

(Aus dem Kaiser Wilhelm-Institut für Biologie, Berlin-Dahlem. Abt. M. HARTMANN.)

Lebenszyklus, Cytologie und Sexualität der Chlorophyce *Cladophora Suhriana* KÜTZING.

Von

Björn Föyn.

(Hierzu 18 Textfiguren und Tafel 1—5.)

Inhaltsübersicht.

	Seite
I. Einleitung	2
II. Material und Technik	6
a) Zuchtmethoden	6
b) Cytologische Technik	9
III. Lebenszyklus	10
1. Die zygotische Generation	14
a) Die Karyokinese	15
b) Die Reifungsteilungen	19
c) Triploidie	22
2. Die haploide Generation	23
3. Die parthenogenetische Generation	26
Bemerkungen zu der Arbeit von BRUNO SCHUSSNIG: „Die somatische und heterotype Kernteilung bei <i>Cladophora Suhriana</i> KÜTZING“	28
IV. Sexualität	34
1. Die Kopulation	35
2. Der Modus der Geschlechtsbestimmung	37
a) Die Analyse der Zoosporangien der zygotischen Generation	41
b) Die Analyse der Zoosporangien der parthenogenetischen Generation	46
c) Deutung der Ergebnisse	50
V. Zusammenfassung der Hauptresultate	50
Literaturverzeichnis	52

I. Einleitung.

Die ersten sicheren Angaben über Sexualität bei *Cladophora* stammen von ARESCHOUG, der im Jahre 1874 für die marine *Cladophora sericea* (HUDS) KÜTZ. viergeißelige Megazoosporen und zweigeißelige Gameten beschrieb. Er fand, daß die stark positiv phototaktischen Gameten in der Größe ziemlich schwanken können, daß aber trotzdem Isogamie vorliegt. Die Zygoten keimten sofort zu neuen Individuen aus. Später haben STRASBURGER (1892) und BUFFHAM (1893) ebenfalls von Kopulation bei marinen Cladophoreen berichtet. Sowohl ARESCHOUG wie STRASBURGER glaubten, daß die Gameten bei unterbliebener Kopulation zugrunde gehen. Nach SETCHELL und GARDNER (1920, p. 207) soll doch Parthenogenese möglich sein. Über die Herkunft der kopulierenden Gameten wird in diesen Arbeiten nichts erwähnt. Auch geht nicht mit Sicherheit daraus hervor, ob Zoosporen und Gameten an derselben oder an verschiedenen Pflanzen gebildet werden.

Wie bekannt, wurden die Clorophyceen bis in die letzte Zeit als Haplonten angesehen. Die erste Arbeit, durch welche eine Bresche in diese Auffassung geschlagen wurde, war die Untersuchung von M. WILLIAMS (1925). Nach dieser Arbeit soll die Siphonee *Codium tomentosum* diploid sein und die Reduktion in den Gametangien erfolgen. Diese Angaben wurden zuerst mit Vorsicht aufgenommen (TISCHLER, 1927, KNIEP, 1928, HARTMANN, 1929 a) um so mehr, als die von WILLIAMS gegebenen Abbildungen in verschiedener Hinsicht mangelhaft sind. Im Frühjahr 1928 veröffentlichte SCHUSSNIG eine kleine Mitteilung, gemäß welcher auch die Süßwasserform *Cladophora glomerata* ein Diplont sein sollte, indem die Reduktion in den Gametangien stattfinden sollte und (diploide) Zoosporen und Gameten auf ein und demselben Thallus erzeugt werden sollten. Die von SCHUSSNIG gegebenen Abbildungen wirkten aber wenig überzeugend, und da seine Beobachtungen recht dürftig schienen, wurde der Mitteilung nur wenig Wert zugelegt. Dann kam im Herbst desselben Jahres eine neue Mitteilung von SCHUSSNIG, aus deren Abbildungen hervorging, daß bei der marinen *Cladophora Suhriana* ¹⁾ die Reduktion in sich zur Schwärmerbildung anschickenden Zellen erfolgt. Auf die Frage, welche Art von Schwärmern in

¹⁾ Die Art wurde in der betreffenden Mitteilung provisorisch mit der Protokollnummer 43 bezeichnet. In einer zweiten Mitteilung aus Neapel teilt SCHUSSNIG mit, daß es sich um *Cladophora Suhriana* handelt.

diesen Zellen erzeugt wurden, konnte SCHUSSNIG zuerst keine sichere Antwort geben. Alle von ihm beobachteten Schwärmer besaßen nur zwei Geißeln, da er aber keine Kopulation nachweisen konnte, und die Schwärmer sich schließlich festsetzten und auskeimten, glaubte er, Zoosporen vor sich zu haben, indem er vermutete, daß diese bei der betreffenden Art im Gegensatz zu den bisher bei anderen Arten gemachten Beobachtungen zweigeißelig wären. Nach dieser Annahme sollte also die Reduktion in den Zoosporangien erfolgen und somit aller Wahrscheinlichkeit nach bei *Cladophora* ein antithetischer Generationswechsel vorhanden sein. In einem zweiten Bericht über die Entwicklungsgeschichte der marinen Siphoneen (1929) teilt SCHUSSNIG weiter mit, daß er bei Neapel von *Cladophora Suhriana* auch haploide Individuen und von einer zweiten Art, die er für *Cladophora repens* hält, sowohl diploide wie haploide Pflanzen gefunden habe. Er stellt fest, daß bei *Cladophora* ein typischer antithetischer Generationswechsel vorhanden ist und daß die haploide Generation von makroskopischer Größe ist.

Die nächste Publikation in bezug auf den Lebenszyklus von *Cladophora* stellt die von mir im Oktober 1929 erschienene vorläufige Mitteilung. In dieser wurde festgestellt, daß es von *Cladophora pellucida* (HUDS) KÜTZ. und *Cladophora utriculosa* KÜTZ. zwei Sorten von Pflanzen gibt: zoosporenbildende und gametenbildende. Letztere lassen sich wieder ihrem Geschlecht nach in zwei Gruppen einteilen, die bei dem Fehlen erkennbarer morphologischer Unterschiede zwischen den Gameten als $+$ - und $-$ -Formen bezeichnet wurden. Für die zoosporenbildenden Pflanzen — die nur viergeißelige Schwärmer gaben — ergab die cytologische Untersuchung, daß sie diploid, für die Geschlechtspflanzen, daß sie haploid waren. Außerdem waren die zwei Generationen aber ganz gleich. Es gelang, Keimlinge aus Zygoten von *Cladophora pellucida* in Kultur bis zur Schwärmerbildung zu halten. Wie zu erwarten, waren sämtliche Schwärmer Zoosporen. Aus derselben Mitteilung geht hervor, daß auch bei *Ulva* ein antithetischer Generationswechsel vorhanden ist und aus der gleichzeitig von HARTMANN veröffentlichten Mitteilung, daß dasselbe für *Chaetomorpha* und *Enteromorpha* gilt. Ebenfalls im Jahre 1929 erschien von J. R. MUNDIE eine Angabe über *Vaucheria geminata*, wonach die Reduktionsteilung im Oogon vor der Befruchtung erfolgen und diese Gattung somit ein Diplont sein sollte. Nach H. HANATSCHKE (1932) scheint dies jedoch zweifelhaft zu sein.

Im Jahre 1931 wurde von Miss HIGGINS bei *Cladophora flavescens* KÜTZ. die Reduktionsteilung in den Zoosporangien beschrieben, und

in den folgenden Jahren einige Angaben veröffentlicht, die nach ihrer Ansicht die Möglichkeit nahelegen, daß bei dieser Art auch die Zoosporen sexuelle Fähigkeiten besitzen. Ihre Angaben sind jedoch viel zu mangelhaft, um etwas Sicheres auszusagen. Es wurden bei dieser Art sowohl Individuen mit 24 wie Individuen mit 12 Chromosomen gefunden.

Bezüglich des Lebenszyklus von *Cladophora glomerata* gab SCHUSSNIG, nachdem es ihm klar wurde, daß ein antithetischer Generationswechsel bei *Cladophora Suhriana* vorhanden ist, seine Auffassung von *Cladophora glomerata* als Diplont auf und überließ den Fall seiner Schülerin Fr. HEDWIG LIST zur Nachprüfung. In seinem „historischen Rückblick“ (1930 a) teilt er dann (p. 67) mit, daß sich die *glomerata* „ebenso zu verhalten scheint, wie es nunmehr für die marinen Arten feststeht“. Im zweiten Beitrag zur Geschichte der Generationswechselfrage bei den Grünalgen (SCHUSSNIG, 1930 c) heißt es aber wieder, daß *Cladophora glomerata* ein Diplont ist. — Die Untersuchung von Fr. LIST wurde Ende 1930 veröffentlicht. Nach dieser Arbeit sollen Zoosporen und Gameten an getrennten Individuen gebildet werden. Die Zoosporen sollen an diploiden Pflanzen infolge vegetativer Kernteilungen entstehen und somit diploid sein. Die Gameten dagegen sollen in der Folge durch Reduktionsteilung entstehen. Ich habe an anderer Stelle¹⁾ die Arbeit besprochen und die Notwendigkeit einer Nachprüfung betont.

Schon in seiner ersten Mitteilung über *Cladophora Suhriana* behauptete SCHUSSNIG, bei dieser Form auf cytologischem Wege zwei Sorten von haploiden Pflanzen nachgewiesen zu haben: solche mit sechs und solche mit sieben Chromosomen. Das siebente Chromosom hielt er für ein Geschlechtschromosom und folgerte daraus, daß bei *Cladophora Suhriana* genotypisch bedingte Diözie vorliegt²⁾. In der ausführlichen Arbeit ist er aber in seiner Formulierung des betreffenden Chromosoms als **G e s c h l e c h t s c h r o m o s o m** mehr zurückhaltend geworden. Auch in dieser Arbeit heißt es

¹⁾ Ber. d. wiss. Biologie, Bd. 19 p. 313.

²⁾ Den experimentellen Beweis für diese Folgerung ist SCHUSSNIG bis jetzt nicht gelungen, weil er nicht in der Lage gewesen ist, Kopulationen bei dieser Spezies festzustellen. Trotzdem schreibt er in seiner späteren Arbeit (1930 b, p. 277): „Unter Berücksichtigung der Diözie der Gametophyten wird man das Heterochromosom ohne weiteres mit der Verteilung der Geschlechter in Verbindung bringen dürfen.“ Das Postulat des Vorkommens von Diözie, das in der einen Arbeit aus der Deutung eines bestimmten Chromosoms als Geschlechtschromosom postuliert wurde, wird also in der zweiten Arbeit als Stütze für die Deutung desselben Chromosoms als Geschlechtschromosom benutzt!

aber (p. 525): „daß das Heterochromosom bei *Cladophora Suhriana* auf Grund seines Verhaltens bei der Reduktionsteilung und auf Grund seines Verteilungsmechanismus eine weitgehende Übereinstimmung mit der Diözie¹⁾ der Gametophyten aufweist und daß wir dank seinem Vorhandensein in die Lage versetzt werden, die beiden Sorten der Gametophyten (und höchstwahrscheinlich daher auch die beiden Sorten der von diesen erzeugten Gameten) cytologisch zu unterscheiden“. — Auch für mehrere andere *Cladophora*-Arten²⁾ glaubt SCHUSSNIG ein Heterochromosom nachgewiesen zu haben und gibt für zwei, von denen der eine vorläufig mit *repens*, der andere mit *flexicaulis* bezeichnet wird, die haploiden Chromosomenzahlen 4 und $4 + X$ an.

Da die Angaben SCHUSSNIG's über *Cladophora Suhriana* in wesentlichen Punkten von den von mir bei anderen *Cladophora*-Arten erhaltenen Resultaten abweichen, habe ich im Frühjahr 1930 auch diese Form in mein Arbeitsprogramm für die Erforschung der Entwicklungsgeschichte der Cladophoreen aufgenommen. Die Hauptaufgabe dieser Untersuchungen besteht in der Aufklärung des Lebenszyklus und der Chromosomenverhältnisse sowie des Modus der Geschlechtsbestimmung. Detaillierte Angaben über den Keimungsprozeß der Zygoten und der Zoosporen, das Wachstum der Pflanzen oder den Bildungsprozeß der Schwärmer wird man deshalb in dieser Mitteilung nicht finden.

Im folgenden sollen die Ergebnisse über *Cladophora Suhriana* mitgeteilt werden.

Das Material wurde in Neapel gesammelt und die Untersuchung in der von Herrn Prof. MAX HARTMANN geleiteten Abteilung des Kaiser Wilhelm-Instituts für Biologie in Berlin-Dahlem ausgeführt. Herrn Prof. HARTMANN kann ich mit Worten nur einen mangelhaften Dank abstatten. Auf seinen Vorschlag habe ich im Frühling 1928 die Untersuchung der Cladophoreen in Angriff genommen, er hat mich bei der Ausführung der Arbeit in weitgehendem Maße unterstützt, mir durch die Aufnahme in sein Institut die möglichst besten Arbeitsbedingungen verschafft und mich durch lehrreiche Gespräche über die verschiedensten Gebiete der Biologie zu weiteren Arbeiten ermuntert und angeregt. Zu großer Dankbarkeit bin ich auch Herrn Prof. Dr. REINHARD DOHRN und Dr. JULIUS GROSS verpflichtet für ihr freundliches Entgegenkommen während meiner Arbeit an der biologischen Station in Neapel. Für allerlei technische Hilfe danke ich

¹⁾ Von mir gesperrt!

²⁾ Bis zum Juli 1928 waren es fünf.

herzlich der technischen Assistentin des Instituts, Frl. PAULA SCHÄFER. Mein Dank gehört auch den Herren Prof. Dr. HENRIK PRINTZ und Dr. SJÖSTEDT, die die untersuchte *Cladophora*-Art als *Cladophora Suhriana* identifiziert haben.

II. Material und Technik.

Das Material stammt von einigen Pflanzen, die im März 1930 auf einigen Klippen vor der „Grotta del Tuono“ am Ufer des Posillips bei Neapel gesammelt wurden. Es ist derselbe Fundplatz, den SCHUSSNIG für sein Material von *Suhriana* angegeben hat.

a) Zuchtmethoden.

Als Kulturmedium hatte ich bei meinen früheren Algenversuchen (FÖYN, 1929) ausschließlich die Nährlösung nach SCHREIBER (1928) angewandt. Das Wachstum der Pflanzen ging aber in dieser Nährlösung sehr langsam vor sich. Ich hielt es zuerst für möglich, daß die Versuchsbedingungen nicht alle erfüllt waren und führte eine Reihe von Versuchen mit verschiedener Lichtstärke, verschiedenen Mengen von Kulturflüssigkeit und mit verschiedenen Temperaturen aus. Die Versuche gaben aber alle negative Resultate. Ich habe mich dann nach anderen Nährlösungen umgesehen und die Lösungen von ALLEN und von KILLIAN sowie die von HARTMANN ausexperimentierte Modifizierung der letzteren versucht. Alle diese Lösungen schienen zuerst bessere Resultate zu geben als die SCHREIBER'sche. Keimlinge aus Zygoten und Zoosporen wuchsen in diesen Lösungen für die ersten 3—4 Wochen ganz rasch, dann kam aber trotz häufigem Wechsel der Nährlösung das Wachstum zum Stillstand, die Keimlinge wurden dunkelgrün und machten bald einen ganz verkrüppelten Eindruck. Es wurde dann versucht, eine neue Nährlösung herzustellen und dabei auch Versuche mit Zusatz von Erdabkochung angestellt. Es ergab sich bald, daß dies der richtige Weg war. Nach einigem Experimentieren bin ich bei einer Lösung stehengeblieben, die eine Modifizierung der SCHREIBER'schen Lösung darstellt, in der statt destilliertem Wasser Erdabkochung benutzt wird. Die Zusammensetzung ist also:

NaNO_3	0,1 g
Na_2HPO_4	0,02 g
Erdabkochung	50,0 g
Seewasser	1000,0 g

Die Erdabkochung wurde durch 1stündiges Kochen im Dampftopf von 1 kg guter Gartenerde mit 1 kg destilliertem Wasser er-

halten. Nach 2—3 Tagen wurde durch vorsichtiges Dekantieren die Flüssigkeit in gut verschließbare Kolben von 500 ccm Inhalt gefüllt, die noch einmal sterilisiert und dann in den Frigidaire gestellt wurden. Nachdem die Lösung nach wochenlangem Stehen allmählich klarer geworden war, wurde die bräunlichgelbe Flüssigkeit in neue Kolben dekantiert, das Nitrat und Phosphat darin aufgelöst, die Lösung aufs neue sterilisiert, worauf die gut verschlossenen Kolben in den Frigidaire gestellt wurden.

