteilung in der Regel in einem besonders geschützten Organ abspielt, niemals aber im offenen Zusammenhang mit einem ganzen Thallus.

Die Bilder, die MUNDIE von der Reifungsteilung bringt, sind nicht einwandfrei und vor allem wird kein für die Reduktionsteilung charakteristisches Stadium gezeigt. Wahrscheinlich handelt es sich bei der Abbildung der Metaphase um ein Teilungsbild eines vegetativen Oogonkernes. Das Bild der Anaphase aber dürfte auf Parasiten zurückzuführen sein, wie ich sie bei meinem *Vaucheria*-Material stets in reichstem Maße vorfand.

Nachdem also mein Suchen nach der Reduktionsteilung in Oogonien und Antheridien erfolglos blieb, kam nur noch die Oospore für den Ort der Reduktionsteilung in Betracht, zumal auch die Zoosporen, die ich vorsichtshalber auch untersuchte, keinen An-

haltspunkt dafür ergaben, daß hier die Reifungsteilung stattfinden könnte.

Bei der Untersuchung der Vorgänge in der auskeimenden Zygote stieß ich, wie schon erwähnt, auf große Schwierigkeiten, die darin bestanden, daß mir sowohl die Berechnung des Zeitpunktes der Auskeimung, als auch die hierfür erforderlichen Bedingungen anfangs völlig unbekannt waren. Auch in der einschlägigen Literatur finden sich darüber keine zu Erfolg führenden Angaben. Dazu kam noch, daß von dem Material, das zur Keimung gebracht werden konnte, nur eine geringe Anzahl von Oosporen auskeimte. Da nicht genügend Material vorhanden war, um durch 5 Tage stündlich zu fixieren, mußte ich mich auf eine tägliche Fixierung zu Mittag und um Mitternacht beschränken. Es konnten daher nicht alle Phasen der Reduktionsteilung beobachtet werden. Die größte Anzahl in Teilung befindlicher Oosporenkerne fanden sich am 3. Tag, nachdem das Material in MAINX' Nährlösung gebracht wurde, also 2 Tage vor dem Auskeimen.

An den Oosporen ist um diese Zeit im lebenden Zustand noch keine Veränderung zu bemerken, wohl aber am nächsten Tage. Der weißlich-grau aussehende Oosporenhalt mit den braunen oder schwarzen Flecken in der Mitte nimmt eine gleichmäßig grüne Farbe an. Am darauffolgenden Tage wird die Oosporenmembran gesprengt und an derselben Stelle, an der die Befruchtung erfolgte, tritt ein zarter Keimschlauch aus.

Der Ruhekern einer reiferen Oospore unterscheidet sich von dem einer jungen durch das Vorhandensein von einem bis mehreren Nucleolen. Er besitzt ein deutliches Chromatinnetz mit starken Verdickungen in den Knoten, eine zarte Membran und kugelförmige Gestalt (Fig. 2₁). Zu Beginn der Teilung hebt sich das Chromatingerüst etwas von der Kernmembran ab (Fig. 2₂). Im weiteren Verlaufe der Entwicklung wird der Kernraum von einem unregelmäßig gestalteten chromatischen Fadenwerk durchzogen. Die Fig. 2₃ und 4 zeigen, wie sich die meisten dieser Chromatinfäden bereits paarweise parallel legen, und zwar beginnt dieser Prozeß an dem schon stärker kontrahierten Fadenende. Das Ergebnis dieses Vorganges ist aus Fig. 2₅ ersichtlich: die Fäden haben durch das distinkte Auftreten von Chromomeren perlschnurartiges Aussehen, liegen zu je zweien parallel und sind auf den an der Kernperipherie liegenden Nucleolus gerichtet. Es ist dabei deutlich zu sehen, wie die Chromomeren paralleler Fäden in gleicher Anzahl und Gestalt auftreten.

Der nächste Schritt zur Fadenconjugation ist aus Fig. 2₆ ersichtlich. Die einander entsprechenden Spiremfäden sind stärker ge-

nähert, ein Paar befindet sich bereits im Momente der Verschmelzung. Die Oosporenkerne treten nun in das Stadium der Synapsis (Fig. 2₇): die conjugierten Spiremfäden bilden auf den Nucleolus orientierte Schlingen, die nur einen Teil des Kernraumes ausfüllen.

