

Vergleichende Studien über Kern- und Zellteilung der fadenbildenden Conjugaten.

Von

Dr. B. v. Cholnoky (Budapest, Ungarn).

(Hierzu 41 Textfiguren.)

Die auffallenden Verschiedenheiten, die angeblich unter den Teilungsprozessen der Gattungen *Zygnema* und *Spirogyra* bestehen sollten, wurden bereits bis zu der letzten Zeit auch von den zusammenfassenden Werken über Kernteilung im Pflanzenreiche betont (vgl. TISCHLER, 1921, p. 275 ff.) und wurde auch das Vorhandensein von „Amphinucleolen“ in *Spirogyra*-Kernen als unbestreitbare Tatsache dargestellt. BĚLAŘ (1926) zeigte aber, daß die Amphinucleolenatur der *Spirogyra*-Nucleolen absolut nicht so einwandfrei bewiesen ist, wie es nach den Schilderungen TISCHLER's zu erwarten wäre. Die diesbezüglichen Auseinandersetzungen BĚLAŘ's beruhen aber auf ausschließlich theoretischen Erwägungen, auf den Beobachtungen früherer Autoren, die natürlich die gesehenen Einzelheiten vollkommen anderswie interpretierten, wie es BĚLAŘ getan hatte, so daß die Feststellungen BĚLAŘ's — obzwar sie mit einer großen Wahrscheinlichkeit für richtig gehalten werden mußten — eigentlich erst durch erneute Untersuchungen tadellos bewiesen werden konnten. Die neuesten Beobachtungen GEITLER's (1930) haben endlich die Beweise dafür hergebracht, daß die Kernteilung bei der Gattung *Spirogyra* oder mindestens bei den von ihm untersuchten beiden Arten *Spirogyra crassa* und *S. setiformis* das Vorhandensein von Amphinucleolen nicht beweist. GEITLER hat im Gegenteil festgestellt, daß die Kernteilung bei *Spirogyra* fast vollkommen so verläuft, wie es schon bei den *Zygnemen* bekannt war. Die Kernteilung entspricht auch bei den *Spirogyra*-Arten vollkommen oder in den meisten Zügen demselben

Vorgang bei den höheren Pflanzen. Die Beschreibung GEITLER's enthält aber einige Einzelheiten, die bisher weder bei den *Spirogyren* noch bei den *Zygnemen* beobachtet worden sind, so daß hier erst nach erneuten Untersuchungen die Verschiedenheiten und Übereinstimmungen vollkommen geklärt werden können.

Die nähere Untersuchung der Gattung *Zygnema* scheint vielleicht nicht besonders wichtig zu sein, da die bisherigen Beobachtungen von ESCOYEZ (1907), KURSSANOW (1911) und VAN WISSELINGH (1913) als vollkommen zuverlässige galten, und wie es auch die folgenden zeigen werden, im großen und ganzen wirklich zutreffend sind. Die zitierten Abhandlungen befassen sich aber nicht in allen Hinsichten eingehend genug mit den zu schildernden Einzelheiten, außerdem könnte die Vergleichung der Teilung der einzelnen Conjugatengattungen sehr unzufriedenstellend gelingen, wenn nicht gleichzeitige Beobachtungen verglichen werden konnten, die in jeder möglichen Hinsicht eingehend ausgeführt worden sind. Deshalb scheint nicht überflüssig zu sein die Kern- und Zellteilung auch bei der Art *Zygnema stellinum* zu schildern, da diese Vorgänge eben in ausschlaggebenden Einzelheiten eine Nachuntersuchung unbedingt bedürften. Aus diesem Grunde können die von GEITLER gefundenen Einzelheiten der *Spirogyra*-Teilung mit denselben, hier mitgeteilten, Erscheinungen bei der Gattung *Mougeotia* vielleicht besser verglichen werden. Über die Kernteilung bei der Gattung *Mougeotia* liegen nämlich beinahe keine Angaben vor und ohne der Kenntnis dieser Gattung wird vielleicht eine allgemeine Schilderung der Conjugatenteilung kaum gelingen.

Vorliegende Arbeit wurde durch einen glücklichen Zufall erleichtert, da ich ein in dieser Hinsicht ausgezeichnetes *Zygnema*-Material in dem Burnoter Bach bei Balaton-Révfülöp sammeln konnte, an welchem ich nach entsprechender mikrotechnischen Behandlung alle Einzelheiten der Kern- und Zellteilung studieren konnte. In nicht viel ungünstigerer Weise konnte ich die entsprechenden Eigentümlichkeiten an einem *Zygnema insigne*-Materialie, das ich in den seichten Ufergewässern des Balaton-Sees bei Révfülöp sammelte, untersuchen. Zur Untersuchung der hier nicht besonders ausführlich behandelten *Spirogyra*-Teilungen dienten Materialien teilweise aus dem Balatonsee bei Rendes und Ábrahám, teilweise aus kleinen Quellen und Ufertümpeln des Donauarmes bei Soroksár und Szigetcsép. Ein reichliches *Mougeotia*-Material konnte ich mir endlich aus dem Morast Oreg-Turján in der Nähe des Dorfes Ócsa verschaffen, da hier die Watten der genannten Algengattung in

einer manchmal unglaublichen Menge in den fast stehendes Wasser führenden Graben des Morastes wuchern.

Bevor ich die beobachteten Einzelheiten eingehender schildern möchte, möchte ich kurz etwas über die Mikrotechnik mitteilen, um mich später nicht mit solchen Fragen befassen zu müssen.

Erstens muß ich hervorheben, daß ich fast niemals die unangenehmen Fixierungen in den späten Nachtstunden ausführen mußte, da eine Verdunkelung des Materials oder der Rohkulturen stets imstande war, Kernteilungen hervorzurufen. In praxi habe ich auf die Weise verfahren, daß ich die Materialien sogleich nach der Einsammlung in gläsernen Gefäßen nach dem Laboratorium getragen habe, die in größeren Blechdosen verpackt waren. Ich untersuchte die Algen sofort nach der Ankunft und als ich im lebenden Zustande Teilungen in einer entsprechenden Anzahl vorfinden konnte, habe ich das Material fixiert. Von meinen Kulturen konnte ich einige stets verdunkeln, und nachdem ich durch eine mikroskopische Untersuchung Teilungen in genügender Anzahl entdecken konnte, konnte ich auch die Fixierung anfangen. Die Auslösung der Teilungen durch Verdunkelung wurde bei *Ulothrix* durch ILSE GROSS festgestellt (1931), ihre komplizierten Versuche sind aber in den Fällen, wo nur karyologische Untersuchungen geplant sind, gänzlich entbehrlich, da die Auslösung der Teilungen in den Tagesstunden durch Verdunkelung keine längere Anpassung benötigt. Meine diesbezüglichen Versuche habe ich gleichzeitig mit mehreren Algenarten (darunter auch *Ulothrix*-Arten) angestellt, die bisherigen Ergebnisse lassen aber leider noch keine einheitlichen Schlüsse zu. Die Tatsachen scheinen schon jetzt ziemlich klar zu beweisen, daß die Dauer der zu der Auslösung der Teilungen nötigen Verdunkelung nicht immer derselbe ist, die Verschiedenheiten scheinen aber keine artlich charakteristische Eigentümlichkeiten zu sein. Eine Abkühlung muß nicht unbedingt gleichzeitig mit der Verdunkelung eintreten, im Gegenteil, Teilungen konnten auch in jenen Fällen — wenn auch etwas später und vielleicht auch spärlicher — beobachtet werden, wenn die Temperatur der Kulturen während der Verdunkelung einige Grad C stieg. Zahlenmäßig kann nur soviel mitgeteilt werden, daß die Verdunkelung mindestens 4 und höchstens 8 Stunden lang dauern muß. Diese Zahlen bedeuten aber keinesfalls, daß später schon keine Teilungen mehr vorhanden wären, ganz im Gegenteil, sie bedeuten den Anfang, als sich die ersten Teilungen in größerer Anzahl zeigten.