Das Seewasser, das wir von der Adria in großen Ballons erhielten, wurde nach Filtrieren (durch Faltenfilter Nr. 588, SCHLEICHER und SCHÜLL) in 2 l ERLENMEYER-Kolben gefüllt, diese mit einer umgekehrten ESMARCH-Schale zugedeckt und dann sterilisiert. Die Kolben wurden in ein kühles, gut durchlüftetes Zimmer gestellt und das Seewasser nie früher als wenigstens 3 Wochen nach dem Sterilisieren benutzt. Während der ganzen Dauer der Versuche war immer ein Vorrat von 20—30 Liter sterilen Wassers vorhanden.

Von der gebrauchsfertigen Nährlösung wurde jedesmal nur eine kleine Menge hergestellt, wenn möglich nicht mehr als an demselben Tag benutzt werden sollte. Blieb etwas übrig, so wurde dies immer im Frigidaire aufgehoben.

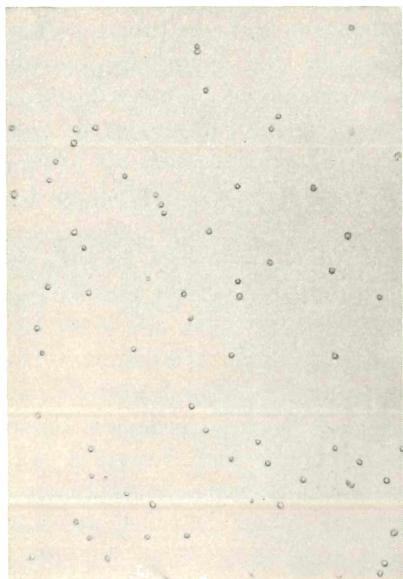
In dieser Nährlösung, die „Erdschreiber“ genannt wird, gedeihen die Algen ausgezeichnet (Textfig. 1 f).

Als Kulturgefäße dienten BOVERI-Schalen aus gewöhnlichem Glas, die mit kreisrunden Glasplatten von etwas größerem Durchmesser zugedeckt wurden. Es ist selbstverständlich, daß auf peinlichste Sauberkeit und Sterilität aller Kulturutensilien großer Wert gelegt werden mußte. Die Schalen wurden immer vor Gebrauch zunächst in Chromschwefelsäure gelegt und dann nach gründlichem Auswaschen in Leitungswasser in tadellosem destilliertem Wasser¹⁾ gekocht. Von Metallinstrumenten (Pinzetten, WECKER's Augenschere) kamen selbstverständlich nur solche aus rostfreiem Stahl in Betracht. Als Ausgangsmaterial für die Kulturen wurden ausschließlich Schwärmer benutzt, die nach Schwimmen durch eine Reihe von Schalen mit sterilem Seewasser gereinigt waren („Taktische Reinigung“).

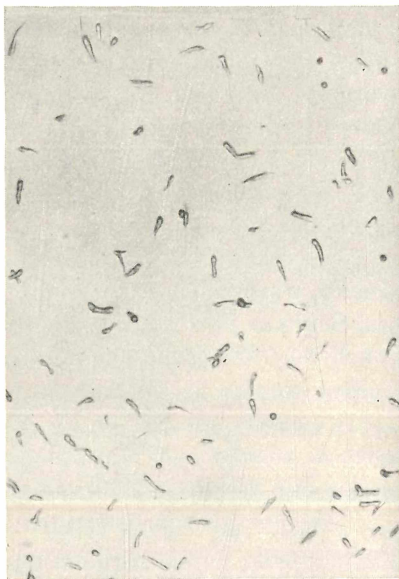
In der hellen Jahreszeit standen die Kulturen am Nordfenster, während der dunklen Herbst- und Wintermonate waren sie um eine künstliche Beleuchtungsanlage nach HARTMANN²⁾ aufgestellt.

¹⁾ In dem ganz aus Jenaer Glas bestehenden sog. „FEMEL“-Destillierapparat hergestellt.

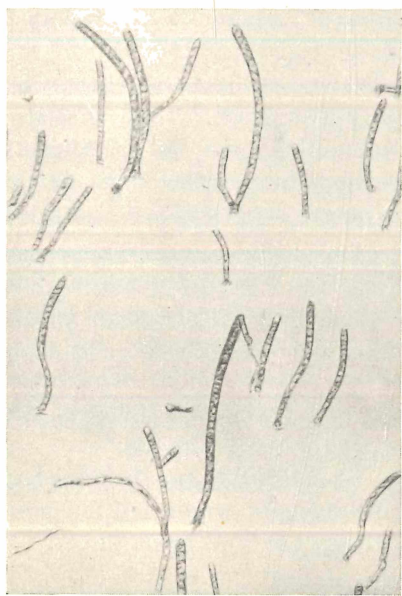
²⁾ Siehe Abbildung 406 bei BELAR (1928 a). Eine 300 Watt-Lampe hängt in einem genügend weiten zylindrischen Glasgefäß; dieses Gefäß steht in einem zweiten,



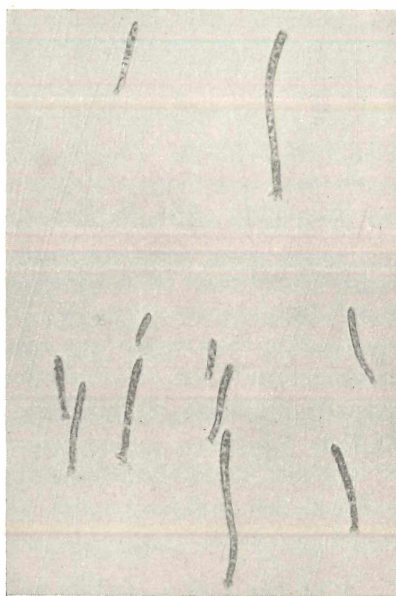
a



b



c



d

dessen Durchmesser etwa 20 cm größer ist als der des ersten. In dem Zwischenraum zwischen beiden Gefäßen zirkuliert Leitungswasser.

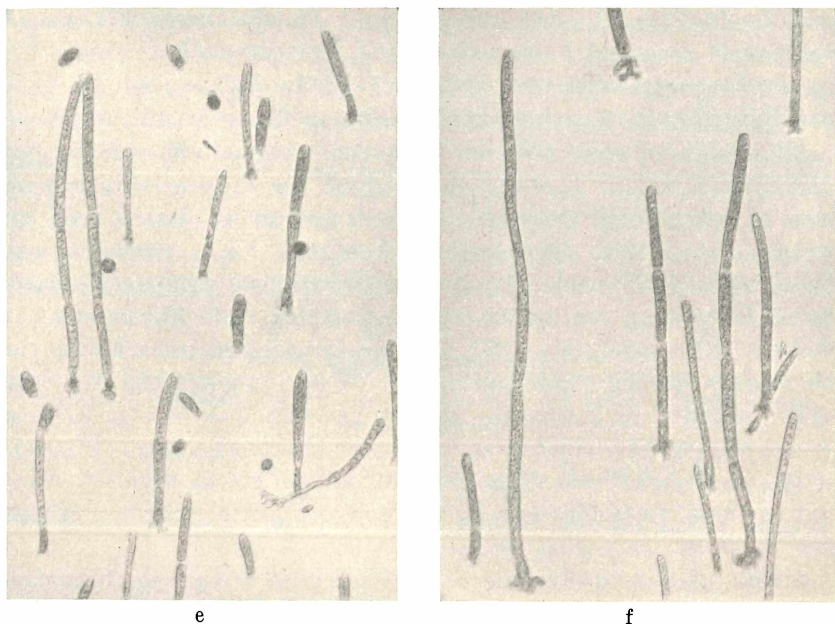


Fig. 1 a—f. *Cladophora Suhriana*. Vergleich der Wirkung von sechs verschiedenen Nährlösungen. Sämtliche auf den Bildern a—f vorhandene Keimlinge stammen aus Zygoten einer und derselben Kombination, sie sind also genotypisch gleich. Die Photographien wurden alle auf dem 14. Tag nach der Kombination aufgenommen. a zeigt den Zustand der Keimlinge, die in reinem Seewasser ohne Zusatz von Salzen gehalten wurden, b zeigen die Keimlinge aus der gewöhnlichen SCHREIBERschen Nährlösung, c die Keimlinge aus der Nährlösung von ALLEN, d die aus der Nährlösung von KILLIAN (1911), e die aus Seewasser, dem auf ein Liter 50 ccm Erdbkochung zugesetzt war, und f die aus „Erdschreiber“. Die Temperatur, die Menge der Kulturflüssigkeit und die Beleuchtung waren für sämtliche Kulturen dieselbe. Vergr. 75 $\times$.

b) Cytologische Technik.

Sämtliche auf den Taf. 1—5 wiedergegebenen Zeichnungen sind nach Totalpräparaten vom Kulturmaterial ausgeführt. Es wurden aber auch Schnittpräparate hergestellt.

Von Fixierungsflüssigkeiten wurde eine Reihe benutzt: BOUIN-DUBOSCQ, BOUIN-ALLEN, die DAMMANN'sche Modifikation der Pikrinessigsäuremischung nach BOVERI ¹⁾, Sublimatalkohol nach SCHAUDINN, HEIDENHAIN's „Susa“, Chromessigsäure, das Gemisch von NAWASCHIN und das starke Gemisch von FLEMMING mit nur halber Menge Osmiumsäure. Von den chromsäurehaltigen Flüssigkeiten erwiesen sich die, in denen die Chromsäure in Seewasser gelöst war, besser als die

¹⁾ H. DAMMANN (1930).

mit destilliertem Wasser angesetzt. Als die beste Fixierungsflüssigkeit erwies sich die modifizierte FLEMMING'sche Lösung. Ein Nachteil dieser Lösung war aber, daß sich die nachfolgende Färbung mit HEIDENHAIN'schem Eisenhämatoxylin in der gewöhnlichen Weise nicht ausführen ließ. Bei der Differenzierung mit Eisenalaun gab das Cytoplasma die Farbe nicht leichter als die Chromosomen ab, was bewirkte, daß, wenn die Zellen einigermaßen durchsichtig geworden waren, den Chromosomen auch ihre Farbe entzogen war. Dieser Nachteil konnte bei jungen Keimlingen eliminiert werden durch Benutzung von 1proz. Salzsäurealkohol statt Eisenalaun. In diesem Differenzierungsmittel gab das Cytoplasma seine Farbe viel leichter ab als die Chromosomen. Nach dem Auswaschen der Salzsäure wurden die Präparate für einige Sekunden in eine 2,5proz. Eisenalaunlösung eingetaucht. Bei den ausgewachsenen Pflanzen schlug aber auch dieses Verfahren fehl und hier gelang nach Fixierung in FLEMMING, trotz den verschiedensten Kunstgriffen, nie die Färbung der Totalpräparate ganz richtig.

Am meisten wurde die NAWASCHIN'sche Fixierungsflüssigkeit benutzt, die eine sehr distinkte und elektive Färbung der Chromosomen ermöglicht, andererseits aber Artefakte¹⁾ erzeugt, und daher nur mit größter Kritik auszuwerten ist. Ein Vorteil dieser Fixierungsflüssigkeit ist, daß bei *Cladophora* bei der nachfolgenden Färbung mit Eisenhämatoxylin sich der Nucleolus — der nach den übrigen Fixierungsmitteln und dieser Färbung völlig schwarz erscheint — außerordentlich schwach färbt (Taf. 1 Fig. 4—6, Taf. 2 Fig. 31, 32, Taf. 4 Fig. 50, 51, 58, 60, Taf. 5 Fig. 63 und 64). In den oben-erwähnten pikrinsäurehaltigen Flüssigkeiten werden die Chromosomen oft etwas aufgebläht, und wie in den sublimathaltigen — ganz besonders „Susa“ — treten sehr leicht Verklumpungen der Chromosomen auf.

Als Färbungsmittel erwies sich nach allen Fixierungen HEIDENHAIN's Eisenhämatoxylin als das beste. Die Objekte wurden über Xylol in Canadabalsam eingeschlossen.

In den im Meer gesammelten Pflanzen wurden zwischen 21 Uhr und Mitternacht reichliche Kernteilungen gefunden. In dem gut gedeihenden Kulturmaterial fanden sich Kernteilungen zu jeder Zeit.

III. Lebenszyklus.

Unter einer Reihe von *Cladophora*-Arten, die am 13. März 1930 auf einigen Klippen vor der „Grotta del Tuono“ gesammelt worden

¹⁾ Im Ruhekern, den frühesten Prophasestadien und in der Telophase.

waren, fanden sich bei der Sortierung des Materials im Laboratorium 17 kleine Büschel von einer Art, die sich später als *Cladophora Suhriana* herausstellte. Die 17 Büschel wurden nach gründlichem Waschen in filtriertem Seewasser isoliert und an einem Nordfenster aufgestellt. Als nach 14 Tagen keine der Pflanzen Schwärmer gegeben hatte und trotz eifrigen Suchens keine weiteren Individuen im Meer gefunden waren, wurden die isolierten Pflanzen in neue BOVERI-Schalen mit „Erdschreiber“ umgesetzt. 3 Tage später, am Nachmittag, dem 30. März, fanden sich in drei der Schalen (Nr. 7,

Tabelle 1.

Cladophora Suhriana.

Ergebnisse der Kombinationen von 10 Pflanzen. Z bedeutet Zygotenbildung, 0 deren Ausbleiben.

Nr.	1	2	5	6	7	8	10	14	15	16
1	0	Z	Z	Z	0	Z	Z	Z	Z	0
2	Z	0	0	0	Z	0	0	0	0	Z
5	Z	0	0	0	Z	0	0	0	0	Z
6	Z	0	0	0	Z	0	0	0	0	Z
7	0	Z	Z	Z	0	Z	Z	Z	Z	0
8	Z	0	0	0	Z	0	0	0	0	Z
10	Z	0	0	0	Z	0	0	0	0	Z
14	Z	0	0	0	Z	0	0	0	0	Z
15	Z	0	0	0	Z	0	0	0	0	Z
16	0	Z	Z	Z	0	Z	Z	Z	Z	0

11 und 16) an der dem Fenster zugekehrten Wand der Gefäße Schwärmer. Sie besaßen alle zwei Geißeln und sollten also Gameten darstellen. Kopulation konnte aber trotz wiederholten Kombinierungen nicht festgestellt werden. Die Schwärmer blieben bis zum Dunkelwerden in lebhafter Bewegung und waren die ganze Zeit stark positiv phototaktisch. Am nächsten Morgen wurden sie gleichmäßig zerstreut auf dem Boden und den Wänden der Schalen aufgefunden. Die meisten schienen schon gestorben zu sein, andere führten noch kleine rotierende Bewegungen aus, während einige abgerundet am Glas festhafteten. Am Nachmittag traten aber wieder Schwärmer

auf, und diesmal in elf der Schalen, darunter zwei (Nr. 7 und 16) vom vorigen Tage. In zehn der Schalen waren es wieder nur zwei-geißelige Schwärmer, in einer Schale (Nr. 9) aber größere mit vier Geißeln versehene Schwärmer, die sich als Zoosporen erwiesen. In den jetzt ausgeführten Kombinationsversuchen wurden zahlreiche Kopulationen beobachtet. Eine Übersicht über die Ergebnisse der Kombinationen von Gameten der zehn Pflanzen gibt die Tabelle 1. 2 Tage später gaben die Pflanzen Nr. 1, 5, 6, 7 und 15 noch einmal Gameten, die sich beim Kombinieren genau so verhielten wie früher. Außerdem fanden sich auch Schwärmer in noch einer Schale, Nr. 3. Es handelte sich um Gameten von demselben Geschlecht wie der Pflanzen Nr. 1 und 7.