Die folgenden Reduktionsteilungsstadien dürften sich in sehr rascher Aufeinanderfolge abspielen, denn das nächste mir zugängliche Stadium war das der Interkinese (Fig. 2₈). Die beiden Kerne,

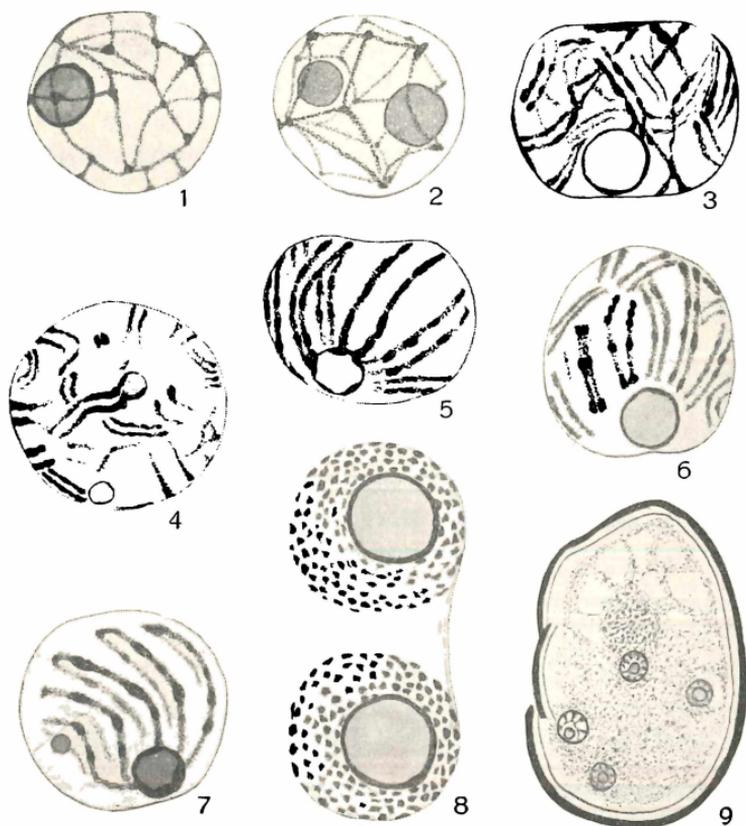


Fig. 2.

die aus der heterotypen Teilung hervorgehen, liegen nahe beieinander, noch durch Spindelfasern und die Membranreste des Mutterkernes verbunden. Die Chromatinsubstanz ist gleichmäßig in Körnchenform im ganzen Kernraum verteilt und zum Teil dem großen, die Mitte des Kernes einnehmenden Nucleolus angelagert. Die Figur ist im optischen Querschnitt gezeichnet.

Auch die Phasen des zweiten Teilungsschrittes zu beobachten war mir nicht möglich. Erst dessen Ergebnis, die Tradenkerne, ließen sich feststellen. Diese liegen anfangs eng beisammen und

zeigen dasselbe Aussehen wie die Kerne der Dyade. Sie weichen bald auseinander und nehmen ruhekernähnliche Gestalt an, doch sind sie bedeutend größer als die Ruhekerne der vegetativen Fäden. Sie enthalten einen großen, schwach gefärbten Nucleolus, der von einer Chromatinhülle umgeben ist. Vom Nucleolus zur Kernmembran ziehen stärker tingierte Chromatinfäden, die durch zarte Queranastomosen verbunden sind. Fig. 2₉ zeigt eine Oospore mit den vier Tetradenkernen.

Wenn es mir auch nicht gelungen ist, den vollständigen Vorgang der Reduktionsteilung zu verfolgen, so ist doch das charakteristische Stadium der Synapsis so typisch, daß an der Tatsache als solche, daß in der keimenden Oospore die Reifungsteilung erfolgt, nicht gezweifelt werden kann. Dafür spricht auch die Vierzahl der Kerne in einem Stadium der Oosporenentwicklung, welches ich am lebenden Material als frühes Auskeimungsstadium feststellen konnte. Dies im Zusammenhang mit dem vollkommenen Mißlingen einer Auffindung von reduktionsteilungsartigen Vorgängen in den jungen Geschlechtsorganen zeigt, daß die Auffassung MUNDIE'S wohl eine irrierte ist.

Vaucheria stellt sich somit als ein richtiger Haplont dar, wie dies bisher immer angenommen wurde. Das zeigt uns weiter, daß trotz der hochentwickelten Oogamie ein Organismus ein Haplont sein kann und es bestätigt sich somit die von B. SCHUSSNIG hervor gehobene Tatsache, daß zwischen der entwicklungsgeschichtlichen Höhe der Fortpflanzung und jener des Phasenwechsels keine strenge Bindung besteht, sondern daß vielmehr diese zwei Vorgänge autonom sind und ihre eigenen Wege im Verlaufe der Phylogenie gehen.