Die gewöhnlich durch Sublimatalkohol nach SCHAUDINN oder FLEMMING'sche Flüssigkeit fixierten Materialien habe ich gewöhnlich

mit Karmalaun P. MAYER und Lichtgrün F. S.-Lösung, Häkalaun P. MAYER und Rubin S-Lösung, mit EHRlich'scher Hämatoxylin-Lösung und Lichtgrün oder Rubin-Lösung gefärbt. Auf die Hämatoxylin-Eisenalaunmethode habe ich fast gänzlich verzichtet, da diese ziemlich umständlich, und bei Algenzellen, die in toto untersucht werden, wegen der starken Färbung der Zellhäute und der Gallertschichten, nicht besonders empfehlenswert ist. Desto schönere Resultate habe ich mit einigen Farbgemischen der Fa. Hollborn erzielt, die bisher in der Algenmikrotechnik fast oder gar nicht gebraucht worden waren. So konnte ich manchmal wirklich schöne Bilder durch Pikrokarmarin-Anilinblau und Nucplascoll erzielen, von denen die erstere auch die Chromatophoren und Pyrenoide tadellos färbt. Schwieriger verwendbar, aber nach einer entsprechenden Entwässerung ebenfalls geeignet ist die Multicolor-Solution, die die Chromatophoren ebenfalls ziemlich gut tingiert.

In meinen Untersuchungen trachtete ich die Einzelheiten der Kernteilung stets gleichzeitig an mit verschiedenen Mitteln behandelten Präparaten zu untersuchen, um so die hier so gefährlichen Kunstprodukte richtig erkennen zu können.

Die Kernteilung der Art *Zygnema stellinum* wird durch die Ausbildung der Chromosomen in dem Außenkern eingeleitet. Die Chromosomen erscheinen zuerst als unregelmäßige, mehr oder minder perlschnurförmige Fäden, die meistens in der Nähe des Kernmembrans liegen. Eine ziemlich auffallende Entfernung derselben von den Nucleolen konnte ich in meinen Präparaten stets feststellen (Fig. 1—5), welche Tatsache mir deshalb von einer Wichtigkeit zu sein erscheint, da hier die Zusammenballung der chromatischen Bestandteile in der Nähe der Nucleolen niemals feststellbar ist. Das Verhalten der Nucleolen ist in diesen Stadien nicht in allen Zellen das gleiche. Manchmal konnte ich eine gleichmäßige Verblässung dieser Gebilde schon in frühesten Prophasestadien beobachten (Fig. 1), in anderen Fällen aber ging die Verblässung nicht auf dieser einfachen Weise vor sich. Die Nucleolen verblässen nämlich oft stark, aber einige Körnchen bleiben in ihnen tingierbar, die dann „Centriolen“ usw. vortäuschen können (Fig. 2, 5). Ich konnte endlich auch einige Fälle beobachten, in welchen sich die Nucleolen in einen unregelmäßigen Haufen von stark tingierbaren Körnchen verwandelten, wodurch sie stark geschrumpft und zerrissen erscheinen (Fig. 3). Da die Fig. 1—5 alle nach durch Karmalaun und Lichtgrün

F. S. gefärbten Präparaten entworfen sind, konnte ich nicht an irgendwelche, durch die benutzten chemischen Mittel hervorgerufene Kunstprodukte denken. Da ich die hier geschilderten Unterschiede in der Auflösung der Kernkörperchen auch in denjenigen Präparaten beobachten konnte, die durch andere Färbemittel tingiert waren, kann die Annahme ebenfalls als unmöglich betrachtet werden, daß hier eine spezielle, durch Karmalaun verursachte Wirkung vorliegen sollte.

In diesen frühen Prophasestadien konnte ich auch im Außenkern ziemlich oft auffallend stark gefärbte Körnchen entdecken, die — meistens in der Zweizahl — in der Nähe des Nucleolus lagen (Fig. 4, 5). Als ich diese Gebilde zuerst beobachtet habe, dachte ich auf irgendwelche intranucleären Centrosomen oder Centriolen. Später stellte es sich aber klar heraus, daß diese Körnchen bei weitem nicht allgemein verbreitet sind. Sie kommen doch nicht in allen Fällen vor und außerdem konnte ich auch nichts über ihr weiteres Schicksal beobachten. Später dachte ich daran, daß sie vielleicht mit den bei der Auflösung der Nucleolen gesehenen Körnchen auf irgendeine Art zusammenhängen und gleichwertige aber schon ausgeworfene Gebilde repräsentieren sollten. Direkte Beweise konnte ich aber auch für diese Annahme nicht erbringen.

In denjenigen Stadien der Prophase, in denen die jetzt beschriebenen Körnchen erscheinen, liegen die noch immer unregelmäßig perlschnurförmigen Chromosomen in der Nähe der Oberfläche des Kernes und sind nicht selten verdoppelt, wie wenn sie eine Längsspaltung erlitten hätten. Die gesehenen Fälle waren in meinen in toto Präparaten niemals genügend zu einer tadellosen Beobachtung deutlich, so daß auch in dieser Hinsicht die größte Vorsicht zu empfehlen ist. Die Längsspaltung ist allerdings in den Fällen, wie z. B. der Fig. 2 ziemlich klar, die späteren näheren Eigentümlichkeiten der Chromosomenausbildung sind aber nicht mehr so einwandfrei feststellbar, so daß ich eine Copulation oder ähnliches unter den Hälften nicht sehen konnte. Unzweifelhaft ist nur, daß die bisher in der Nähe der Kernoberfläche liegenden Chromosomen nach einer entsprechenden Verkürzung und Glättung der Konturen nach der Kernmitte hin wandern und sich dort neben dem meistens noch sichtbaren, wenn auch stark verblaßten Nucleolen anhäufen (Fig. 6). Diese Stadien waren vielleicht diejenigen Zustände, die bei der Untersuchung der Spirogyrenmitose eine Veranlassung zur Annahme von Amphinucleolen gegeben haben. Diese Lage in der Nähe der Kernmitte kann keinesfalls lange dauern, da ich sie relativ selten

gesehen habe. Später, wenn die Ausbildung des Monasters schon im Gange ist, finden wir die noch mehr verkürzten Chromosomen wieder näher zu der Oberfläche.



Fig. 1.

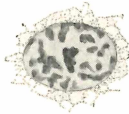


Fig. 3.

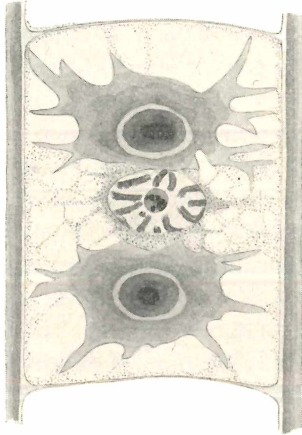


Fig. 2.

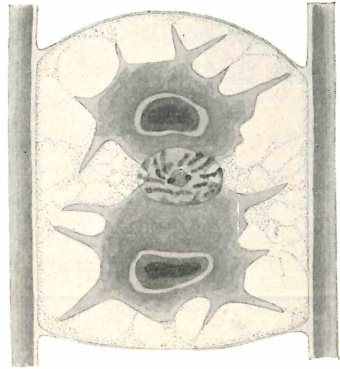


Fig. 4.



Fig. 5.



Fig. 6.



Fig. 7.

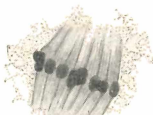


Fig. 8.



Fig. 9.