Nach gründlichem Waschen der Gameten¹⁾ wurden folgende Kombinationen in kleinen Tropfen auf drei Deckgläser gemacht:

Deckglas Nr. A: 1×6

„ „ B: 3×15

„ „ C: 7×5

Eine Viertelstunde später wurden die Tropfen abgeschüttelt und die Deckgläser mit sterilem Seewasser gründlich abgespült, bis nur die festhaftenden Zygoten zurückblieben. Die Deckgläser kamen dann in Nährlösung in BOVERI-Schalen, die an ein Nordfenster aufgestellt wurden. Für den Fall, daß Parthenogenese auch möglich wäre, wurden die zu den Kombinationen nicht benutzten, gewaschenen Gameten in Tropfen auf Deckgläser übertragen und diese in Feuchtkammern gestellt. Nach etwa 24 Stunden kamen sie in BOVERI-Schalen mit Nährlösung, die an Nordfenster gestellt wurden. Von den Zoosporen der Pflanze Nr. 9 waren schon 2 Tage früher einige gewaschene Zoosporen in derselben Weise in Kultur genommen worden.

Bei sämtlichen aus Zygoten angesetzten Kulturen fand Keimung statt, ebenso bei der aus Zoosporen angesetzten Kultur. Letztere mußte aber später wegen Auftretens einer nackten Volvocale ausgeschaltet werden. In den Kulturen aus Gameten fanden sich nach 1 Woche auf zwei Deckgläsern mit Gameten von Pflanze Nr. 3 und auf einem Deckglas von Pflanze Nr. 5 vereinzelt Keimlinge; auf den übrigen Deckgläsern gab es keine Spur von Pflanzen.

Anfang Mai wurden die Kulturen nach Berlin transportiert. Kurz nach dem Auspacken der Gläser traten in der Kultur B Zoosporen auf. Es wurden deshalb sofort in jeder Kultur 10 Individuen vorsichtig von der Unterlage losgemacht und in BOVERI-Schalen

¹⁾ Sie mußten durch fünf BOVERI-Schalen mit sterilem Seewasser schwimmen.

mit Nährlösung isoliert. 2 Tage später fanden sich in vier der Einzelkulturen von den Zygotenpflanzen Zoosporen und nach noch 2—3 Tagen ging die Schwärmerbildung in sämtlichen 30 Zygotenkulturen los. Wie zu erwarten, handelte es sich nur um Zoosporen.

Von den Zoosporen wurden zusammen 112 (48 aus der Kultur A, 10 aus B und 54 aus C) zur Keimung gebracht, und die Keimlinge nach 14 Tagen isoliert. Fünf der Keimlinge gingen kurz nach dem Isolieren ein, die übrigen wuchsen zu großen Pflanzen.

Beim Umsetzen der 107 Kulturen 2 Monate später zeigten einige leere Zellen in mehreren Kulturen, daß die Schwärmerbildung schon angefangen hatte, und 2 Tage nach dem Umsetzen ging diese ernstlich los. So traten an diesem Tage zwischen 16³⁰ und 17 Uhr bei 20 der Kulturen Schwärmer auf, die als Gameten identifiziert werden konnten. In den folgenden 2 Tagen folgten noch zehn der isolierten Pflanzen dem Beispiel der ersteren und immer waren es nur Gameten, die gebildet wurden. Dann trat keine weitere Schwärmerbildung auf, bis die Pflanzen im September umgesetzt wurden. Am 2. und 3. Tag nach dem Umsetzen wurde im ganzen bei 36 Pflanzen Gametenbildung festgestellt. Von jetzt ab wurden die Pflanzen durchschnittlich jeden Monat umgesetzt und immer trat vom 2.—4. Tag nach dem Umsetzen bei einer Reihe von Pflanzen Gametenbildung ein. Da die Versuche nach beinahe zweijähriger Dauer im Februar 1932 abgeschlossen wurden, hatten von den 107 Pflanzen 105 mehrmals Schwärmer gegeben, und diese waren immer Gameten (vgl. die Tabellen 2, 4 und 5). Mit den Gameten sind, wie im Kapitel IV beschrieben wird, mehr als 1000 Kombinationen ausgeführt und ¹⁾ mehr als 1000 der Zygoten zur Keimung gebracht und die Keimlinge bis zur Schwärmerbildung hochgezogen worden. Immer hat sich dabei, wie zu erwarten, herausgestellt, daß die Pflanzen aus Zygoten nur Zoosporen, die Pflanzen aus Zoosporen nur Gameten geben. Damit ist der experimentelle Beweis eines obligatorischen antithetischen Generationswechsels bei *Cladophora Suhriana* gegeben.

Wie verhielten sich nun die Keimlinge, die durch Parthenogenese entstanden? Ihr Wachstum war anfangs wesentlich geringer als das der Pflanzen aus Zygoten oder aus Zoosporen. Erst mit einem Alter von 5—6 Wochen trat Schwärmerbildung ein. Merkwürdigerweise waren sämtliche Schwärmer Zoosporen. Diese entwickelten sich wie normale Zoosporen zu Gametophyten. Wir werden

¹⁾ U. a., um Material zu der cytologischen Untersuchung zu schaffen.

weiter unten (S. 27) auf diesen Fall zurückkommen und sehen, daß er in einer Verdoppelung der Chromosomenzahl seine Erklärung findet. Die parthenogenetische Generation ist also wie die aus Zygoten entstandene diploid.

Über die Lebensdauer der Pflanzen im Meer ist nichts Sicheres bekannt. In Kultur sind sowohl die Sporophyten wie die Gametophyten mehrjährig. Die Pflanzen wachsen am schnellsten in Temperaturen zwischen 20 und 25° C. Bei niedrigerer Temperatur als 10° ist das Wachstum stark herabgesetzt.

1. Die zygotische Generation.

Die Keimung der Zygoten findet unmittelbar statt (Textfig. 2 u. 3, vgl. auch Textfig. 1f), und das Wachstum geht bei täglicher

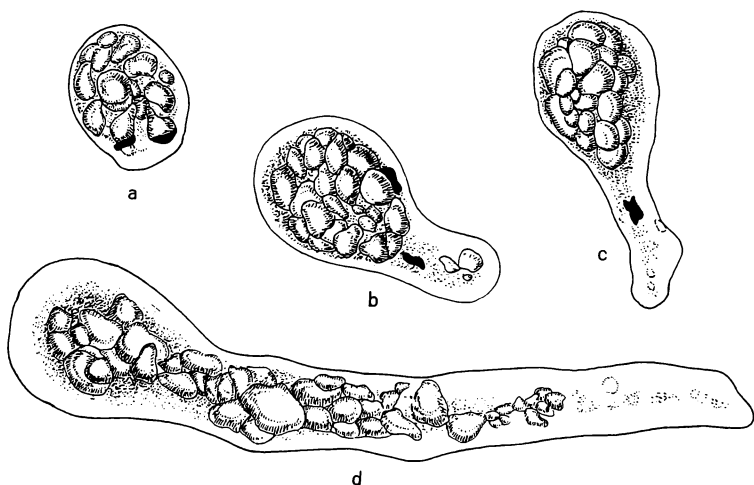


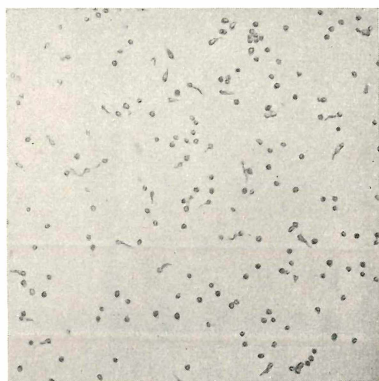
Fig. 2a—d. Keimstadien der Sporophytgeneration von *Cladophora Suhriana*. a eben gebildete Zygote, b und c 24 Stunden alte Keimlinge, d 3 Tage alter Keimling, die Augenflecke sind hier nicht mehr zu sehen. Nach dem Leben gezeichnet. Vergr. 1600 $\times$.

12stündiger Beleuchtung an der künstlichen Beleuchtungsanlage so rasch weiter, daß die Pflanzen bei Zimmertemperatur schon mit 3—4 Wochen zur Schwärmerbildung übergehen (Textfig. 4). Die erste Kernteilung der Zygote erfolgt in der Regel erst nach 3—4 Tagen, doch finden sich immer Keimlinge, die im Alter von 1 Woche noch einkernig sind. Zu Anfang der Schwärmerbildung bestehen die Pflanzen gewöhnlich aus nicht weniger als etwa 15 Zellen. Die Zahl der Kerne in den Zellen unterliegt großen Variationen; meistens handelt es sich um eine Zahl zwischen 20 und 50.

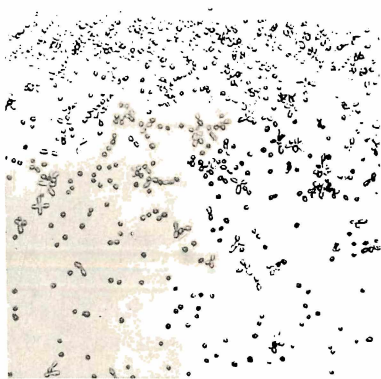
Die Zoosporangien entstehen aus den äußersten Zellen der Zweige, aber nicht in strenger basipetaler Reihenfolge. Dabei wird der ganze Inhalt des Zoosporangiums in Schwärmer umgebildet. Während die Gameten gleichzeitig zu einer bestimmten Tageszeit (vgl. S. 26) ausschwärmen, entleeren sich die Zoosporangien unabhängig voneinander und zu den verschiedensten Tageszeiten.



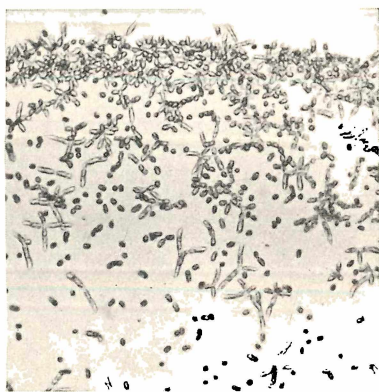
a



b



c



d

Fig. 3a—d. Photographien von Keimstadien der Sporophytgeneration von *Cladophora Suhriana*. a eben gebildete Zygoten, b 24 Stunden, c 2 Tage, d 4 Tage alte Keimlinge. Vergr. 75 $\times$.

a) Die Karyokinese.

Der vollkommen „in Ruhe“ befindliche Kern (Taf. 1 Fig. 1 bis 3) enthält meistens nur einen, seltener zwei Nucleolen, die annähernd Kugelgestalt haben. In Präparaten, die nach Fixierung in FLEMMING, Chromessigsäure, Sublimat- oder Pikrinsäuregemischen

hergestellt sind, fallen außerdem in vielen Kernen ein oder zwei rundliche Körperchen auf, die sich wie die Nucleolen mit Eisenhämatoxylin intensiv färben (Taf. 1 Fig. 2). Der übrige Kerninhalt erscheint fast optisch homogen. In Kernen, die in der Flüssigkeit von NAWASCHIN fixiert sind, färben sich die Nucleolen nur ganz schwach mit Eisenhämatoxylin, der übrige Kerninhalt bekommt sehr oft eine



Fig. 4. Sporophyt von *Cladophora Suhriana* mit Zoosporangien, 27 Tage alt. Vergr. 75 $\times$.

grobkörnige Struktur, die das Erkennen des obenerwähnten Körperchens unmöglich macht. In vielen Fällen bleibt aber dieses Artefakt aus, und in solchen Kernen sieht man außer dem durchsichtigen Nucleolus ein oder zwei pechschwarz gefärbte Körnchen (Taf. 1 Fig. 4 u. 5). Doch findet sich in solchen Präparaten auch ab und zu unter Hunderten von Kernen ein Kern, in dem außer dem schwach gefärbten durchsichtigen Nucleolus kein einziger Körper zu sehen ist.

Die Größenordnung der betreffenden Körperchen ist relativ konstant, doch werden in den Rhizoiden oft Kerne getroffen, die durch ein besonders großes Körperchen imponieren (Taf. 1 Fig. 6). Kerne mit einem Körperchen sind häufiger als solche mit zwei, doch stellen die letzteren gar keine Seltenheit dar. Die zwei Körperchen können kleiner sein als die in Einzahl vorhandenen, in der Regel ist das aber nicht der Fall. In der Mehrzahl der Kerne liegen die Körperchen in der Nähe des Nucleolus.

Übersicht der weiblichen Pflanzen, die vom 9. März bis 8. Mai 1926 weibliche Gameten bildeten

Archiv für Protistenkunde, Bd. 83, Heft 1: M. Hartmann, Untersuchungen über die Sexualität von *Ectocarpus siliculosus*.

Ein ähnliches Körperchen wie das hier bei *Cladophora* nachgewiesene ist schon längst von PROWAZEK (1903) bei dem Flagellaten *Chilomonas paramaecium* unter dem Namen Entosom beschrieben worden (vgl. auch NÄGLER, 1912!). Bei *Gonium pectorale* hat BELAR (1926) ein solches Körperchen gesehen und bei *Spirogyra setiformis* und *Spirogyra crassa* haben es CZURDA (1922) und GEITLER (1930) beschrieben und als Nebenkörper bezeichnet. Bei keinem dieser Organismen wurde jedoch eine färberische Verschiedenheit des Entosoms von dem Nucleolus nachgewiesen. Bei *Spirogyra setiformis* fand CZURDA nach Auszählung von 2046 Kernen den Nebenkörper in 1568 Kernen, für die restlichen nimmt er an, daß er vorhanden ist, aber vom Nucleolus verdeckt wird.

In Analogie mit den bei den obenerwähnten Flagellaten gefundenen Körperchen soll das bei *Cladophora* gefundene als Entosom bezeichnet werden. — Über die Bedeutung des Entosoms hat sich nichts Sicheres aussagen lassen. Während PROWAZEK bei *Chilomonas* dem Körper eine centrosomale Funktion zuschreiben möchte, hielt es NÄGLER auch für möglich, daß es sich nur um Stückchen des Nucleolus handelt. — Bei *Spirogyra setiformis* konnte CZURDA das Entosom während des ganzen Verlaufs der Mitose erkennen: ohne sich zu teilen blieb es bei Übergang von der Pro- zur Metaphase neben der Kernteilungsfigur liegen, wurde also nicht in die Tochterkerne aufgenommen. Bei *Cladophora Suhriana* konnte ich das Entosom nach den frühesten Prophasestadien der Mitose nicht mehr identifizieren; nach einigen Bildern zu urteilen, scheint es möglich, daß es beim Einsetzen der Prophase ins Plasma ausgestoßen werden kann, um dort allmählich aufgelöst zu werden (Taf. 1 Fig. 7, 8 u. Taf. 4 Fig. 60 a, e).