Auch an dieser Stelle möchte ich Herrn Dozenten Dr. B. SCHUSSNIG meinen besonderen Dank für die jederzeit bereitwilligst erteilte Hilfe und wertvolle Anregung aussprechen. In tiefster Dankbarkeit gedenke ich Herrn Hofrat WETTSTEIN'S, der mir einen Arbeitsplatz und die Institutsbehelfe überließ.

Literaturverzeichnis.

- BĚLAŘ, E. (1926): Der Formwechsel der Protistenkerne.
 — (1928): Die cytologischen Grundlagen der Vererbung.
 BENECKE, W. (1898): Über Kulturbedingungen einiger Algen. Bot. Zeitschr.
 DAVIS, B. M. (1904): Oogenesis in *Vaucheria*. Bot. Gaz. Vol. 5.
 ERNST, A. (1904): Siphonienstudien. III. Zur Morphologie und Physiologie der Fortpflanzungszellen der Gattung *Vaucheria*. Beih. z. bot. Zentralbl. Vol. 16.

- FÖYN, B. (1929): Vorläufige Mitteilungen über die Sexualität und den Generationswechsel von *Cladophora* und *Ulva*. Ber. d. deutsch. bot. Ges. Heft 7.
- GEITLER, L. (1929): Über den Bau der Kerne zweier Diatomeen. Arch. f. Protistenk.
- GUSSEWA, K. (1930): Über die geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung von *Oedogonium capillare* Ktzt. im Lichte der sie bestimmenden Verhältnisse. Planta, Arch. f. wiss. Bot.
- HARTMANN, M. (1929): Untersuchungen über die Sexualität und den Generationswechsel von *Chaetomorpha* und *Enteromorpha*. Ber. d. deutsch. bot. Ges.
- (1911): Die Konstitution der Protistenkerne. Jena.
- HEIDINGER, W. (1894): Die Entwicklung der Sexualorgane bei *Vaucheria*. Ber. d. deutsch. bot. Ges.
- KLEBS, G. (1896): Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena.
- (1892): Zur Physiologie der Fortpflanzung von *Vaucheria sessilis*. Verh. d. naturf. Ges. zu Basel.
- KNIEP, H.: Die Sexualität der niederen Pflanzen.
- KURSSANOW, L. (1911): Über die Teilung der Kerne bei *Vaucheria*. Biol. Zeitschr. Moskau.
- MOREAU, F. (1913): Recherches sur la reproduction des Mucorinées et de quelques autres Thallophytes. Thèse Paris.
- MUNDIE, J. R. (1929): Cytology and Life History of *Vaucheria geminata*. Bot. Gaz.
- OLTMANN, F. (1895): Über die Entwicklung der Sexualorgane bei *Vaucheria*. Flora.
- PASCHER, A. (1921): Die Süßwasserflora. Chlorophyceae. IV.
- PRINGSHEIM, N. (1855): Über die Befruchtung und Keimung der Algen und das Wesen des Zeugungsaktes. Monatsber. d. Akad. d. Wiss. zu Berlin.
- SCHUSSNIG, B. (1928): Zur Entwicklungsgeschichte der Siphoneen. Ber. d. deutsch. bot. Ges.
- (1929): 2. Mitteilung. Ibid.
- (1928): Die Reduktionsteilung bei *Cladophora glomerata*. Österr. bot. Zeitschr. Bd. 77.
- (1930): Der Generations- und Phasenwechsel bei den Chlorophyceen. I. u. II. Ibid. Jahrg. 79.
- (1930): Die mitotische Kernteilung bei *Ulothrix zonata* Ktzt. Zeitschr. f. Zellforsch. und mikr. Anat. Bd. 10.
- SPEK, J. (1918): Oberflächenspannungsdifferenzen als eine Ursache der Zellteilung. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 44.
- STRASBURGER, E. (1880): Zellbildung und Zellteilung. Jena.
- TISCHLER, G. (1922): Allgemeine Pflanzenkaryologie. Handb. d. Pflanzenanat. von K. LINSBAUER Bd. 2.
- UNGER, FR. (1843): Die Pflanze im Momente der Thierwerdung. Wien.
- USPENSKY, E. E. (1927): Eisen als Faktor der Verbreitung niederer Wasserpflanzen. Pflanzenforschung. Jena.
- WETTSTEIN, F. v. (1920): Künstliche haploide Parthenogenese bei *Vaucheria* und die geschlechtliche Tendenz ihrer Keimzellen. Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. 38.
- WETTSTEIN, R. v. (1925): Handbuch der systematischen Botanik. 3. Aufl.
- WILLIAMS, M. (1925): The Cytology of the Gametangia of *Codium tomentosum*. Proc. Linn. Soc. New South Wales Vol. 50.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1932

Band/Volume: [78_1932](#)

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

Artikel/Article: [Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Protophyten. 497-513](#)