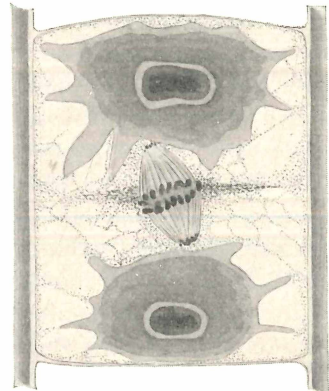


Fig. 10.

Fig. 1—10. *Zygnema stellinum*. Prophase und Metaphase. Teilung des Chromatophors. Die Fig. 2, 4, 10 sind 1000/1, die übrigen 1340/1 vergrößert. Die Fig. 6—8 sind nach Färbung durch Hämalan nach P. MAYER und Rubin S.-Lösung, die übrigen nach Färbung durch Alaunkarmin nach GRENACHER und Lichtgrün F. S.-Lösung hergestellten Präparaten entworfen.

Die Kerne, die schon am Ende der Prophase stehen, sind noch immer mit einer gut sichtbaren Kernmembran umgeben, die sich

bei allen von mir gebrauchten mikrotechnischen Verfahren gleich scharf zeigte. Erst später erfolgt eine Auflösung der Kernhant, inzwischen zeigen sich aber Streifen, die in der Richtung der späteren Spindelfaser liegen (Fig. 7) und die vielleicht als erste Anlagen der späteren Spindel zu betrachten sind. Der körnchenlose Kernraum geht nicht gleichzeitig mit der Auflösung der Kernmembran zugrunde. Sie bleibt im Gegenteil einstweilen noch erhalten und umgibt als durch Lichtgrün oder Rubin S usw. sehr schwach gefärbter, körnchenfreier Raum die Chromosomen (Fig. 9). Kurz darauf verschwindet auch dieser vollkommen und es bleiben nur die Chromosomen und Spindelbildungen in dem Plasma übrig (Fig. 8).

Die Chromosomen ordnen sich zu einem mehr oder minder regelmäßigen Ring an, und die schräg stehenden Teilungsfiguren zeigten klar, daß die Mitte des Ringes von Chromosomen frei ist. Ich konnte zwar keine Polansichten untersuchen, da ich die dazu nötigen Schnitte in meinem Privatlaboratorium nicht herstellen kann, die stets beobachtete schiefe Stellung der Äquatorialplatte scheint mir trotzdem ziemlich gut zu beweisen, daß die in dem Ringe zerstreute Lage der Chromosomen, die GEITLER (1930) bei *Spirogyra crassa* und *Spirogyra* sp. beachten konnte, bei *Zygnema stellinum* nicht vorkommt. Diese Beobachtung war besonders dadurch begünstigt, da die Äquatorialplatten, wie bereits gesagt, bei *Zygnema stellinum* niemals vertikal zu der Fadenachse steht, sondern geneigt dazu liegt.

Die Spindeln liegen nämlich stets so, daß die Pole derselben an entgegengesetzten Seiten der Chromatophoren liegen (Fig. 10). Es scheint mir zwar etwas gewagt zu sein, in diesem Falle von den Polen der Spindel zu sprechen, da hier keinesfalls von in einem Punkte konvergierenden Fäden die Rede sein kann. Die Fäden laufen zwar stets konvergent, die Pole sind aber meistens sehr stumpf (Fig. 11), mindestens in einer Richtung. Dagegen konnte ich öfters beobachten, daß die Spindeln nicht nach allen Richtungen hin abgeplattet sind, sondern sich vielmehr als eine Kante in einer Richtung ausbreitet, von der anderen Seite her gesehen erscheinen sie aber als zugespitzte Gebilde, so daß hier viel richtiger von einer Polkante die Rede sein dürfte. Die Stumpfpoligkeit der Conjugatenspindel wurde schon durch KARSTEN (1908) und TRÖNDLE (1911) bei der Gattung *Spirogyra* sehr deutlich beobachtet und ihre Beobachtungen wurden in dieser Hinsicht von fast allen späteren Autoren bestätigt. Wie die Untersuchungen von ESCOYEZ (1907) beweisen, ist die Stumpfpoligkeit auch bei der Gattung *Zygnema* bekannt, desto weniger

wurde aber bisher beschrieben, daß die Achse der Spindel regelmäßig nicht parallel mit der der Zelle läuft.

Diese Tatsache konnte ich aber stets mit der größten Deutlichkeit beobachten, so daß ich diese als eine spezielle Eigentümlichkeit der Kernteilung der Art *Zygnema stellinum* betrachten möchte. In den Fällen natürlich, wo die Ebene der Neigung der Spindel knapp vertikal zu dem eben untersuchten optischen Schnitt liegt, kann die schiefe Stellung der Spindel durch ein Heben und Senken des Tubus festgestellt werden. In diesen Fällen zeigt die bildliche Darstellung — in welchen ich stets die in mehreren optischen Ebenen befindlichen Einzelheiten vereinigt eingezeichnet habe — keine Neigung der genannten Achsen (Fig. 13, 17, 18), die also nur als eine Mangelhaftigkeit der Darstellung, keinesfalls aber ein Fehlen der beschriebenen schiefen Stellung der Spindelachsen beweist.

Manchmal können auch Körnchen an den stumpfen Polen beobachtet werden, die vielleicht nur vollkommen bedeutungslos, zufällig vorkommende Gebilde und keinesfalls Beweise für eine Mehrwertigkeit der *Zygnema*-Zellen sind. Die oftmals durch das Vorhandensein von solchen Körnchen als bewiesen betrachtete Mehrwertigkeit mancher Zellen bei SCHUSSNIG (1927) bedarf unbedingt auch anderer Beweise, wenn überhaupt die Aufrechterhaltung der Wertigkeitstheorie für nötig erscheint, denn bei den hier behandelten Teilungen konnte ich weder eine Beständigkeit in der Erscheinung, noch eine mindestens gleiche Anzahl von denselben beobachten. Ich suchte nämlich sehr oft auch bei Verwendung von vollkommen identischen Chemikalien die beschriebenen Körnchen vergebens (Fig. 12), während sie in anderen Zellen (oft auch in anderen Zellen desselben Fadenstückes) in reichlicher Anzahl vertreten waren. Die Größe und Lagerung der genannten Körnchen war ebenfalls sehr ungleichmäßig, so daß ich nochmals betonen möchte, daß ich keine Erklärung für diese finden und sie keinesfalls für mit Centriolen oder ähnlichen Bildungen identische Gebilde halten kann.

Das Auseinanderweichen der meistens kurz stäbchenförmigen Chromosomen geschieht auf die so oft beschriebene Weise. Sie wandern ziemlich langsam — was aus der relativ großen Anzahl der gesehenen Anaphase-Stadien zu folgern ist — nach den Polen hin (Fig. 12, 13, 14, 15) und zeigen in diesem Zustande ebenfalls keine zerstreute Lagerung, sondern vielmehr eine ringförmige Anordnung. Von Trabanten oder ähnlichen Gebilden, die GETTLER bei *Spirogyren* nachweisen konnte (1930), konnte ich nichts beobachten. In manchen Fällen kamen zwar einige Körnchen zu Gesichte, die scheinbar inner-

halb der Teilungsfigur lagen (Fig. 14), die aber so vollkommen unregelmäßig liegen, so selten zu beobachten sind, daß ich diesen ebenfalls keine größere Bedeutung zuschreiben möchte.