Wie bei *Cladophora glomerata* (STRASBURGER 1880, NĚMEC, 1910) erfolgen die Kernteilungen in den vegetativen Zellen nie synchronisch. Die ersten Anzeichen der beginnenden Teilung sind im fixierten und gefärbten Präparat das Erscheinen einiger ganz hell gefärbter Körnchen im Karyoplasma (Taf. 1 Fig. 9 u. 10). Diese nehmen an Zahl zu, indem gleichzeitig ihre Färbbarkeit gesteigert wird (Taf. 1 Fig. 11 u. 13). Dann werden zwischen den Körnchen feine fadenartige Verbindungen sichtbar (Taf. 1 Fig. 14), und diese nehmen an Dicke und Tinktionsfähigkeit allmählich zu, bis der Kern völlig von langen geschlängelten Fäden durchsetzt ist (Taf. 1 Fig. 15 u. 16). Durch Verkürzung und Dickerwerden derselben entstehen dann die Chromosomen, die zuerst regellos im Kernraum liegen (Taf. 1 Fig. 17).

Wie bei *Cladophora glomerata* (T'SERCLAES, 1922) setzt nun eine Abplattung des Kernes ein (Taf. 1 Fig. 18), so daß dieser annähernd Linsenform annimmt. Dabei werden die Chromosomen, deren Verkürzung und Dickerwerden immer noch weiter geht, in die Mitte des Kernes zu einem äquatorialen Knäuel zusammengedrängt. Gewöhnlich geht die Abplattung nicht weiter als auf Taf. 2 Fig. 19 zu sehen ist. In Polansicht erhält man dann ein Bild, wie Taf. 2 Fig. 20 zeigt. Manchmal geht jedoch die Abplattung noch weiter, so daß der Chromosomenknäuel beinahe zu einer Platte abgeflacht wird (Taf. 2 Fig. 21 u. 22). In dieser liegen die Chromosomen ganz regellos orientiert, wobei sie sich auch zum Teil decken. Eine Feststellung der Zahl der Chromosomen ist deshalb auch auf diesem Stadium nicht möglich. Ein Längsspalt der Chromosomen, der bei *Cladophora glomerata* schon in der Prophase deutlich zu sehen ist, konnte bei *Cladophora Suhriana* nicht festgestellt werden.

In die jetzt einsetzende Anaphase ist es mir wegen der Kleinheit des Objektes und weil die Chromosomen völlig regellos in einem Haufen liegen, nicht gelungen, einen genauen Einblick zu erhalten. Gleichzeitig mit der Verlängerung des Kernes in der Richtung der kurzen Achse des Metaphasestadiums, die zur Polachse wird, zerfällt die zentrale Chromosomengruppe allmählich in zwei kleinere Gruppen (Taf. 2 Fig. 23), die nun gegen die Pole gelangen (Taf. 2 Fig. 24). Da sämtliche Chromosomen entweder kugel- oder gerade stabförmig sind und die letzteren in der Längsrichtung an die Pole gehen, ist auf Polansichten in vielen Fällen eine Zählung auf diesem Stadium möglich. Von den klarsten Polansichten wurden 15 mit Hilfe des Zeichenspiegels gezeichnet und nachher die Chromosomen gezählt. In zwei der Zeichnungen wurden 22, in vier 23 und in neun 24 Chromosomen gefunden. Die Taf. 2 Fig. 25 gibt eine dieser Zeichnungen wieder. Wir dürfen also annehmen, daß die diploide Chromosomenzahl 24 beträgt.

Der Nucleolus läßt sich nach Fixierung in der NAWASCHIN'schen Flüssigkeit und anschließende HEIDENHAIN-Färbung nur auf den frühesten Prophasestadien als hellgrauer Körper erkennen; auf den weiteren Stadien ist er verschwunden. Die in anderer Weise fixierten Präparate zeigen aber, daß der Nucleolus unserer Art sich während der Mitose völlig wie der Nucleolus von *Cladophora glomerata* verhält. Wie bei dieser Spezies (PETERSCHILKA, 1924, LIST, 1930) kann er schon während der Prophase verschwinden, oder er persistiert. Dem Verschwinden kann ein Zerfall in mehrere Stücke vorausgehen (Taf. 1 Fig. 12), gewöhnlich geht jedoch der Auflösungsprozeß

von der Peripherie aus, und der Nucleolus wird immer kleiner, bis er ganz verschwindet. Beim Erhalten des Nucleolus wird dieser in der Anaphase hantelförmig ausgezogen (Taf. 2 Fig. 26), um dann in zwei oder mehrere Teile zerrissen zu werden (Taf. 2 Fig. 27 u. 28). Die polaren Bruchstücke werden in den Tochterkernen aufgenommen, während die medianen Reste wie bei *Cladophora glomerata* außerhalb der Tochterkerne liegen bleiben, um während der Rekonstruktion derselben im Cytoplasma allmählich aufgelöst zu werden.

Es ist unmöglich, bei der Kleinheit des Objektes detaillierte Angaben über den Verlauf der Telophase zu geben. In FLEMMING-Präparaten nimmt die Färbbarkeit der Chromosomen schon während der Anaphase stark ab, in mit NAWASCHIN fixierten Präparaten hält sie sich gut bis in die Telophase, dann nimmt sie rasch ab. In den sich rekonstruierenden Tochterkernen (Taf. 2 Fig. 30) fallen die ansehnlichen Nucleolenstücke auf, die sich zu dem typischen Nucleolus des Ruhekernes vereinigen.

Während des ganzen Verlaufes der Teilung scheint der Kern ein geschlossenes Ganzes zu bilden. In vielen Bildern kommt das allerdings gar nicht zum Ausdruck, andere Bilder wieder zeigen aber deutlich eine scharfe Abgrenzung der Kernteilungsfigur vom Cytoplasma. — Von Spindelfasern konnte ich ebensowenig wie T^SERCLAES bei *Cladophora glomerata* etwas sehen.

Wie ein Vergleich der Taf. 1 Fig. 1, 13, 14, 15, Taf. 2 Fig. 23 und 26—28 mit den Taf. 1 Fig. 4, 5, 16, 17, Taf. 2 Fig. 24 und 29 zeigen, sind die Kerne und dementsprechend die Teilungsfiguren der ganz jungen Keimlinge von geringeren Dimensionen als die Kerne und die Teilungsfiguren der großen Pflanzen.

b) Die Reifungsteilungen.

In den fertilen Zellen gehen meistens alle Kerne annähernd gleichzeitig in die Reifungsteilungen über. Das erste Zeichen dafür, daß eine Zelle sich zum Zoosporangium entwickeln wird, ist in fixiertem und gefärbtem Präparat die zunehmende Größe der Kerne. Die Prophasenkerne der fertilen Zellen weisen die größten Dimensionen auf, die bei einem Individuum gesehen werden. Wie bei der Prophase der vegetativen Mitose erscheinen im Karyoplasma ganz schwach gefärbte Körnchen (Taf. 2 Fig. 31), die bald an Zahl zunehmen (Taf. 2 Fig. 32 u. 33). Der Nucleolus, der bis jetzt in der Mitte des Kernes lag, bekommt eine periphere Lage und bleibt zwischen Kernmembran und der Chromatinmasse liegen (Taf. 2 Fig. 34), innerhalb derer hier und da eine reihenartige Anordnung der Körnchen allmählich sichtbar

wird. Auf einem weiteren Stadium sieht man dann einen typischen Synapsisknäuel mit hier und da herausragenden Chromosomenschlingen¹⁾. Als Illustration dieses Stadiums gebe ich als Textfig. 5

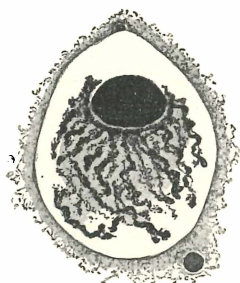


Fig. 5.

Cladophora Suhriana.
Amphitänbukett. Nach
B. SCHUSSNIG (1931).

die ausgezeichnete Zeichnung von SCHUSSNIG (1931) wieder, die dem typischen mikroskopischen Bild außerordentlich nahe kommt. Wie ersichtlich, ist ein genaues Verfolgen der einzelnen Chromosomen innerhalb dieser Zusammenballung nicht möglich²⁾. Erst während des Pachytänstadiums (Taf. 3 Fig. 35 u. 36) lockert sich der Knäuel auf, und wir finden die Doppelchromosomen mehr oder weniger gleichmäßig im Kern verteilt. Diese wirken zuerst völlig einheitlich, bald treten jedoch feine Spalten auf, so daß die einzelnen Gemini deutlich als Doppelchromosomen erscheinen (Taf. 3 Fig. 37). Unter zunehmender Kontraktion der Gemini geht dieses

Stadium in das der Diakinese über (Taf. 3 Fig. 38), und gleichzeitig sehen wir, daß der Kern wie bei der vegetativen Teilung abgeplattet wird.

In der Metaphase liegen die Gemini, von denen mehrere jetzt deutlich als Tetraden hervortreten, in einer zentralen Gruppe, die oft derart abgeflacht werden kann, daß sie allmählich zu einer Platte wird. Die Taf. 3 Fig. 39 u. 40 geben zwei solcher Platten, vom Pol aus gesehen, wieder; wie die Bilder zeigen, liegen die Gemini völlig regellos orientiert. Auf beiden Zeichnungen zählen wir zwölf Gemini und außerdem ein kleines Körperchen, das dicht an der Kernmembran liegt. (In Taf. 3 Fig. 39 liegt es an dem dem Beschauer zugewandten Teil der Kernmembran.) Dieser Körper ist zweifellos das Entosom, auf dessen Verhalten während der Reifungsteilungen wir bald zu sprechen kommen. In den meisten „Platten“ ist dieses Körperchen nicht zu sehen, und wir erkennen bloß die zwölf Gemini.

Bei der jetzt einsetzenden Anaphase (Taf. 3 Fig. 41—47 u. Taf. 4 Fig. 48, 49) wird wie bei der Anaphase der vegetativen

¹⁾ Nach den von BELAR (1928, p. 189, Fußnote 2) mitgeteilten Ergebnissen von Versuchen mit Heuschreckenspermatocyten und Pollenmutterzellen von *Convallaria majalis* ist diese synaptische Zusammenballung als ein Fixierungsartefakt anzusehen, was die früheren Cytologen ja auch immer getan haben, und nicht, wie es heutzutage von vielen Cytologen geschieht, als eine im normalen Verlauf der Reduktion auftretende Kontraktion der Chromosomen.

²⁾ Merkwürdigerweise glaubt SCHUSSNIG (p. 500) in diesem Bild „mit einiger Sicherheit zwölf Schleifen“ zählen zu können!

Mitose die kurze Achse des linsenförmigen Kernes zur Längsachse. Die auseinanderweichenden Dyaden sind V-förmig, weil ihre Spalthälften nur mit den gegen die Pole gerichteten Enden zusammenhängen.

Das Verhalten des Nucleolus während der ersten Reifungsteilung entspricht dem der vegetativen Teilung. In NAWASCHIN-Präparaten, die mit HEIDENHAIN gefärbt sind, ist er bis in dem Pachytänstadium als hellgrauer Körper sichtbar (Taf. 3 Fig. 36); auf den späteren Stadien läßt er sich nicht erkennen (Taf. 3 Fig. 37—47 u. Taf. 4 Fig. 48). In Präparaten, die anders fixiert worden sind, ist er sehr oft während des ganzen Verlaufs der Teilung zu sehen. Wie bei der somatischen Mitose wird er in der Anaphase hantelförmig ausgezogen und auf die zwei Tochterkerne verteilt (Taf. 4 Fig. 49).

Das Entosom ist in der Prophase fast immer zu sehen, entweder in Ein- oder Zweizahl (Taf. 2 Fig. 31—34 u. Taf. 3 Fig. 35, 36). Während des Synapsisstadiums hat es in der Regel bedeutend an Größe zugenommen, und wenn zwei Entosomen vorhanden sind, liegen sie hier meist dicht beisammen, als ob sie durch Teilung eines großen Entosoms entstanden sind (vgl. die vielen Zeichnungen dieser Stadien in Abb. 7 bei SCHUSSNIG, 1931!). Ab und zu können sie aber auch weit voneinander entfernt liegen. Die zwei Entosomen sind in der Regel kleiner als die in Einzahl vorhandenen. Doch finden sich auch häufig Kerne, deren einzigste Entosomen kleiner sind als das in der Taf. 2 Fig. 34 wiedergegebene. Überhaupt ist die Größenordnung des Entosoms auf diesen Stadien ziemlich variabel. Selten finden sich auch Synapsiskerne, in denen keine Entosomen zu sehen sind. Im Diplotänstadium kann das Entosom schon verschwunden sein (Taf. 3 Fig. 37), doch kommt es vor, daß man es bis in die Metaphase erkennen kann.

Die nach der ersten Reifungsteilung entstandenen Kerne haben die Größe und das Aussehen von diploiden somatischen Kernen (Taf. 4 Fig. 50). Die Interkinese ist also eine richtige Interphase. Ein Entosom kann neben dem Nucleolus vorhanden sein oder fehlen. Doch ist es in der Regel so, daß, falls der eine Tochterkern ein Entosom aufweist, dies auch bei dem zweiten Tochterkern der Fall ist. Die Größe des Entosoms ist gewöhnlich wie die der diploiden somatischen Kerne.

Die zweite Reifungsteilung weicht in verschiedener Hinsicht von einer somatischen haploiden Teilung ab. So erscheint in der Prophase ein dichter Chromosomenknäuel (Taf. 4 Fig. 51) von demselben Aussehen wie der Synapsisknäuel der ersten Reifungsteilung.

Der Knäuel ist im Anfang aus ganz feinen Chromosomenfäden zusammengesetzt; je nachdem diese dicker und kürzer werden, lockert sich der Knäuel, bis die Chromosomen regellos im Kern herumliegen (Taf. 4 Fig. 52). Die jetzt einsetzende Abflachung des Kernes wird aber nicht wie in der ersten Reifungsteilung und in den somatischen Teilungen von weiterem Dickerwerden und Verkürzen der Chromosomen begleitet, sondern diese werden als ziemlich lange Gebilde in der zentralen Gruppe gesammelt (Taf. 4 Fig. 53). In der Anaphase ist die Teilungsfigur breit, tonnenförmig (Taf. 4 Fig. 54 u. 55) wie bei der ersten Reifungsteilung und nicht wie bei den somatischen haploiden Teilungen schmal mit dicht zusammengedrängten Chromosomen (Taf. 4 Fig. 61). In den Polansichten der Anaphase (Taf. 4 Fig. 56) kann man zwölf Chromosomen zählen.

Ob wir in den Besonderheiten der zweiten Reifungsteilung ein Zeichen dafür sehen dürfen, daß die zwei Hälften der Dyadenchromosomen den Konjugationspartnern entsprechen, d. h. ob die zweite Reifungsteilung die Reduktion vollzieht, läßt sich nicht entscheiden. — Nach der zweiten Reifungsteilung scheinen keine weiteren Teilungen zu erfolgen. Der Kern einer fertigen Zoospore ist auf Taf. 4 Fig. 57 zu sehen.

Das Entosom kann schon während der Prophase scheinbar verschwunden sein; in anderen Fällen läßt es sich bis in die Anaphase verfolgen (Taf. 4 Fig. 55). Es scheint nicht in die Tochterkerne aufgenommen zu werden. Von den Zoosporangien können einige fast ausschließlich Schwärmer mit Entosomen aufweisen; in anderen Zoosporangien dagegen können wir vergebens nach Entosomen suchen.

Von einer Spindelbildung wurde weder in der ersten noch in der zweiten Reifungsteilung etwas gesehen.

c) Triploidie.

Unter mehr als tausend fixierten und gefärbten Pflanzen der zygotischen Generation wurden zwei gefunden, in denen die Prophasekerne der fertilen Zellen eine kolossale Größe aufwiesen (Taf. 4 Fig. 58). Bei der einen dieser Pflanzen fanden sich auch Metaphasestadien der ersten Reifungsteilung, die alle zuviel Chromosomen zu enthalten scheinen (Taf. 4 Fig. 59). Obwohl keines der Bilder analysierbar ist, glaube ich doch, daß es sich hier um Triploidie handelt. Wie bei den verschiedensten Algen kommen gelegentlich auch bei *Cladophora Suhriana* Zusammenschmelzungen von drei Gameten vor (vgl. S. 36). Was aus diesen Zygoten wird, hat sich noch nie nachweisen lassen. Es scheint naheliegend, die hier besprochenen zwei

Pflanzen als Resultate derartiger Kopulationen von drei Gameten anzusehen. Die somatischen Ruhekerne der zwei Individuen waren jedoch nicht nennenswert größer als gewöhnliche diploide Kerne.

2. Die haploide Generation.

Die Zoosporen (Textfig. 6 a) sind in der Regel positiv phototaktisch und sammeln sich an der dem Licht zugewandten Wand der Schale, um sich nach $\frac{1}{2}$ —2 Stunden festzusetzen (Textfig. 6 b).

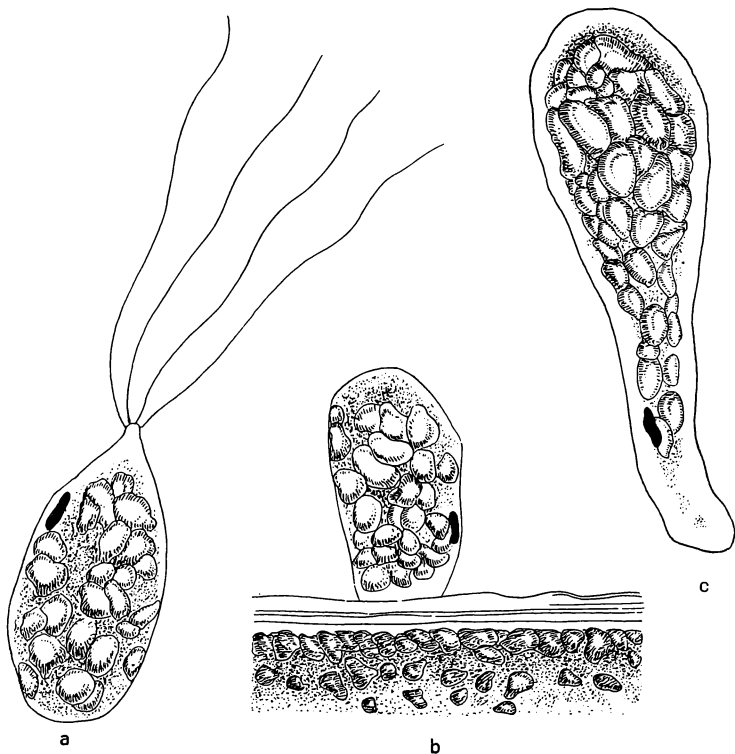


Fig. 6. Keimstadien der Geschlechtsgeneration von *Cladophora Suhriana*. a Zoospore, b Zoospore, die eben an einem Zweig der Mutterpflanze zur Ruhe gekommen ist, c 24 Stunden alter Keimling. Nach dem Leben gezeichnet. Vergr. 1600 $\times$.

Ab und zu kommt es aber vor, daß die Zoosporen negativ phototaktisch sind, oder es tritt ein Umschlag in der phototaktischen Reizbarkeit ein, so daß die Zoosporen, die zuerst positiv phototaktisch waren, später negative Phototaxis zeigen. Die Keimung findet sofort statt (Textfig. 6 c). Wie ein Vergleich der Textfig. 1 und 3 mit den Textfig. 7—9 zeigt, wachsen die Keimlinge aus Zoo-

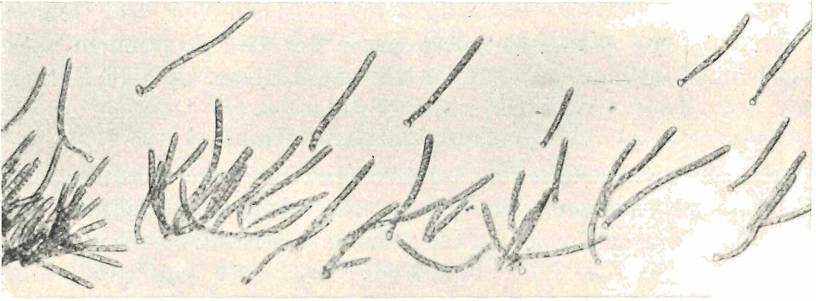


Fig. 7. 8 Tage alte Gametophyten von *Cladophora Suhriana*. Vergr. 75 $\times$.

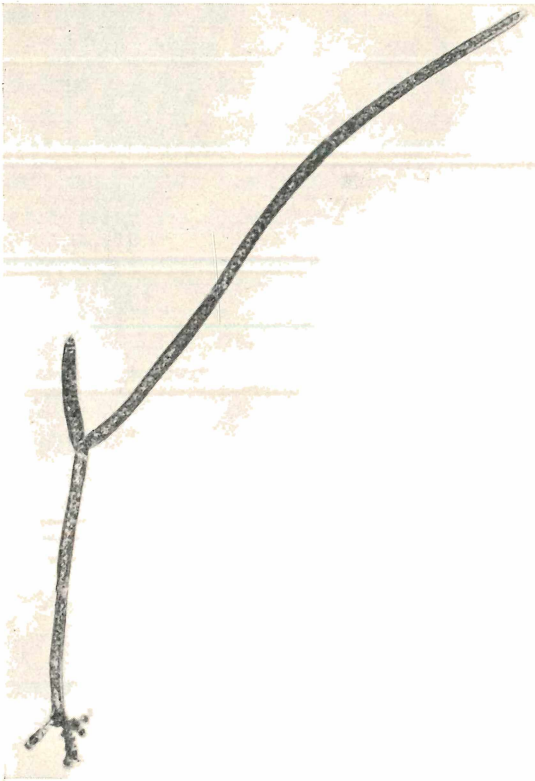


Fig. 8. 14 Tage alter Gametophyt von *Cladophora Suhriana*. Vergr. 75 $\times$.

sporen etwas schneller als die aus Zygoten. Bei guter Pflege geben die Pflanzen schon nach etwa 1 Monat Gameten, die wie die Zoosporen in den äußersten Zellen der Zweige gebildet werden. Wie bei der Zoosporenbildung wird der ganze Inhalt des Sporangiums verbraucht. Ein Unterschied in der Zellgröße zwischen Zellen einer haploiden und Zellen einer diploiden Pflanze hat sich nicht nachweisen lassen. Dementsprechend weisen die haploiden Zellen eine höhere Kernzahl auf als die diploiden.

Wie schon erwähnt, sind die Zoosporen von *Cladophora*

Suhriana wie die Zoosporen der übrigen in dieser Hinsicht untersuchten *Cladophora*-Arten viergeißelig. Zwar behauptet SCHUSSNIG, wie in

der Einleitung erwähnt ist, daß die Zoosporen unserer Art gleich den Gameten zweigeißelig sein sollen, weil er „mehrere Hunderte von Zoosporen in fixiertem und gefärbtem Zustande gesehen und immer nur zwei Geißeln nachweisen“ konnte. Dazu ist aber einzuwenden, daß die Geißeln von *Cladophora Suhriana* außerordentlich fein sind und das Feststellen der Zahl entsprechend schwierig ist.

Am einfachsten lassen sich die Geißeln deutlich machen durch vorsichtige Jodbehandlung. Das Fixieren der Schwärmer in BOUIN - ALLEN und die nachfolgende Färbung mit Eisenhämatoxylin, wie von SCHUSSNIG ausgeführt, machen eine sichere Feststellung der Geißelzahl völlig unmöglich. —

Wie ein Vergleich der Textfig. 6a mit der Textfig. 10 zeigt, sind die Zoosporen beträchtlich größer als die Gameten.

Hätte SCHUSSNIG Zeichnungen

seiner Schwärmer wiedergegeben, wäre es eine leichte Sache gewesen festzustellen, was für Schwärmer er damals in Neapel vor sich gehabt hat.

Abgesehen von der Chromosomenzahl weicht, wie zu erwarten, die Karyokinese in den haploiden Pflanzen nicht von der diploiden Karyokinese ab. Ich kann mich deshalb hier mit dem Hinweis auf

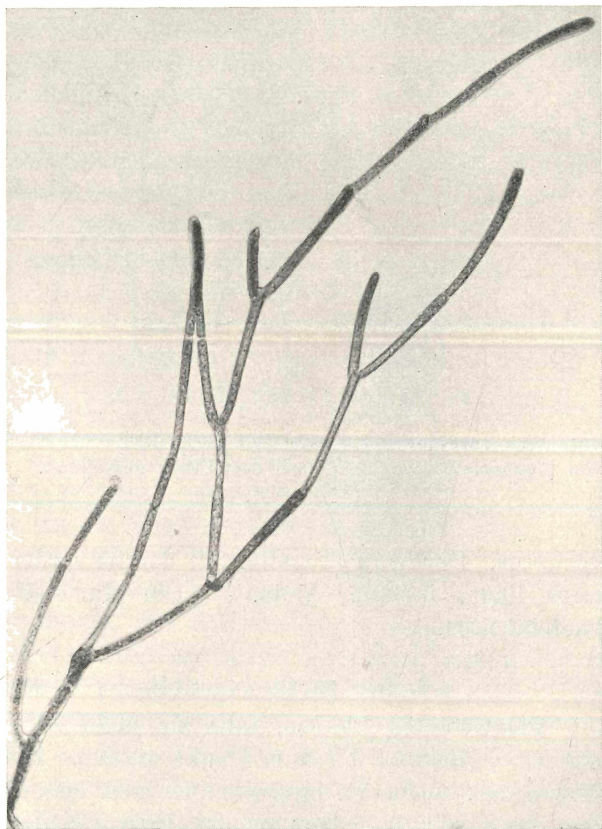


Fig. 9. 3 Wochen alter Gametophyt von *Cladophora Suhriana*. Vergr. 45 $\times$.

die Taf. 4 Fig. 60—62 begnügen, die Ruhekerne aus Pflanzen beiderlei Geschlechts sowie eine Anaphase in Seiten- und eine in Polansicht zeigen. Bei beiden Gametophytenarten lassen sich zwölf Chromosomen zählen. Das Entosom ist wie in den diploiden Individuen in fast jedem Ruhekern zu finden. Im Gegensatz zu den Sporophyten stellen bei den Gametophyten Kerne mit zwei Entosomen (Taf. 4 Fig. 60 g) eine Seltenheit dar.

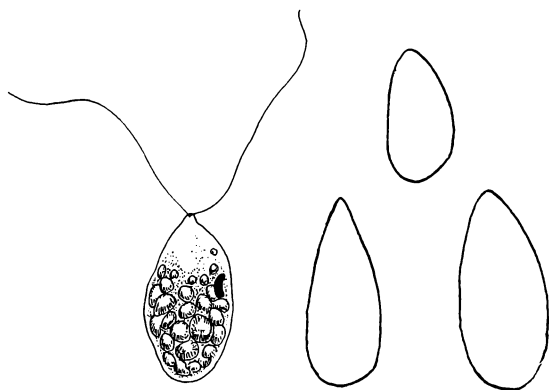


Fig. 10. Variation der Größe und Form der Gameten von *Cladophora Suhriana*. Nach dem Leben gezeichnet. Vergr. 1600 $\times$.

Bei der Gametenbildung teilen sich die Kerne eines Gametangiums synchron und, wie erwähnt, entleeren sich die Gametangien zu gleicher Zeit am Nachmittag. In Neapel war es um etwa 15 $\frac{1}{2}$, in Berlin um etwa 19 Uhr. Wie aus der Textfig. 10 hervorgeht, können die Gameten in der Größe beträchtlich

variieren. Der Kern (Textfig. 17), der im vorderen Teil des Schwärmers liegt, ist sehr klein. — Die Gameten sind stark positiv phototaktisch.

3. Die parthenogenetische Generation.

Die Gameten bleiben, falls sie nicht zur Kopulation kommen, an dem Lichtrand bis zum Dunkelwerden. Hier sind sie in steter Bewegung: wimmeln durcheinander und lassen sich bloß für kurze Zeit, bald hier, bald dort nieder. Beim Eintritt der Dunkelheit verteilen sie sich gleichmäßig auf dem Boden. Dort sind sie dann am nächsten Morgen zu sehen, entweder abgerundet an der Unterlage liegend oder festhaftend, oder noch schwach beweglich. Nur ganz wenige Gameten haben sich am Lichtrand gesammelt und scheinen völlig mobil zu sein. Am Abend führen nur sehr wenige Gameten Bewegungen aus, die meisten sind tot. Im Laufe der folgenden Tage sterben in vielen Kulturen alle übrig gebliebenen aus, während in anderen Kulturen einige ganz wenige — es können 1—20 von mehreren Hunderten sein — am Leben bleiben, um nach 4—10 Tagen

auch wirklich auszukeimen. Das Wachstum geht jedoch während der ersten Tage ziemlich langsam vor sich, nimmt aber dann rasch zu, bis die Pflanzen schon im Alter von etwa einem Monat zur Schwärmerbildung übergehen können. Wie schon bemerkt, sind die Schwärmer immer Zoosporen (Textfig. 11).

Das Aussehen der durch Parthenogenese entstandenen Pflanzen ist wie das der aus Zygoten und aus Zoosporen entstandenen. Bei der Zoosporenbildung treten nicht selten Abnormitäten auf. So kommt es verhältnismäßig oft vor, daß die Zoosporangien unmittelbar vor dem Fertigstellen der Schwärmer absterben. In anderen Fällen können die Zoosporen in der Form und Größe mancherlei Abnormitäten aufweisen. Auch die Keimfähigkeit der Zoosporen dieser Generation ist oft stark herabgesetzt, so daß manchmal mehr als die Hälfte der Zoosporen nicht auskeimen, sondern früher oder später eingehen.

Die cytologische Untersuchung der parthenogenetisch entstandenen Pflanzen hat, wie schon auf S. 14 mitgeteilt, das interessante Ergebnis gebracht, daß die Pflanzen diploid sind. In der Taf. 5 Fig. 63 gebe ich drei Ruhekerne solcher Pflanzen wieder, die zwei ersteren (a und b) stammen aus einem Individuum, das sich aus einem —-Gameten entwickelte, der dritte Kern stammt von einer Pflanze, die aus einem +-Gameten entstanden ist. Die

Entosomen entsprechen in ihrem Aussehen und Verhalten völlig den in den aus Zygoten entstandenen Individuen. Die somatische Mitose verläuft wie in den übrigen diploiden Pflanzen. In der Regel verlaufen auch die Reifungsteilungen — die wohl kaum anders als durch die Annahme der Paarung von je zwei Chromosomen, die letzten Endes beide von demselben Chromosom abstammen, erklärt werden können — scheinbar völlig normal. Die Taf. 5 Fig. 64 u. 65, von denen die erste einen Synapsisknäuel, die zweite ein Diplotänstadium wiedergeben, stammen von zwei Pflanzen, von denen die eine aus einem +-Gameten, die andere aus einem —-Gameten hervorgegangen ist. Die auf der Taf. 5 Fig. 66 wiedergegebene Polansicht eines Metaphasestadiums der ersten Reifungsteilung wurde

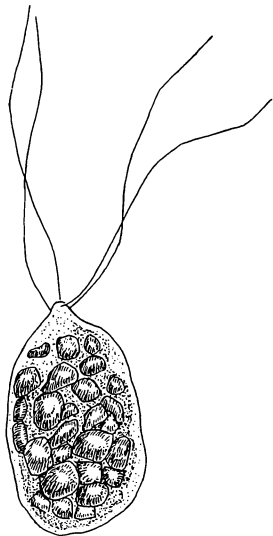


Fig. 11. Zoospore der parthenogenetischen Generation nach Jodbehandlung. Vergr. 1600 $\times$.

in einem Individuum, das sich aus einem —-Gameten entwickelte, gefunden.