Bis zu der Anaphase spielen sich auch manche wichtige Erscheinungen der Zellteilung ab, die jetzt eingehender zu schildern wären. Die allgemein verbreitete Annahme nämlich, daß die Chromatophoren durch die zentripetal entwickelnden Wandungen zerschnitten werden, kann bei den *Zygnemen* nicht bewiesen werden. Die Chromatophorenteilung geht auf die Weise vonstatten, daß sich die reichlichen Verzweigungen und feinen Anhängsel des Chromatophors schon in der Prophase verkürzen und verdicken. Die mittlere Einschnürung wird immer tiefer und wenn der Kern in vorgeschrittenen Prophasestadien verweilt, ist die Teilung des Chromatophors schon beendet (Fig. 2). Die vollkommene Durchschnürung des Chromatophors fällt nicht immer mit demselben Stadium der Kernteilung zusammen, es ist aber in allen von mir gesehenen Fällen tadellos festgestellt worden, daß der Vorgang während der Metaphase schon vollkommen beendet ist. Diese Tatsachen stehen im Widerspruch zu den Feststellungen von SCHMITZ (1882) oder zu den offenbar von SCHMITZ übernommenen Angaben von OLTMANN'S (1922) oder SCHÜRHOFF (1924), die alle eine Zerschneidung des Chromatophors von seiten des Diaphragmas erklären. Ich konnte aber bei den *Spirogyren* an Hand von anderen Untersuchungen beweisen, daß die Teilung des Chromatophors auch ohne Zellteilung vonstatten gehen kann (vgl. CHOLNOKY, 1931) und außerdem konnte ich in einem mir zur Verfügung stehenden ziemlich knappen *Spirogyra*-Material mehrmals beobachten, daß die *Spirogyra*-Chromatophoren schon während der Metaphase der Kerne geteilt sind (Fig. 23, wo auch die Stumpfpoligkeit der Spindel gut zu beobachten ist und die Einzelheiten der auf der Figur dargestellten späten Metaphase mit den mehrmals zitierten Beobachtungen GEITLER'S übereinstimmen) und endlich werden wir gleiche Erscheinungen später auch bei der Gattung *Mougeotia* zu Gesichte bekommen. Meiner Meinung nach verhalten sich daher die fadenbildenden Conjugaten in der Hinsicht der Chromatophorenteilung ganz allgemein in der von mir hier geschilderten Weise. Die späteren Veränderungen, die Herstellung des normalen Chromatophors werde ich später noch etwas eingehender behandeln müssen, da die Einzelheiten dieses Vorganges ebensowenig, wie die hier mitgeteilten, bekannt waren.

Zur Frage der Teilung des Zelleibes muß soviel bemerkt werden, daß in der mittleren Ebene der Zelle schon in der Anaphase eine

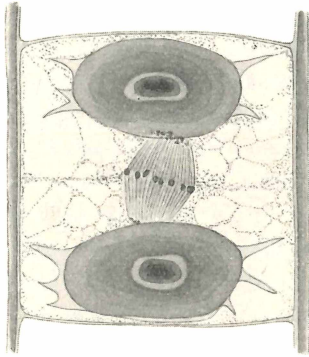


Fig. 11.



Fig. 12.

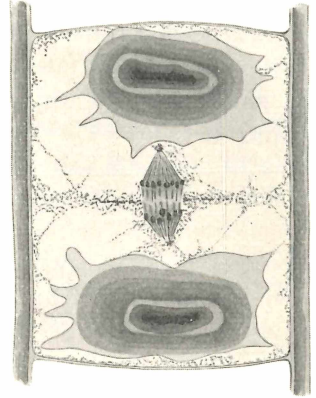


Fig. 13.



Fig. 14.

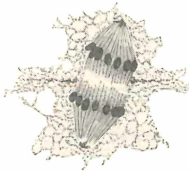


Fig. 15.

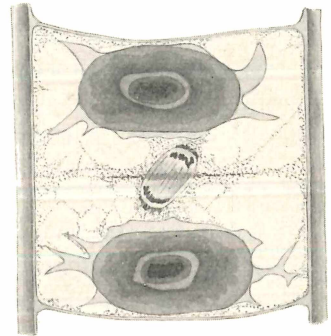


Fig. 16.

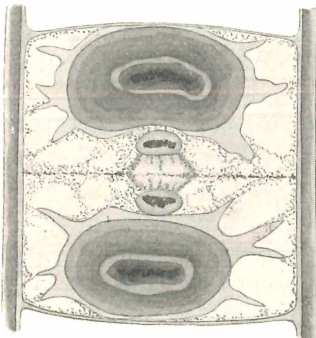


Fig. 17.

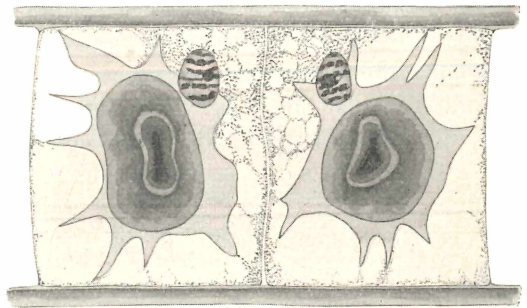


Fig. 18.

Fig. 11—18. *Zygnuma stellinum*. Metaphase, Anaphase, Telophase. Beendigung der Zellteilung. Die Fig. 14 und 15 sind 1340/1, die übrigen 1000/1 vergrößert. Die Fig. 13 und 14 sind nach durch Färbung mit Hämalaun nach P. MAYER und Rubin S.-Lösung, die Fig. 16 ist nach durch Färbung mit EHRlich'scher Hämatoxylinlösung und Lichtgrün F. S.-Lösung, die übrigen Figuren sind nach durch Färbung mit Alaunkarmin nach GRENACHER und Lichtgrün F. S.-Lösung hergestellten Präparaten entworfen.

Körnchenlamelle bemerkbar ist, die vielleicht als erste Grundlage der jungen Querwand zu betrachten ist. Diese Körnchenreihe besteht vielleicht noch nicht aus Zellulose, ihre Lage aber und die auffallende Regelmäßigkeit des Auftretens scheint mir die Tatsache genügend zu beweisen, daß es sich hier keinesfalls um Artefakte handelt (Fig. 13, 14, 15). So wäre bei den fadenbildenden Conjugaten die Reihenfolge der Wandbildung die folgende: zuerst bildet sich die hier geschilderte Körnchenlamelle um die Teilungsfigur herum aus, die sich dann später zentrifugal entwickelt. Die wahrscheinlich doppelte Zelluloselamelle bildet sich dann später unbedingt zentripetal aus. Die bisherigen allgemeinen Beobachtungen, die hier nicht näher zu erörtern sind, scheinen die oben mitgeteilten Beobachtungen vielfach zu bestätigen (vgl. z. B. WISSELINGH, 1925, p. 218—232).

Wenn die Chromosomen in die Nähe der Spindelpole gelangen, zeigt sich nicht selten in frühen Stadien eine mehr oder minder seichte Einschnürung der Spindel (Fig. 14), die aber ganz bestimmt nur einseitig und deshalb nicht in allen Fällen gut sichtbar ist (Fig. 16). Die Chromosomen scheinen die Pole selbst niemals vollkommen zu erreichen, sondern ballen sich in einer geringen, aber doch bemerklichen Entfernung von denselben in eine dichte, plattenförmige Masse zusammen (Fig. 16, 17). Schon in den ersten Zuständen, wenn sich die Individualität der Chromosomen aufzulösen beginnt, kann eine Hautbildung um den Chromosomenring herum festgestellt werden, die aber zuerst nicht vollkommen sicher von den Grenzfasern der Spindel zu unterscheiden ist und deshalb erscheinen diese Stadien, wie wenn die beiden Chromosomengruppen von einer gemeinsamen Haut umgeben wären (Fig. 16). Später wird die Hautbildung energischer, die Fasern verschwinden immer mehr, so daß endlich die etwas abgeplatteten Kernräume gut von den übrigen plasmatischen Bestandteilen der Zelle zu unterscheiden sind. In denjenigen Fällen, wo Körnchen an den Spindelpolen sichtbar waren, bleiben diese außerhalb der neu ausgebildeten Kernmembran und bilden dort einige Zeit lang einen Haufen von gut sichtbaren Körnchen, die sich dann später immer mehr in das Cytoplasma verteilen und deshalb bald unsichtbar werden (Fig. 16). Die Spuren der ehemaligen Spindel sind auch in Zuständen noch bemerkbar, wenn sich die körnchenlosen und mit einer Haut umgebenen Kernräume schon ausgebildet haben. Diese Spuren sind aber gewiß keine Reste der Spindel. Sie sind vielmehr Cytoplasmastränge, die durch die Spindelbildung und Chromosomenwanderung einige Zeit lang noch der Richtung der genannten Gebilde und Bewegungserscheinungen folgen (Fig. 17). Die

Spuren werden durch Plasmaströmungen usw. verwischt und, wenn sich die Chromosomen zu einer Streckung anschicken, sind sie nicht mehr sichtbar (Fig. 18).