Nicht selten beobachten wir jedoch in den auf parthenogenetischem Wege entstandenen Pflanzen einen abnormen Verlauf der ersten Reifungsteilung: die Gemini, die völlig kompakt erscheinen und nichts von ihrer Doppelnatur zeigen, werden ungespalten auf die zwei Pole der Teilungsfigur verteilt (Taf. 5 Fig. 67). In einigen Fällen gelangen an jeden Pol sechs Gemini, öfter ist die Verteilung ungleich, z. B. vier Gemini an den einen, acht Gemini an den anderen Pol, oder ein anderes Verhältnis. Diese abnormen Reifungsteilungen, in denen wir wohl die Ursache der oben erwähnten, an lebenden Individuen beobachteten Abnormitäten bei der Zoosporenbildung sehen dürfen, sind noch Gegenstand der Untersuchung. Ebenso sind Untersuchungen noch im Gange, um herauszubekommen, wann und wie die Aufregulierung der Chromosomenzahl in den parthenogenetisch entstandenen Pflanzen erfolgt ¹⁾.

Bemerkungen zu der Arbeit von BRUNO SCHUSSNIG:

„Die somatische und heterotype Kernteilung bei *Cladophora Suhriana* KÜTZING“.

Die von SCHUSSNIG in seiner oben erwähnten Arbeit (1931) gegebene Schilderung der cytologischen Verhältnisse bei *Cladophora Suhriana* weicht von der von mir hier gegebenen stark ab. Während SCHUSSNIG der Meinung ist, daß bei *Cladophora Suhriana* die diploide Chromosomenzahl 13 beträgt und daß es dementsprechend zwei Sorten von Haplonten gibt: solche mit 6 und solche mit $6 + 1$ Chromosomen, habe ich bei den Diplonten 24 Chromosomen, und unter den Haplonten nur solche mit 12 Chromosomen gefunden. Die nächstliegende Erklärung für diese große Unübereinstimmung wäre natürlich die Annahme, daß es sich um zwei verschiedene Arten handelt. Die Systematik der Cladophoreen wartet ja immer noch auf ihre Bearbeitung. Nachdem ich die Gelegenheit gehabt habe die SCHUSSNIG'schen Präparate selbst zu studieren, läßt sich aber eine solche Annahme nicht mehr aufrecht erhalten. Die von SCHUSSNIG untersuchte Spezies ist zweifellos mit der von mir untersuchten identisch. — Es fragt sich

¹⁾ Auch bei *Ulva* habe ich in noch unveröffentlichten Versuchen eine Aufregulierung der Chromosomenzahl feststellen können. Dieser Prozeß scheint also unter den Chlorophyceen kein allzu seltenes Ereignis darzustellen. Vielleicht werden auch mehrere von den noch bei den Braunalgen scheinbar widersprechenden Angaben in einem solchen Prozeß ihre Erklärung finden.

nun, wie es möglich ist, daß zwei Untersuchungen an einem und demselben Objekt zu derartig verschiedenen Resultaten führen können.

Es ist dann zuerst zu berücksichtigen, daß die von SCHUSSNIG wiedergegebenen Zeichnungen von Kernteilungen bei *Cladophora Suhriana* alle nach Präparaten gemacht sind, die in der von E. ALLEN (1916) empfohlenen Modifikation der BOUIN'schen Flüssigkeit fixiert sind. Wie oben hervorgehoben, stellt diese Flüssigkeit für *Cladophora* kein gutes Fixiermittel dar, erstens weil sie (außer anderen Artefakten ¹⁾) sehr leicht Verklumpungen der Chromosomen ²⁾ verursacht, zweitens weil sie nicht eine genügend elektive Färbung ermöglicht. Eine sichere Feststellung der Chromosomenzahl ist deshalb bei *Cladophora Suhriana* nach dieser Fixierung nicht möglich. Die Zählung der Chromosomen ist mir nur bei Präparaten gelungen, die in der Flüssigkeit von NAWASCHIN fixiert waren und hier wieder nur auf Polansichten. Bei Seitenansichten oder Präparaten, die anders fixiert waren, erhielt ich immer kleinere Zahlen. In der Arbeit von SCHUSSNIG findet sich nicht ein einziges Bild einer Polansicht, und in seinen Präparaten konnte ich trotz sorgfältigster Untersuchung keine für Chromosomenzählungen geeigneten Bilder finden.

Daß SCHUSSNIG aber in dieser Arbeit nicht nur einer ungünstigen Fixierung zum Opfer gefallen ist, wird aus dem folgenden hervorgehen. Von der vegetativen Mitose in den diploiden Individuen sind von SCHUSSNIG fünf Figuren gebracht worden, aus welchen seiner Meinung nach leicht zu entnehmen ist, daß die diploide Chromosomenzahl 12 Autosomen + 1 Heterochromosom ausmacht. Ich habe alle diese Figuren hier als Textfig. 12 u. 13 abdrucken lassen. Die Textfig. 12 a ist die Fig. 1 c in der SCHUSSNIG'schen Arbeit von 1930 b. Auf S. 273 schreibt hier SCHUSSNIG über dieses Bild: „In Fig. 1 c ist eine solche Metaphase ³⁾ abgebildet, in der man deutlich sieht, wie die zwölf (= 2n) Chromosomen noch ungeteilt im Kernraum verteilt liegen, während das Heterochromosom nicht nur die Längsspaltung schon durchgemacht hat, sondern auch die beiden

¹⁾ Z. B. großer „Hof“ um den Nucleolus (siehe die Fig. 2, 3 bei SCHUSSNIG!). Die Figur stellt das typische Bild eines schlecht fixierten Kernes in früher Prophase dar. Nach SCHUSSNIG handelt es sich um einen Kern, der „in vollkommener Ruhe“ verharret!).

²⁾ MINOUCHI (1927) und KRALLINGER (1931), die bei Säugetieren nach dieser Fixierung ähnliche Verklumpungen der Chromosomen erhielten, schreiben diese Wirkung dem die Flüssigkeit enthaltenen Harnstoff zu.

³⁾ Von mir gesperrt.

Spalthälften in der Richtung der zukünftigen Spindel auseinandergleiten.“ Ich habe diese Figur um 180° gedreht abdrucken lassen, um sie mit der aus seiner hier zur Diskussion stehenden Arbeit entnommenen Fig. 2, 10 (hier Textfig. 12b) zu vergleichen. Es ist wohl kein Zweifel daran möglich, daß es sich hier um denselben Kern in verschiedener Ausführung handelt. Die letzte Figur wird aber als das Bild einer Prophase besprochen, ohne daß der Verf. darüber ein Wort fallen läßt, daß er 1 Jahr vorher dieses Stadium als typische Metaphase demonstriert hat!

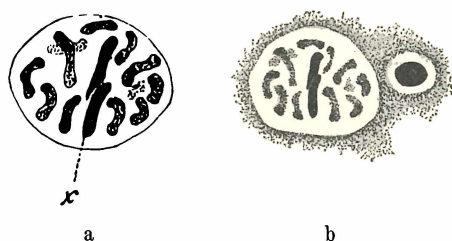


Fig. 12. Erklärung im Text. a nach SCHUSSNIG (1930b), b nach SCHUSSNIG (1931).

Die in Textfig. 13a—c wiedergegebenen Bilder sind die Fig. 3, 1—3 aus der SCHUSSNIG'schen Arbeit 1931. Über diese Bilder schreibt SCHUSSNIG S. 489: „In der Metaphase¹⁾ findet auch die Längsspaltung der Autosomen statt und Fig. 3, 1—3 gibt eine Vorstellung dieses Stadiums in seiner typi-

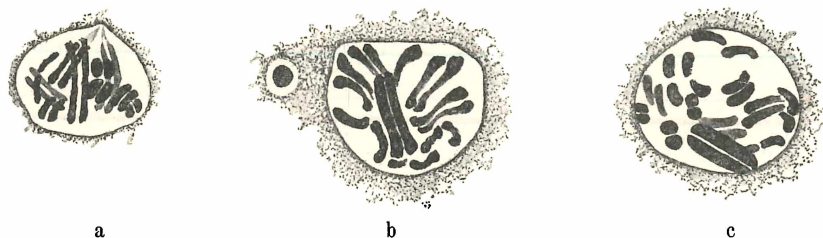


Fig. 13a—c. Erklärung im Text. Nach SCHUSSNIG (1931).

schen¹⁾ Ausgestaltung. In allen drei Abbildungen sticht das bedeutend längere Heterochromosom hervor, und zwar kann man in den Bildern mühelos 12 Autosomen und das Heterochromosom zählen¹⁾. Außerdem gewahrt man, daß die Chromosomen nicht alle gleich lang sind: doch kann man die Längenunterschiede der Chromosomen erst in der Ana- bzw. Telophase genauer feststellen, da in der Prophase¹⁾, wo sie nach verschiedenen Richtungen orientiert sind, sie teilweise in der optischen Verkürzung erscheinen. In Figur 3, 3 sieht man ferner, daß schon in der Prophase¹⁾ das Auseinanderweichen der Autosomenspalthälften beginnen kann (in der Abbildung oben).“

¹⁾ Von mir gesperrt.

Aus dem letzten zitierten Satz geht hervor, daß SCHUSSNIG in diesen drei Figuren schon geteilte Chromosomen vor sich zu haben glaubt. Das wäre allerdings nach seinen eigenen (in dieser sowohl wie in seinen früheren Arbeiten) gemachten Angaben nicht möglich, weil gemäß dieser die Teilung der Autosomen erst zu einer Zeit erfolgen sollte, wo die „Heterochromosomen“-Hälften schon weit auseinandergewichen sind. Wie ersichtlich liegen aber in sämtlichen drei abgebildeten Kernen die „Heterochromosomen“-Hälften noch dicht beisammen. — Sehen wir dennoch von diesem Widerspruch ab und nehmen wir an, daß in den abgebildeten Kernen wirklich schon gespaltene Chromosomen daliegen, so könnte man sagen, daß die 26 schwarz gefärbten Körper auf der Textfig. 13c zwölf gespaltene Autosomen + ein gespaltenes „Heterochromosom“ ausmachen. Sehen wir nun weiter die Chromosomen, die parallel liegen und gleich lang sind, als Tochterchromosomen an, so ergibt die Zählung in der Textfig. 13a 9 gespaltene + 2 ungespaltene, also zusammen 11 Chromosomen. In der Textfig. 13b ergibt die gleiche Betrachtungsweise 5 gespaltene + 7 nicht gespaltene, d. h. im ganzen 12 Chromosomen. Unter den von uns als Chromosomenhälften aufgefaßten Chromosomen müssen sich also noch nicht gespaltene Chromosomen befinden. Aber welche? — Nach SCHUSSNIG sollten wir in diesen Bildern mühelos 12 Autosomen und das Heterochromosom zählen können!

Bei dem Vergleich der SCHUSSNIG'schen Zeichnungen von haploiden Teilungsfiguren mit denen von diploiden fällt es auf, daß die Chromosomen der ersteren viel dicker und länger sind als die der letzteren Figuren. Wie ich mich bei der Untersuchung der Präparate von SCHUSSNIG selbst überzeugen konnte, sind diese Zeichnungen nach Präparaten gemacht, die noch nicht fertig differenziert waren.

Von einer Abplattung des Kernes als Vorbereitung zur Metaphase oder von der Bildung einer äquatorialen Gruppe auf diesem Stadium erwähnt SCHUSSNIG nichts. Nach ihm sollen die Chromosomen in der Metaphase der somatischen Kernteilungen regellos verteilt im Außenkern liegen. Bei Beginn der Metaphase der ersten Reifungsteilung soll dagegen eine echte, Längsfasern aufweisende intranucleäre Spindel auftreten, an deren Oberfläche sich die Gemini ordnen sollen. In der SCHUSSNIG'schen Arbeit findet sich aber keine einzige Abbildung, aus welcher sich diese Behauptung ablesen läßt. Bei sehr oberflächlicher Betrachtung können einem wohl die breiten, tonnenartigen Anaphasefiguren der ersten Reifungsteilung im ersten Moment den Eindruck geben, als ob die Dyaden an der

Oberfläche eines Spindelkörpers gegen die Pole gleiten. Die genaue Betrachtung sowohl der Seiten- wie der Polansicht zeigt jedoch klar, daß die Chromosomen in der ganzen Tiefe der Teilungsfigur liegen (vgl. meine Taf. 3 Fig. 44—47 und Taf. 4 Fig. 48).

Wie steht es nun mit der Beweisführung SCHUSSNIG's für die Existenz eines Heterochromosoms? In den ruhenden diploiden Kernen soll das Heterochromosom immer scharf individualisiert hervortreten, entweder irgendwo frei im Außenkern oder dicht an den Nucleolus gelagert. Die Bilder, die SCHUSSNIG von diesen Stadien wiedergibt (Fig. 2, 1—5) sind mir wohl bekannt sowohl aus Präparaten, die, wie die seinigen, in BOUIN-ALLEN fixiert sind, als aus Präparaten, die nach Fixierung in Pikrin- oder Sublimatgemischen sowie in FLEMMING und Chromeisessig angefertigt sind. Einen Kern, der dem von SCHUSSNIG auf Fig. 2, 3 abgebildeten entspricht, gebe ich hier auf

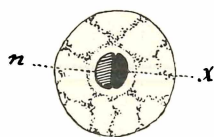


Fig. 14.

Erklärung im Text.

Nach SCHUSSNIG (1930 b).

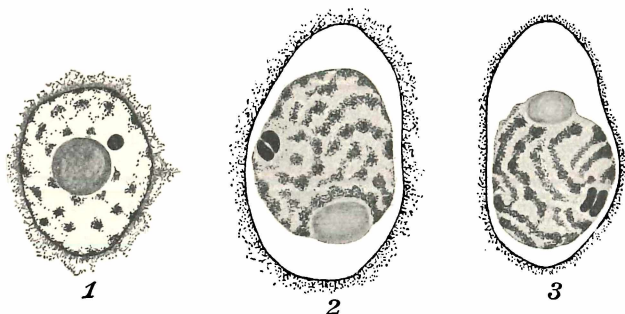


Fig. 15 1—3. Erklärung im Text. Nach SCHUSSNIG (1931).

Taf. 5 als Fig. 68 wieder. Einen der SCHUSSNIG'schen Fig. 2, 2 entsprechenden Kern, in welchem das „Heterochromosom“ dem Nucleolus dicht angelagert ist, finden wir auf meiner Taf. 1 Fig. 9. Auf diesen Bildern scheint der Nucleolus aus zwei Teilen zu bestehen. Die zwei Teile sollen sich nach SCHUSSNIG bei Anwendung von Parakarmin verschieden verhalten: während der eine nur ganz hell gefärbt werden soll, soll der andere eine tiefrote Farbe annehmen. Dieser letzte Teil stellt nach SCHUSSNIG eben das Heterochromosom dar. Als Beweis für diese Behauptung dürften wir ein Bild erwarten etwa von dem Aussehen wie die hier als Textfig. 14 reproduzierte Figur. (Die Figur ist der dritten vorläufigen Mitteilung von SCHUSSNIG (1930 b) entnommen.) Wir suchen aber in der ausführlichen Arbeit vergebens nach einem solchen Bild¹⁾. Dagegen wird

¹⁾ Auch in den Präparaten SCHUSSNIG's habe ich vergebens danach gesucht.

auf drei Figuren (Fig. 6, 1—3) hingewiesen, die ich hier als Textfig. 15 1—3 abdrucken lasse. Wie ersichtlich, gibt die erste Figur einen Ruhekern wieder, während die zwei übrigen Figuren Kerne im Synapsisstadium¹⁾ darstellen. In allen drei ist aber der Nucleolus einheitlich hell, während die Entosomen dunkel gefärbt sind! Von einem Beweis finden wir also keine Spur. Die Bilder zeigen bloß, daß sich das Entosom färberisch von dem Nucleolus unterscheidet.

Wenn es sich tatsächlich so verhalten sollte, daß der eine Teil von derartigen scheinbar zusammengesetzten Nucleolen (die, wie erwähnt, in Präparaten, die in allen anderen Flüssigkeiten als die von NAWASCHIN fixiert sind, oft gesehen werden) ein Chromosom ist, dann sollten in NAWASCHIN-Präparaten (in welchen ja, wie früher erwähnt, die Nucleolen sich mit Eisenhämatoxylin nur ganz schwach färben) Bilder wie die Textfig. 14 keine Seltenheit darstellen. Tatsächlich sind sie aber nie gefunden worden. Ebenso habe ich in NAWASCHIN-Präparaten nie Bilder nachweisen können wie das in meiner Taf. 5 Fig. 68 wiedergegebene, die nach den übrigen Fixierungen oft zu sehen sind. Damit ist bewiesen, daß die betreffenden Körper keine Heterochromosomen, sondern bloß Nucleolen sind.

Gemäß SCHUSSNIG sollen die Nucleolen während der prophasischen Umwandlungen allmählich der Auflösung anheimfallen und somit ziemlich bald verschwinden. Die in den Anaphasestadien seiner Fig. 3 sichtbaren großen wurstförmigen Körper, die von der Mittellinie der Teilungsfigur bis in die Tochterplatte reichen, können deshalb nach SCHUSSNIG keine Nucleolen sein, sondern stellen eben die Heterochromosomenhälften dar. Nach dem oben (S. 18) Mitgeteilten können wir auch diese Behauptung als falsch zurückweisen. Die betreffenden Körper, die auf Präparaten nach dem Fixieren in FLEMMING, Chromeisessig, BOUIN-ALLEN oder Pikrinsäure- sowie Sublimatgemischen zu sehen sind (vgl. meine Taf. 2 Fig. 26—28!), fehlen total auf NAWASCHIN-Präparaten. Das heißt, daß diese Körper keine Heterochromosomen, sondern eben Nucleolen darstellen.

Während der prophasischen Umwandlungen in den ersten Reifeteilungen soll das Heterochromosom nach SCHUSSNIG deutlich zu sehen sein. Ein Blick auf die Figuren SCHUSSNIG's von diesem Stadium zeigt sofort, daß es das Entosom ist, welches er hier als Heterochromosom auffaßt. Wie ich auf S. 27 mitgeteilt habe, finden sich diese Entosomen in den Synapsiskernen der parthenogenetisch ent-

¹⁾ Auf Seite 484 wird der erste dieser Synapsiskerne als ein „vollkommen in Ruhe befindlicher Kern“ demonstriert!

standen und durch Aufregulierung der Chromosomenzahl diploid gewordenen Pflanzen in allen Individuen. Nach der SCHUSSNIG'schen Auffassung dürften sie nur in Pflanzen, die aus Gameten des einen Geschlechts hervorgehen, zugegen sein.

In seiner ersten vorläufigen Mitteilung (1928 b) über die Reduktionsteilung bei *Cladophora Suhriana* hat SCHUSSNIG zwei Kerne abgebildet (Fig. 1 u. 3), in welchen die zwei dicht beisammenliegenden Entosomen auf der Abbildung und im Text als C_1 und C_2 , d. h. erstes und zweites Centriolenpaar bezeichnet werden. Dieselben Kerne sind auch in der ausführlichen Arbeit, in etwas gedrehter Stellung abgebildet (Fig. 7, 1 u. 7, 8). Die Hinweise auf die Entosomen als Centriolen sind aber hier weggelassen, und die Körperchen werden im Text als Heterochromosomen besprochen, ohne daß der Verfasser über die Änderung seiner Auffassung von der Natur dieser Körper ein Wort fallen läßt!

Aus dem oben Gesagten dürfte zur Genügen hervorgehen, daß SCHUSSNIG den Verlauf der Mitose bei *Cladophora Suhriana* nicht verstanden hat und daß seine als Heterochromosom aufgefaßten Körper teils Nucleolen, teils Entosomen darstellen. Nach dieser Feststellung brauchen wir uns mit der Arbeit von SCHUSSNIG nicht länger aufzuhalten.

IV. Sexualität.

Gametenbildung kann bei *Cladophora Suhriana* durch Überführung in frische Nährlösung bei Pflanzen, die seit einem Monat nicht umgesetzt waren, ausgelöst werden. Am 2.—4. Tag nach dem Umsetzen finden sich Gameten in einer Reihe der Kulturen. Am Schluß der Versuche wurde gefunden, daß auch starke Beleuchtung von Pflanzen, die bis dahin dunkel standen, dieselbe Wirkung ausüben kann ¹⁾.

Wie schon aus den in Neapel ausgeführten Kombinationen hervorging, liegt Diözie vor. Die Gameten können in Form und Größe beträchtlich variieren (vgl. Textfig. 10!); die Variationen sind jedoch unabhängig von den Geschlechtsgruppen verteilt. Da auch, wie aus dem Folgenden hervorgehen wird, die Gameten der beiden Ge-

¹⁾ Z. B. wenn in der dunklen Jahreszeit Pflanzen, die an einem ziemlich dunklen Platz im Zimmer standen, an die künstlichen Beleuchtungsanlagen gestellt wurden.

schlechter während des Kopulationsprozesses keinen Unterschied in ihrem Verhalten zeigen, herrscht also Isogamie.

Die Kopulationsfähigkeit ist am intensivsten während der ersten 3—4 Stunden nach dem Ausschwärmen; nach 6 Stunden kopulieren nur ganz vereinzelt Gameten. Ein verschiedenes schnelles Verlöschen der Kopulationsfähigkeit bei den zwei Gametensorten, wie es von JOLLOS (1926) bei *Dasycladus* festgestellt wurde, hat sich nicht nachweisen lassen.

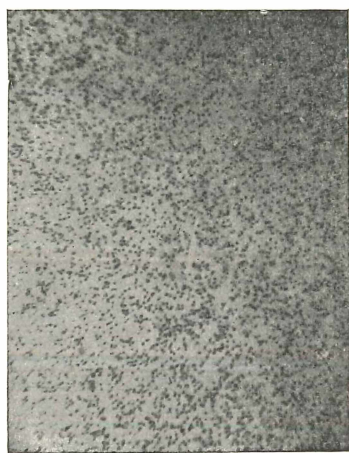
1. Die Kopulation.

Wenn zwei Gameten verschiedenen Geschlechts einander begegnen, so geraten sie sofort in fieberhafte Bewegung, tummeln durcheinander oder stoßen mit den Vorderpolen zusammen unter eigentümlich zitternden Bewegungen. Plötzlich gewahrt man, wie die zwei Gameten seitlich an den Vorderenden verbunden sind, die zappelnde Bewegung läßt nach und das Pärchen kann sich, schnell rotierend, „auf den Kopf“ stellen oder sofort wegschwimmen. In allen Fällen sehen wir es aber nach wenigen Sekunden in gerader Linie nach der dunkelsten Stelle des Tropfens schwimmen und sich dort mit dem Vorderende festsetzen. Im Laufe von 1—3 Minuten ist die Verschmelzung der Gameten vollendet, die Geißeln verschwinden (in welcher Weise, ob sie abgeworfen oder resorbiert werden, wurde nicht untersucht), die Zygote kugelt sich ab, und eine Membran wird ausgeschieden.

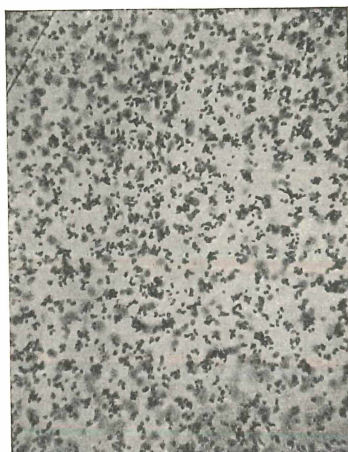
Die Verschmelzung der Gameten geht in den allermeisten Fällen von einer Stelle, ungefähr auf der Höhe des Augenfleckes, aus; nur äußerst selten werden Gameten gesehen, die an anderen Stellen zusammenschmelzen. Der ganze Prozeß kann, von dem Augenblick an, in dem die Gameten zusammenstoßen, bis sie zusammenhängen, 5 Sekunden bis mehr als 1 Minute dauern. Wenn das Spielen der Gameten sich über mehr als 2 Minuten erstreckt, so gelingt in der Regel die Vereinigung überhaupt nicht; entweder kommt ein dritter dazu und rettet die Situation, indem er sich nach kurzem Spielen mit dem einen Gameten vereinigt, während der übriggebliebene die Stelle verläßt, oder die zwei geben die Sache auf und schwimmen auseinander.

Sind große Gametenmengen zusammengebracht worden, so sieht man selten solche einzeln spielenden Paare. Denn dann mengen sich immer mehrere Gameten in das Spiel hinein, und es bilden sich die so charakteristischen Gruppen (Textfig. 16 b), die aus vielen

spielenden Gameten beiderlei Geschlechts bestehen. Die Gruppen können schnell wieder aufgelöst werden, oder sie bleiben, langsam ihre Plätze ändernd, für längere Zeit da, indem gleichzeitig mit dem Wegschwimmen der zusammenhängenden Gameten immer wieder neue Gameten kommen. Werden viele Gameten des einen Geschlechts mit wenigen Gameten des anderen Geschlechts vermischt, so können Gruppen entstehen, aus denen nur eine einzige Zygote entsteht¹⁾.



a



b

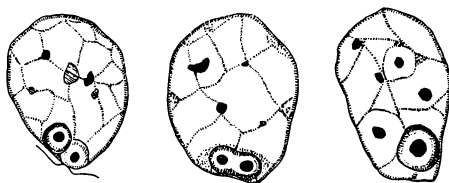
Fig. 16. Gruppenbildung und Kopulation. a Gameten von einem Geschlecht, b dasselbe nach Hinzufügen von Gameten des anderen Geschlechtes. Vergr. 45 $\times$. Original aus HARTMANN (1932).

Vereinigungen von drei Gameten kommen gelegentlich vor (vgl. S. 22!). Oft sieht man auch, wie Kopulanten, die schon mit ihren Vorderenden seitlich zusammenhängen und nach der dunkelsten Stelle unterwegs sind, von anderen Gameten angefallen werden, die ein Spiel einzuleiten versuchen, jedoch mit wenig Glück; die Pärchen lassen sich nicht stören.

¹⁾ In diesen Fällen werden also die Gruppen, wie es nach BERTHOLD (1881), OLTMANN (1899) und HARTMANN (1925) bei *Ectocarpus siliculosus* der Fall ist, aus einem Gameten des einen Geschlechts und vielen Gameten des anderen Geschlechts gebildet. Bei *Cladophora Suhriana* bilden sich aber diese Gruppen unabhängig davon, welche Gametensorte im Überschuss ist, und sind somit ebensowenig wie bei den übrigen von mir untersuchten Arten (Föyn, 1929) ein Anzeichen von Anisogamie.

Die Kernverschmelzung (Textfig. 17 a—c) erfolgt bald nach der Vereinigung der Gameten; nach 2 Stunden enthalten die meisten Zygoten einen diploiden Kern.

Fig. 17. *Cladophora Suhriana*.
Verschmelzung der Kerne in
Zygoten 2 Stunden nach der
Kopulation. Subl.-Alk.
Vergr. 1600 $\times$.



Eine Abnahme in der Kopulationsfähigkeit bei den in Kultur gehaltenen Pflanzen wurde nicht bemerkt.

2. Der Modus der Geschlechtsbestimmung.

Dieses Kapitel ist der Frage gewidmet, ob die Geschlechtsbestimmung auf genotypischem Wege, also durch Aufspaltung eines Genpaares oder Genkomplexes während der Reduktionsteilung erfolgt, oder ob äußere oder im Innern des Organismus im Laufe der Entwicklung sich einstellende Bedingungen darüber entscheiden, welche Pflanzen das eine und welche das andere Geschlecht erhalten (sog. „phänotypische“ Geschlechtsbestimmung).

Eine genotypische Geschlechtsbestimmung ist unter den grünen Algen mit Sicherheit nur bei den Volvocineen *Gonium pectorale* und *Eudorina elegans* (SCHREIBER, 1925) und bei *Oedogonium plagiostomum* var. *gracilius* (MAINX, 1931) nachgewiesen worden¹⁾. Diese sämtlichen Organismen sind Haplonten.

Im Falle einer genotypischen Geschlechtsbestimmung bei *Cladophora Suhriana* ist bei der Auskeimung sämtlicher Zoosporen eines Sporangiums der zygotischen Generation das konstante Geschlechtsverhältnis 1:1 zu erwarten; die Zoosporen der parthenogenetischen Generation müssen aber Pflanzen von demselben Geschlecht geben wie der Gamet, aus dem sich die Mutterpflanze entwickelte.

Es galt also, sämtliche dem Zoosporangium entstammenden Zoosporen abzufangen und zur Keimung zu bringen. Dies wurde in der folgenden Weise ausgeführt: Zweige, die ein Sporangium mit scheinbar fertigen Zoosporen enthielten (Textfig. 18), wurden mit einer WECKER'schen Augenschere etwas oberhalb und unterhalb des

¹⁾ Nach CZURDA (1930) ist haplogenotypische Geschlechtsbestimmung auch bei *Zygnema peliosporum* und *Zygnema circumcarinatum* anzunehmen. Das gilt auch für *Chlorogonium euchlorum* (BR. SCHULZE, 1927).

Zoosporangiums abgeschnitten, und das das Zoosporangium enthaltene Stück wurde in einen Tropfen Nährlösung auf einem Deckglas in Feuchtkammer überführt. Nachdem die Zoosporen ausgeschwärmt waren, wurde die Feuchtkammer ins Dunkle gestellt, um zu verhindern, daß die stark phototaktischen Zoosporen sich auf ein und demselben Platz festsetzten. Als sämtliche Zoosporen sich festgesetzt hatten, kam das Deckglas in eine BOVERI-Schale mit

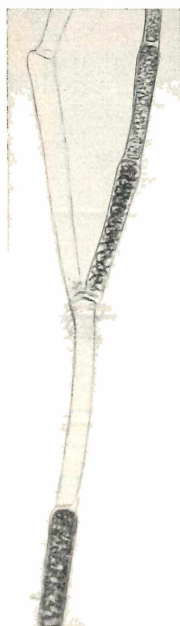


Fig. 18. *Cladophora Suhriana*. Zweig eines Sporophytes mit Zoosporangien. Nur ein Sporangium enthält noch Zoosporen. Vergr. 108 $\times$.