Die Auflösung der Chromosomen geschieht in der normalen wohl bekannten Weise. Zuerst werden sie länger, zeigen einen unregelmäßigen perlschnurartigen Bau, der sehr oft so erscheint, wie wenn die Chromosomen aus doppelt nebeneinander liegenden Fäden beständen (Fig. 18). Später werden die Perlschnüre noch unregelmäßiger (Fig. 19), so daß endlich nur eine unregelmäßige Verteilung der chromatischen Bestandteile zeigt, daß sich die Kerne noch immer nicht in der Ruhe befinden (Fig. 20, 21). Die Nucleolen erscheinen hier in derselben Weise, die GEITLER (1930) bei den Spirogyren beobachten konnte. Diese erscheinen nämlich zuerst als ziemlich blaß gefärbte kugelige Gebilde, die mehr oder minder weit von den Chromosomen entfernt, meist in der Mitte des peripher gelagerten Chromosomenringes, liegen (Fig. 18). Daß die Entstehung dieser Gebilde keinesfalls mit der Auflösung der Chromosomen zusammenhängt, wird neben der betonten Entfernung auch dadurch bewiesen, daß die Chromosomen noch ganz scharf färbbar sind, wenn die Nucleolen beinahe ihre vollkommene Färbbarkeit erreicht haben (Fig. 19). Ich sah zwar einige Fälle, wo die vollkommene Färbbarkeit erst später eintrat, die chromatischen Bestandteile waren aber auch in diesen Fällen noch auffallend genug gefärbt und konnten nur als unregelmäßige, keinesfalls aber als blasse Gebilde bezeichnet werden (Fig. 20). In manchen Fällen konnte endlich die bei der Behandlung der Prophase mitgeteilte Ungleichmäßigkeit in der Färbung der Nucleolen bemerkt werden, indem in den neu ausgebildeten Nucleolen zuerst nur ein oder einige Körnchen scharf färbbar waren und die weiteren Teile der Nucleoli erst später gänzlich dunkel gefärbt werden konnten (Fig. 21 und obere Tochterzelle der Fig. 22).

Während der Telophase bildet sich die neue Querwand, richtiger die Zelluloselamellen derselben aus.

Die Beendigung der Chromatophorenteilung geht ebenfalls während der Telophase vonstatten. Die Pyrenoide verlängern sich zunächst in einer zur Fadenachse vertikalen Richtung. Durch diese Verlängerung werden die Pyrenoide zu mehr oder minder regelmäßig sphäroidisch ausgezogenen Gebilden, die später noch eine Gestaltsänderung erleiden müssen. Die Chromatophoren selbst besitzen inzwischen sehr wenige und nur dicke Fortsätze, die in den Tochterzellen bald vermehrt und dünner werden. Die Pyrenoide gehen dann durch eine Abrundung in eine hantelförmige Gestalt über (rechts-

liegende Tochterzelle der Fig. 21), die aber schon parallel zu der Längsachse der Zelle ausgezogen ist (linksliegende Tochterzelle der Fig. 21, 22). Während der geschilderten Verlängerung verläßt der Kern den unteren Rand des Tochterchromatophors und wandert

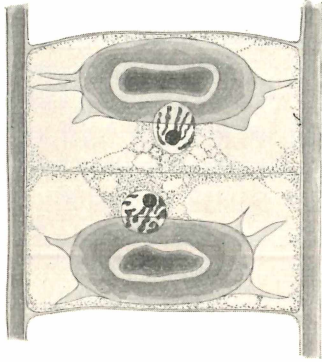


Fig. 19.

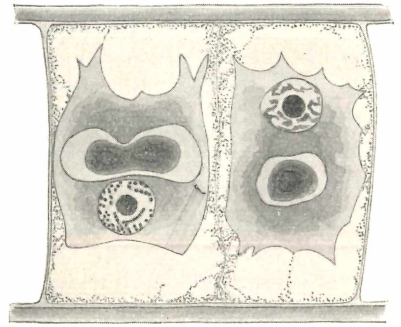


Fig. 21.

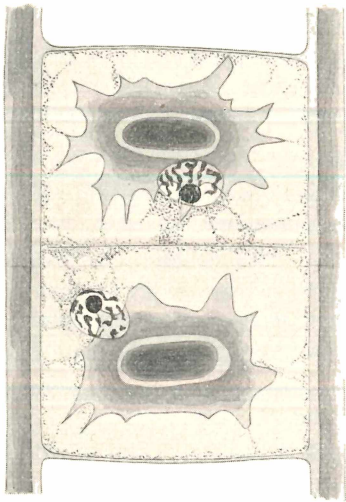


Fig. 20.

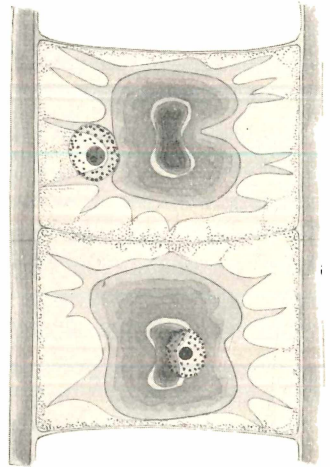


Fig. 22.

Fig. 19—22. Rekonstruktion der Tochterkerne. Vergr. 1000/1. Die Fig. 19 ist nach durch Färbung mit EHRLICH'scher Hämatoxylinlösung und Lichtgrün F. S.-Lösung, die übrigen sind nach durch Färbung mit Alaunkarminlösung nach GRENACHER und Lichtgrün F. S.-Lösung hergestellten Präparaten entworfen.

vielleicht mit Hilfe von entsprechenden Plasmaströmungen zu der Einschnürung des Pyrenoids hin (Fig. 22). Mit der Einschnürung des Pyrenoids gleichzeitig konnte ich einen ähnlichen Vorgang auch auf dem Chromatophor selbst beobachten, während aber die Teilung

des Pyrenoids vollkommen durchgeführt wird, wird die Teilung des Chromatophors nicht beendet, sondern bis zum Anfang der nächsten Zellteilung aufgehoben. Dadurch entsteht die normale, in der Mitte tief eingeschnürte Form des *Zygnema*-Chromatophors und da der Kern nach der Pyrenoidteilung sofort seine normale Lage zwischen den beiden Pyrenoiden einnimmt, ist auch der ganze Vorgang eigentlich vollkommen beendet, obzwar die Verlängerung der Zelle und die Ausbildung der Chromatophorenfortsätze einige Zeit lang noch andauert.

Bei der karyologisch bisher noch nicht näher untersuchten Gattung *Mougeotia* verlaufen die Erscheinungen der Kernteilung im wesentlichen so, wie sie bei *Zygnema* geschildert wurden. Der Ruhekern hat eine etwas gröbere Struktur, die chromatischen Bestandteile liegen in Form von nicht besonders großen Körnchen in den Knotenpunkten eines sehr feinen Wabenwerkes, das nur in besonders glücklichen Fällen sichtbar ist (Fig. 24). In der Mitte liegt ein großer Nucleolus, der meistens von einem mehr oder minder breiten, licht gefärbten Hofe umgeben ist. Der Kernraum färbt sich ebenfalls auffallend schwach, nur die Hämatoxylin-Gemische, Hämalaun usw. greifen ihn etwas energischer an. Die Einzahl der Nucleolen ist aber in *Mougeotia*-Kernen bei weitem nicht so regelmäßig, wie bei den *Zygnema*- oder *Spirogyra*-Zellen. Ich konnte manchmal auch Kerne mit zwei annähernd gleich großen (Fig. 25) und ungleich großen Nucleolen beobachten (Fig. 26). Die Kerne mit ungleich großen, sich färberisch aber vollkommen gleich verhaltenden Nucleolen sind manchmal sehr verbreitet, ich konnte nämlich oft Fäden finden, in welchen alle Zellen Kerne mit zwei ungleich großen Nucleolen führten (die beiden Kerne der Fig. 26 stammen von zwei benachbarten Zellen desselben Fadens her). Den allgemeineren Fall stellen trotzdem die Kerne mit einem einzigen Nucleolus dar.

Am Anfang der Prophase verlieren die chromatischen Körnchen ihre bisherige voneinander entfernte Lagerung und treten zuerst zu ziemlich unregelmäßigen, lockeren, aus zueinander ziemlich genäherten Körnchen bestehenden Reihen zusammen (Fig. 27), die anfangs noch recht wenig färbbar sind. Später wird die Färbbarkeit gesteigert, ohne daß dabei die Nucleolen von ihrer starken Farbe etwas verloren hätten (Fig. 28). Inzwischen sind die anfänglichen Chromosomen kürzer geworden, ihren perlschnurartigen Bau verlieren sie aber erst am Ende der Prophase, wenn sie sich zu kurzen stäbchenförmigen Gebilden zusammenziehen. Die Chromosomen liegen in dieser Zeit in der Nähe der Kernoberfläche, wodurch wieder die Tatsache bewiesen wird, daß sie absolut nicht aus den Nucleolen herkommen, d. h. bei

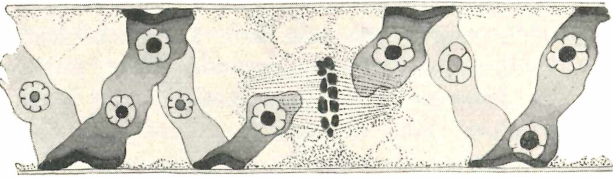


Fig. 23.

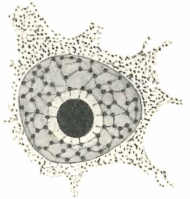


Fig. 24.



Fig. 25.



Fig. 26.



Fig. 28.

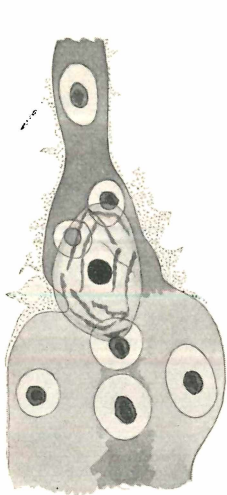


Fig. 27.

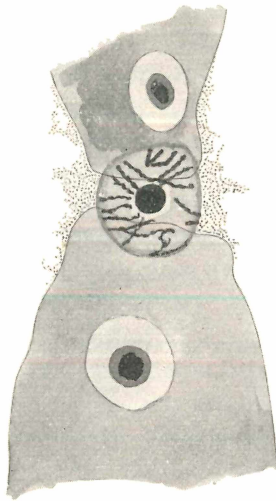


Fig. 29.

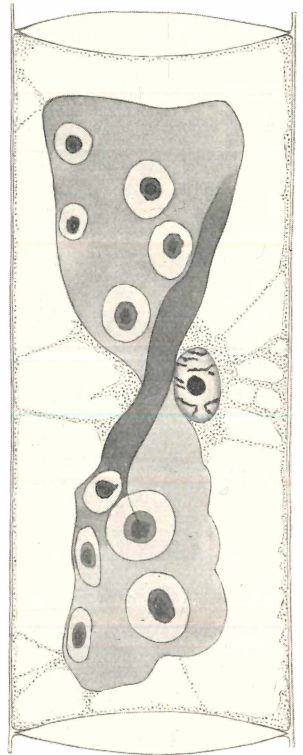


Fig. 30.



Fig. 31.



Fig. 32.



Fig. 33.

Fig. 23. *Spirogyra* sp. Teilung des Chromatophors während der Metaphase.
 Fig. 24—33. *Mougeotia* sp. Ruhekerne, Prophase, Teilung des Chromatophors.
 Vergr. bei der Fig. 30 1000/1, bei den übrigen Figuren 1340/1. Die Fig. 23 ist
 nach Färbung mit Pikrokarmen-Anilinblaulösung nach HOLLBORN, die Fig. 24—27
 und 29—33 sind nach durch Färbung mit Hämalaun nach P. MAYER und Rubin
 S.-Lösung, die Fig. 28 ist nach durch Färbung mit Karmalaun nach P. MAYER
 und Lichtgrün F. S.-Lösung hergestellten Präparaten entworfen.

Mougeotia kann ebensowenig von einem Amphinucleolus die Rede sein, wie bei *Zygnema* oder (wie es GEITLER bewiesen hatte) bei *Spirogyra*.

In den meisten Fällen verblaßt der Nucleolus vollkommen gleichmäßig (Fig. 29, 31, 32), manchmal konnte ich aber auch Fälle beobachten, in welchen die Nucleolen so erschienen, wie wenn sie in kleine Brocken oder Klümpchen zerfielen. Die Konturen der Nucleolen werden dabei unregelmäßig, den Inhalt färben die Kernfarbstoffe stellenweise stark, in anderen Abschnitten wieder kaum, einige kleinere Teilchen können sich von der Hauptmasse des Nucleolus separieren (Fig. 33). Diese recht selten beobachteten Fälle können keinesfalls als Kunstprodukte aufgefaßt werden, da die übrigen Nucleolen tadellos gleichmäßig gefärbt waren. Außerdem konnte ich in den Ruhenkernen ähnliche Veränderungen an den Nucleolen nicht beobachten, und es wäre doch schwer vorzustellen, daß sich ein Kunstprodukt ausschließlich an den Nucleolen der Prophasekerne zeigen sollte. Ich halte es für wahrscheinlicher, daß in gewissen Fällen, bei besonderen äußeren und inneren Umständen der Kerne der zuerst geschilderte, in anderen Fällen wieder der zweite Modus der Auflösung der Nucleolen zu beobachten wäre.

Ganz anders liegen die Verhältnisse bei denjenigen Körnchen, die sich meistens in der Einzahl (selten zwei) neben oder nahe zu dem Nucleolus beobachten konnte (Fig. 32). Diese Körnchen färben sich meistens etwas intensiver wie die Nucleolen und sind meistens auch von allen chromatischen Bestandteilen gut zu unterscheiden. Ihr Vorkommen ist aber vollkommen unregelmäßig, meistens suchte ich sie vergebens, in einigen Zellen waren sie aber desto auffallender. Da ich diese in mit den verschiedensten Farbstoffen behandelten Präparaten gesehen habe, kann ich sie kaum als Kunstprodukte betrachten. Nach meiner Meinung wären diese Gebilde bedeutungslose Körnchen, z. B. chromatische Anhäufungen, die aber keinesfalls mit intranucleären Centrosomen usw. zu zerwecheln wären. Diese Annahme wird noch mehr durch die Untersuchung der weiteren Entwicklung der Prophase bewiesen, da ich diese Körnchen später niemals beobachten konnte. Sie verschwinden vielleicht ziemlich schnell entweder durch eine Auflösung oder aber durch eine Verschmelzung mit den sich ausbildenden Chromosomen, denn schon während der Ausbildung der Metaphase waren diese Körnchen nicht mehr vorhanden.

Während der Prophase geschieht auch bei der Gattung *Mougeotia* die Teilung des einzigen, plattenförmigen, mit mehreren, unregelmäßig liegenden Pyrenoiden versehenen, einfach gebauten Chromatophors. Das erste Anzeichen der Teilung ist meistens eine Windung der

Chromatophorenhälften, die meistens 90° beträgt (Fig. 30). In der Mitte entsteht inzwischen eine ziemlich weite Einschnürung, die langsam vorwärtsdringend den Chromatophor in zwei annähernd gleich große, zueinander mit 90° gewunden stehende Hälften zerschneidet (Fig. 29). Manchmal konnte ich aber auch Zellen beobachten, in welchen die beschriebene Windung der Chromatophorenhälften nicht oder kaum bemerkbar war. In diesen Fällen konnte nur eine Einschnürung beobachtet werden, die dann die Teilung der Chromatophorenpalte bewirkte. Manchmal konnte ich auch eine Verspätung in der Teilung der Plastiden feststellen, der Vorgang war aber bis zu dem Anfang der Metaphase in allen gesehenen Zellen abgeschlossen. Nach dem Gesagten können also die Feststellungen von SCHMITZ (1882), nach welchen die Teilung der Chromatophoren durch das sich entwickelnde Diaphragma bewirkt wäre, auch bei der Gattung *Mougeotia* nicht bestätigt werden.

Die Entstehung des Diasters geht vollkommen in der bei der Behandlung der Gattung *Zygnema* auseinandergesetzten Weise vonstatten. Die Chromosomen sammeln sich in der Äquatorialebene des Kernraumes, nachdem sie sich entsprechend verkürzt und geglättet haben. In diesem Zustande ist von dem Nucleolus meistens nichts mehr sichtbar, später verschwindet auch die Kernmembran und bildet sich die Spindel aus, die in mancher Hinsicht von den gleichen Gebilden bei *Zygnema* und *Spirogyra* abweicht. Bei *Mougeotia* konnte ich nämlich niemals die für die beiden genannten anderen Gattungen charakteristische stumpfpolige Spindel sehen. Im Gegenteil, die Spindel der *Mougeotia*-Teilung ist meistens mehr oder minder scharf zugespitzt (Fig. 34, 35), höchstens konnte ich manchmal Spindeln mit abgerundeten Polen beobachten (Fig. 38). Die Spindel ist sonst vollkommen in der bekannten Weise gebaut. Die Spindelfasern sind meistens gut sichtbar, sie ziehen sich regelmäßig konvergent von den Chromosomen zu den Polen hin.

Wenn der Diaster schon vollkommen ausgebildet wurde, erscheinen die Chromosomen meist als kleine, mehr oder minder regelmäßige, längliche, stark gefärbte Gebilde. Ihre Anzahl beträgt vielleicht 12. Sie liegen nur ausnahmsweise vollkommen regelmäßig in einer Ebene (Fig. 34, wo alle Chromosomen dargestellt sind). Da ich bei *Mougeotia* ebenfalls keine Schnitte untersuchen konnte, konnte ich nicht tadellos feststellen, ob die Chromosomen auch die Mitte der Spindelfigur einnehmen oder nur in einem Ringe nebeneinander stehen. Mir scheint auf Grund der gesehenen — wenn auch selten — schief stehenden Meta- und Anaphasen die letztere Annahme wahrscheinlicher zu sein.

Das Auseinanderweichen der Tochterchromosomen offenbart sich zuerst in einer Verdickung der Chromosomen in der Richtung der Längsachse der Spindel (Fig. 35). Kurz darauf kann auch eine Verdoppelung der Chromosomen beobachtet werden (Fig. 36), die aber nur ganz ausnahmsweise gleichzeitig bei allen Chromosomen bemerkbar ist. Zeitliche Unterschiede in der Chromosomenspaltung können viel



Fig. 34.



Fig. 35.

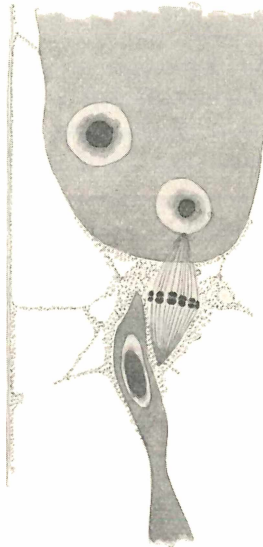


Fig. 36.

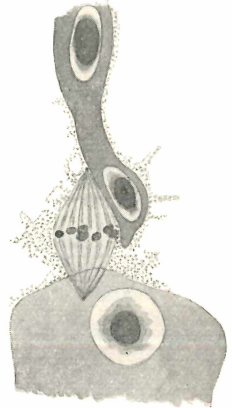


Fig. 37.



Fig. 38.

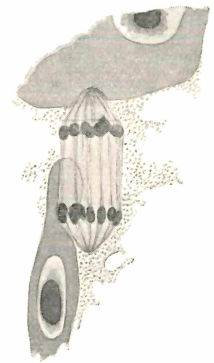


Fig. 39.

Fig. 34—39. *Mougeotia* sp. Metaphase, Anaphase. Vergr. 1340/1. Die Fig. 34, 36, 37 und 39 sind nach durch Färbung mit Hämalaun nach P. MAYER und Rubin S.-Lösung, die Fig. 35 nach durch Färbung mit Multicolorsolution nach HOLLBORN, die Fig. 38 nach durch Karmalaun nach P. MAYER und Lichtgrün F. S.-Lösung hergestellten Präparaten entworfen.

öfter festgestellt werden (z. B. Fig. 37, wo einige Chromosomen schon gespalten, die übrigen noch einheitlich da liegen. Auf der Figur sind nur die auf der dem Beobachter zugewandten Seite befindlichen Chromosomen dargestellt).

Die Fig. 36 und 37 zeigen außer dem Gesagten noch einige nicht in allen Fällen feststellbare Einzelheiten. Erstens liegt die Achse der Spindel der Fig. 36 nicht vollkommen zu der Achse der Zelle

parallel, sie steht vielmehr etwas geneigt, welche Eigentümlichkeit regelmäßig oder mindestens zufälligerweise bei allen Zygnemaceen festgestellt wurde. Bei *Zygnema stellinum* habe ich die genannte Neigung als eine charakteristische Erscheinung der Teilung erkannt, bei den übrigen näher bekannten Spezies und der Gattung kommt sie mindestens ausnahmsweise vor. Außerdem können an den Polen der Spindel an den Fig. 36 und 37 je ein ziemlich lebhaft gefärbtes, rundliches Körnchen festgestellt werden. Sie sind zweifelsohne keine Kunstprodukte, da ich die genannten Gebilde an verschieden behandelten Exemplaren beobachten konnte. Ebenso zweifellos ist aber

auch die Tatsache, daß ich sie in der Mehrzahl der Fälle nicht nachweisen konnte. Ob hier von einem manchmal sichtbaren, manchmal unsichtbaren Centriol die Rede

ist, oder ob diese Gebilde mit den in der Prophase beobachteten und bei

der Behandlung dieser Phase eingehend beschriebenen Körnchen im Zusammenhang stehen sollten, muß dahingestellt bleiben. Trotz dem reichlichen Material

und der vorsichtigsten Untersuchung konnte ich nichts Näheres über diese Fragen feststellen.

Die polwärts wandernden Chromosomen zeigen zuerst eine Richtungsänderung. Sie liegen nicht mehr zu der Äquatorialebene parallel, sie drehen sich vielmehr um, so daß sie an den Polen schon fast vollkommen zu den Spindelfasern parallel liegen. Sie gelangen in wenig verändertem Zustande ganz in die Nähe der Pole, wo ich dann eine Vergrößerung der Chromosomen und eine Verschmelzung derselben miteinander feststellen konnte (Fig. 39). Die Spindelfasern sind in diesem Zustande nicht mehr so regelmäßig, sie werden, besonders zwischen den beiden Chromosomenringen, verwischerter und dicker. Binnen kürzester Zeit verschwindet auch die konische polare Fadenskappe, die noch immer scharf färbbaren Chromosomen werden mehr oder minder vakuolisiert (Fig. 40) und kurz darauf erscheinen

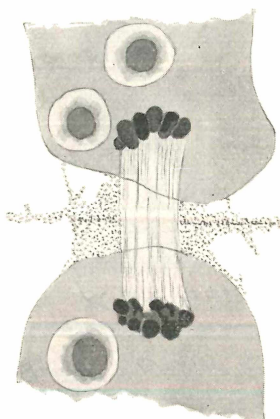


Fig. 40.

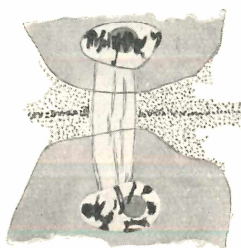


Fig. 41.

Fig. 40—41. *Mougeotia* sp. Telophase. Vergr. 1340/1.
Färbung: Multicolorsolution der Fa. HOLLBORN.

auch die Räume der Tochterkerne, d. h. die neuen Kernhäute, in welchen nur regellose chromatische Brocken und Fadenstücke, perlschnurförmige Gebilde die ehemaligen Chromosomen repräsentieren. Die sich auflösende Spindel liegt in diesem Zustande meistens einige Zeit lang noch zwischen den beiden Tochterkernen, sie ist aber schon gänzlich desorganisiert, ihr Fadenwerk ist nur stellenweise sichtbar. Die Nucleolen erscheinen ebenfalls in diesem Zustande. Sie zeigen sich meistens in der Nähe der Mitte des Kernraumes als blaß gefärbte, kugelige Gebilde, die aber sehr rasch besser färbbar werden und bevor die Struktur der Ruhekerne vollkommen erreicht ist, schon ganz normal tingiert in den Kernen liegen.

Damit wäre die Schilderung der Kernteilung bei *Mougeotia* vollkommen beendet, nur so viel muß noch bemerkt werden, daß auch bei dieser Gattung, ebenso, wie bei *Zygnema*, schon während der Anaphase eine Körnchenansammlung in der Äquatorialebene der Zelle feststellbar ist, die sich stets zentrifugal entwickelt. Diese Körnchen stellen vielleicht auch hier die Anfänge der Scheidewandbildung zwischen den beiden neuen Tochterzellen dar. Die endgültige Wandbildung wird periphär angelegt und entwickelt sich zentripetal als sog. Diaphragma.

Die weitere Entwicklung der Tochterzellen, die Verlängerung und Ergänzung der Chromatophoren usw. gehören schon nicht mehr in den Rahmen dieser Auseinandersetzungen.

Zusammenfassung.

1. Die Kernteilung bei *Zygnema* und *Mougeotia* verläuft ziemlich gleich.

2. Die Verblassung und Auflösung der Nucleolen beider Gattungen steht in keinem Zusammenhange mit der Entwicklung der Chromosomen. Die Nucleolen können bei den genannten Gattungen also weder als Amphinucleolen noch als Karyosome betrachtet werden.

3. Während der Prophase erscheinen öfters in den Kernen beider Gattungen scharf gefärbte Körnchen — meistens in der Nähe der Nucleolen — deren Rolle nicht erklärt werden konnte.

4. Die Teilungsspindeln der Gattung *Zygnema* sind stets stumpfpolig und tragen nicht selten eine größere Anzahl Körner an den Polen, die aber kaum mit Centriolen oder Centrosomen identisch sind.

5. Die Spindeln bei *Mougeotia* sind meistens spitz, höchstens abgerundet, manchmal konnten auch an den Polen dieser Spindel Körnchen beobachtet werden, die aber stets in der Einzahl vorhanden waren.

6. Die Spindeln von *Zygnema stellinum* stehen stets stark zu der Achse der Zelle geneigt.

7. Die Spindeln von *Mougeotia* können ebenfalls geneigt zu der Achse der Zelle stehen.

8. Die Teilung des Chromatophors wird sowohl bei *Zygnema* als auch bei *Mougeotia* und *Spirogyra* schon vor oder spätestens während der Metaphase beendet.

9. Die Telophasen von *Zygnema* und *Mougeotia* beweisen ebenfalls, daß die Nucleolen in der Ausbildung der Chromosomen nicht beteiligt sind.

Budapest, Februar 1932.

Literaturverzeichnis.

- BĚLAŘ, K. (1926): Der Formwechsel der Protistenkerne. *Ergebn. u. Fortschr. d. Zool.* Bd. 6. Jena.
- CHOLNOKY, B. (1931): Zur Kenntnis der Physiologie einiger fadenbildender Conjugaten. *Arch. f. Protistenk.* Bd. 75 p. 1—13.
- ESCOYEZ, E. (1907): Le noyau et la caryocynèse chez le *Zygnema*. *Cellule* Vol. 24 p. 353—366.
- GEITLER, L. (1930): Über die Kernteilung von *Spirogyra*. *Arch. f. Protistenk.* Bd. 71 p. 79—100.
- GROSS, ILSE (1931): Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Protophyten. VII. Entwicklungsgeschichte, Phasenwechsel und Sexualität bei der Gattung *Olothrix*. *Arch. f. Protistenk.* Bd. 73 p. 206—234.
- KARSTEN, G. H. H. (1908): Die Entwicklung der Zygoten von *Spirogyra jugalis*. *Flora* Bd. 99 p. 1—11.
- KURSSANOW, L. (1911): Über Befruchtung, Reifung und Keimung bei *Zygnema*. *Flora N. F.* Bd. 4 p. 65—84.
- OLTMANN, F. (1922): Morphologie und Biologie der Algen. 2. Aufl. Bd. 1. Jena.
- SCHMITZ, F. (1882): Die Chromatophoren der Algen. Bonn.
- SCHÜRHOFF, P. N. (1924): Die Plastiden. *Handb. d. Pflanzenanat.* Herausgegeben von K. LINSBAUER. Allg. Teil: Cytologie Bd. 1. Berlin.
- SCHUSSNIG, B. (1927): Die pflanzliche Zelle im Lichte der Phylogenie. *Biologia Generalis* Vol. 2.
- TISCHLER, G. (1921—1922): Allgemeine Pflanzenkaryologie. *Handb. d. Pflanzenanat.* Herausgegeben von K. LINSBAUER. Allg. Teil: Cytologie Bd. 2. Berlin.
- TRÖNDLE, A. (1911): Über die Reduktionsteilung in den Zygoten von *Spirogyra* und über die Bedeutung der Synapsis. *Zeitschr. f. Bot.* Bd. 3 p. 593—618.
- VAN WISSELINGH, C. (1913): On the nucleolus and karyokinesis in *Zygnema*. *Proc. k. Akad. v. Wetensch. Amsterdam* Vol. 16 p. 11—19.
- (1925): Die Zellmembran. *Handb. d. Pflanzenanat.* Herausgegeben von K. LINSBAUER. Allg. Teil: Cytologie Bd. 3 p. 2. Berlin.
-

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): Cholnoky v. Bela I. [J.]

Artikel/Article: [Vergleichende Studien über Kern- und Zellteilung der fadenbildenden Conjugaten. 522-542](#)