„Erdschreiber“. Das Isolieren der Keimlinge erfolgte etwa 10—14 Tage später. Von jetzt ab wurden die Pflanzen durchschnittlich jeden Monat umgesetzt und in den ersten 4—5 Tagen nach jedem Umsetzen scharf aufgepaßt, ob Gametenbildung eintrat. Wenn das der Fall war, wurden so viele Kombinationen wie möglich ausgeführt. Solange die Pflanzen klein (d. h. nicht älter als 2—3 Monate) waren, waren natürlich jedesmal die gebildeten Gametenmengen entsprechend klein und mußten deshalb unter der Binokularlupe aufgesucht werden. Die älteren Pflanzen gaben in der Regel so viele Gameten, daß am Lichtrand grüne, mit dem bloßen Auge sichtbare Wolken entstanden.

Es läßt sich selbstverständlich nie verhindern, daß nach jedem Ausschwärmen in der Schale der Mutterpflanze Gameten zurückbleiben. Die meisten derselben gehen allerdings ein, einige können jedoch, wie wir gesehen haben, auskeimen und durch Aufregulierung der Chromosomenzahl zu diploiden Pflanzen werden. Hat sich der Gamet auf der Mutterpflanze festgesetzt, so erhalten wir auf diese Weise bald ein Büschel haplo- und diploider Zweige. Die letzteren geben Zoosporen, die sich zu Gametophyten entwickeln. Bei den Kombinationsversuchen wurden auch regelmäßig einzelne

Zoosporen unter den Gameten beobachtet. Dieses Verhalten muß aber bei genotypischer Geschlechtsbestimmung ohne Folgen für das Geschlecht der Kultur bleiben.

Wie auf S. 12 erwähnt, waren Anfang Mai 1930 die folgenden Kulturen von Neapel nach Berlin gebracht worden:

Kultur A:	diploide Pflanzen aus der Kombination	1 $\times$ 6
„ B:	„ „ „ „ „	3 $\times$ 15
„ C:	„ „ „ „ „	7 $\times$ 5

Kultur 3: diploide Pflanzen entstanden durch Parthenogenese von Gameten der Pflanze Nr. 3
„ 5: „ „ entstanden durch Parthenogenese von Gameten der Pflanze Nr. 5¹⁾.

Als kurz nach der Ankunft in Berlin reichliche Zoosporenbildung eintrat, wurden von jeder der fünf Kulturen mehrere Zoosporangien in der oben beschriebenen Weise isoliert. Aus allen traten Zoosporen, die sich am Glas festsetzten. Nur in zwei Fällen (einem Sporangium von Kultur A und einem von Kultur C) fand jedoch Auskeimung sämtlicher Zoosporen statt, in den übrigen Fällen gingen immer einige der festsitzenden Zoosporen vor dem Auskeimen ein. Für die Zoosporangienanalyse wurde von jeder von Neapel mitgebrachten Kultur ein Zoosporangium herangezogen. Es waren dies zuerst die zwei Sporangien A und C, deren sämtliche Zoosporen auskeimten. Aus den ersten gingen 48, aus den zweiten 54 Keimlinge hervor, die als A_1, A_2, A_3 — A_{48} und als C_1, C_2, C_3 — C_{54} isoliert wurden. Von der Kultur B wurden aus einem Sporangium, das mehr als 60 Zoosporen enthalten hatte, nur 10 der Keimlinge isoliert und als B_1, B_2, B_3 — B_{10} weiter gezüchtet. Von den durch Parthenogenese entstandenen Kulturen 3 und 5 wurde für die Analyse von Kultur 3 ein Zoosporangium gewählt, aus dem 37 Keimlinge ($3_1, 3_2, 3_3$ — 3_{37}) entstanden, und von der Kultur 5 ein Zoosporangium, aus dem 33 Keimlinge ($5_1, 5_2, 5_3$ — 5_{33}) hervorgingen²⁾.

Von diesen insgesamt 182 Pflanzen gingen in der folgenden Zeit fünf Individuen ($A_{34}, A_{41}, A_{42}, A_{47}$ und C_2) ein, die übrigen 177 wuchsen alle zu großen Pflanzen aus. Die ersten Gameten traten Ende Juli auf. Wie aus den Tabellen 2, 4, 5, 9 und 10 zu ersehen, wurden die meisten dieser Kulturen über 1 Jahr geführt³⁾ und konnten während dieser Zeit mehrmals auf ihr Geschlecht geprüft werden.

Zu den 177 Pflanzen kam dann im Laufe der Zeit eine Reihe neuer Pflanzen (die Kulturserien D, E und a—n). Diese Vermehrung der Kulturen mußte selbstverständlich durch Ausschaltung älterer Kulturen kompensiert werden.

¹⁾ Wie S. 12 erwähnt, waren die Pflanzen Nr. 3 und Nr. 5 von entgegengesetztem Geschlecht.

²⁾ Durch ein Versehen ist mir die Zahl der aus diesen Sporangien hervortretenden Zoosporen verlorengegangen. In beiden Fällen hat aber die Zahl kaum 50 überschritten.

³⁾ Vier der Kulturen sind noch heute 28. August 1933, also nach mehr als 3 Jahren am Leben und gedeihen ebenso ausgezeichnet wie früher. Von den übrigen Kulturen ist keine von selbst eingegangen, sondern entweder fixiert oder ausgeschaltet worden.

Δ_{20} Δ_{27} Δ_{28} Δ_{29} Δ_{30} Δ_{31} Δ_{32} Δ_{33} Δ_{35} Δ_{30} Δ_{37} Δ_{38} Δ_{39} Δ_{40} Δ_{43} Δ_{44} Δ_{45} Δ_{40} Δ_{49}

Die erste Pflanze, von der Gameten zur Prüfung genommen wurden — es war dies die Pflanze A₂₈ —, wurde als + geführt und danach alle übrigen Individuen klassifiziert.

a) Die Analyse
der Zoosporangien
der zygotischen
Generation.

Außer den drei Zoosporangien A, B und C sind noch zwei, D und E, untersucht worden. Von diesen entstammte D der am 4. November 1930 ausgeführten Kombination $B_{10} \times 3_{11}$ und E der an demselben Tag ausgeführten Kombination $C_{33} \times A_{22}$. Die Zoosporangien wurden am 9. Dezember desselben Jahres isoliert; von den mehr als 50 aus jedem Sporangium hervorgehenden Keimlingen wurden in dem einen Fall bloß 15 ($D_1, D_2, D_3—D_{15}$), in dem zweiten Fall 16 Individuen ($E_1, E_2—E_{16}$) isoliert.

Abgesehen von zwei Pflanzen (C_{25} und C_{42}), die nicht ein einziges Mal zur Schwärmerbildunggebracht werden konnten, haben sämtliche übrigen Pflanzen der fünf Sporangien Gameten gegeben. Die Ergebnisse der mit diesen Ga-

⁴¹⁾ Vgl. S. 42.

meten ausgeführten Kombinationen sind in den Tabellen 2 und 4—7 zusammengestellt.

Die Tabellen zeigen uns zuerst, daß die allermeisten Pflanzen mehrmals und in größeren Zeitintervallen geprüft worden sind. Während der ganzen Zeit hielt sich das Geschlecht der Pflanzen konstant. Die zwei Kulturen B₈ und C₃₇, die noch bei Niederschrift der Arbeit weitergezüchtet werden, verhalten

Tabelle 3.
(Erklärung im Text.)

Pflanze Nr.	Zeitpunkt der Prüfung		Geschlecht
	1931	1932	
A _{30a}	.	.	.
A _{30b}	14. VIII., 6. XI.	.	+
A _{30c}	6. VI., 13. VIII., 6., 7. XI.	.	+
A _{30d}	14. VIII., 6. XI.	.	+
A _{30e}	14. VIII., 7. XI.	.	+
A _{30f}	6. VI., 6. XI.	.	+
A _{30g}	17. VII., 13. VIII.	.	+
A _{30h}	13. VIII.	.	—
A _{30i}	14. VIII.	.	+
A _{30k}	7. XI.	18. I.	—

Tabelle 4.

Zeitpunkt der Prüfung und das Geschlecht der aus den Zoosporen des Zoosporangiums B hochgezogenen 10 Pflanzen.

Pflanze Nr.	Zeitpunkt der Prüfung				Geschlecht
	1930	1931	1932	1933	
B ₁	26. IX., 5. XI.	.	.	.	—
B ₂	26. IX., 4. XI.	.	.	.	+
B ₃	26. IX., 4. XI., 7. XII.	14. II.	.	.	+
B ₄	5. XI., 7. XII.	24. I.	.	.	—
B ₅	25., 26. IX., 4. XI., 6. XII.	23. I.	.	.	+
B ₆	26. IX., 4. XII.	.	.	.	+
B ₇	26. IX., 4. XI.	.	.	.	+
B ₈	26. IX., 5. XI., 4. XII.	21. I.	21. VIII.	7. V.	—
B ₉	26. IX., 4. XI.	23. I.	.	.	+
B ₁₀	25., 26. IX., 4. XI.	.	.	.	—

sich jetzt im Juli 1933 geschlechtlich wie in den Jahren 1932, 1931 und 1930. — Als einzige Ausnahme von dieser Regel steht die Kultur A₃₀ da. Diese, die bei den Prüfungen im Juli, September, November, Dezember 1930 und Januar 1931 immer als + geführt wurde, gab am 28. Februar 1931 Gameten, die mit den +-Pflanzen C₂₂, 3₃₁, 3₁₆ und 3₁₈ vereinzelte Kopulationen unter Gruppenbildung gaben. Leider war das an diesem Tag vorliegende Material

Tabelle 5.

Zeitpunkt der Prüfung und das Geschlecht der aus den Zoosporen des Zoosporangiums C hervorgegangenen Pflanzen.

Pflanze Nr.	Zeitpunkt der Prüfung		Ge- schlecht	Pflanze Nr.	Zeitpunkt der Prüfung				Ge- schlecht
	1930	1931			1930	1931	1932	1933	
C ₁	25. IX., 3. XII.	23. I.	—	C ₂₉	26. IX., 6. XII.	21. I.	.	.	+
C ₃	3., 4., 5. XII.	22. I., 25. III., 16. VII.	+	C ₃₀	3. XII.	.	.	.	+
C ₄	30. VII., 5. XI., 3., 4. XII.	22. I., 30. IV.	+	C ₃₁	28. VII., 25. IX.	22. I., 6. VI.	.	.	—
C ₅	3., 4. XII.	22. I., 4. III.	+	C ₃₂	3. XII.	15. IV.	.	.	+
C ₆	29. VII., 6. XII.	2. VI.	+	C ₃₃	4. XI.	16. IV.	.	.	+
C ₇	5. XI., 3. XII.	.	—	C ₃₄	3. XII.	1. V.	.	.	—
C ₈	7. XII.	23., 24. I., 14. IV., 3. VI.	—	C ₃₅	5. IX.	28. II., 7. VI.	.	.	—
C ₉	30. VII.	13. II.	+	C ₃₆	28. VII., 25. IX.	26. III.	.	.	+
C ₁₀	3. XII.	5. III.	—	C ₃₇	.	4., 5. III.	21. VIII.	.	+
C ₁₁	30. VII.	28. II., 3. VI.	+	C ₃₈	.	14. IV., 16. VII.	.	7. V.	+
C ₁₂	25. IX., 6. XII.	1. V.	—	C ₃₉	26. IX.	22. I., 30. IV.	.	.	—
C ₁₃	.	6. VI.	+	C ₄₀	4. XII.	26. III.	.	.	+
C ₁₄	25. IX., 3. XII.	22. I., 26. III.	+	C ₄₁	5. XI.	22. I.	.	.	+
C ₁₅	7. XII.	23. I.	—	C ₄₃	.	3. VI.	.	.	+
C ₁₆	29., 30. VII.	23. I., 5. III., 8. VI., 14. VIII.	—	C ₄₄	30. VII., 5. XI., 6. XII.	14. II., 2. VI.	.	.	+
C ₁₇	.	28. II., 3. VI.	+	C ₄₅	6. XI.	3. VI.	.	.	+
C ₁₈	25. IX., 5. XII.	22. I.	—	C ₄₆	.	16. VII.	.	.	—
C ₁₉	28. VII.	30. IV., 8. VI.	+	C ₄₇	5. XI.	14. II.	.	.	—
C ₂₀	28. VII., 3. XII.	24. I., 2. VI., 16., 17. VII.	—	C ₄₈	6. XI., 6. XII.	24. I.	.	.	+
C ₂₁	26. IX.	5. XI., 2. VI.	—	C ₄₉	26. IX.	23. I.	.	.	+
C ₂₂	5. XI.	28. II.	—	C ₅₀	26. IX.	15. IV.	.	.	—
C ₂₃	28. VII.	23. I., 15. IV.	+	C ₅₁	26. IX., 5. XI.	13. II., 25. III.	.	.	+
C ₂₄	28. VII., 25. IX., 3. XII.	1. V.	+	C ₅₂	26. IX., 5. XI., 4. XII.	14. IV.	.	.	+
C ₂₆	3. XII.	23. I., 25. III.	+	C ₅₃	26. IX.	13. II.	.	.	+
C ₂₇	7. XII.	24. I., 5. III.	—	C ₅₄	.	7. VI.	21. VIII.	7. V.	+
C ₂₈	3. XII.	22. I.	—						

von —-Gameten schon bei der Ausführung der früheren Kombinationen verbraucht worden. Bei dem Ausführen der letzten Kombinationen ($A_{30} \times 3_{16}$) wurde aber entdeckt, daß die Gameten der Kul-

Tabelle 6.

Zeitpunkt der Prüfung und das Geschlecht der aus den Zoosporen des Zoosporangiums D hochgezogenen 15 Pflanzen.

Pflanze Nr.	Zeitpunkt der Prüfung 1931	Geschlecht
D ₁	26. III., 29. IV.	+
D ₂	17. VII.	+
D ₃	28. IV., 3. VI.	—
D ₄	13. II., 25. III., 2. VI.	+
D ₅	25., 26. III., 2. VI.	+
D ₆	14. II., 29. IV.	—
D ₇	28. IV.	+
D ₈	13. II., 26. III.	—
D ₉	25. III., 28., 29. IV.	—
D ₁₀	13. II., 25. III.	—
D ₁₁	28., 29. IV., 2. VI.	+
D ₁₂	25. III.	—
D ₁₃	14. II., 28., 29. IV.	+
D ₁₄	25. III., 29. IV., 3. VI.	+
D ₁₅	25., 26. III., 28. IV., 2. VI.	—

Tabelle 7.

Zeitpunkt der Prüfung und das Geschlecht der aus den Zoosporen des Zoosporangiums E hochgezogenen 16 Pflanzen.

Pflanze Nr.	Zeitpunkt der Prüfung 1931	Geschlecht
E ₁	13. II., 26. III., 2., 3. VI.	—
E ₂	25. III., 28. IV.	—
E ₃	14. II., 3. VI.	—
E ₄	26. III., 29. IV., 2. VI.	+
E ₅	26. III., 3. VI.	—
E ₆	28., 29. IV.	—
E ₇	26. III., 28. IV.	—
E ₈	14. II., 26. III., 2. VI.	—
E ₉	29. IV., 3. VI.	+
E ₁₀	28. IV., 3. VI.	—
E ₁₁	25., 26. III., 28. IV., 3. VI.	+
E ₁₂	26. III., 3. VI.	—
E ₁₃	26. III., 2., 3. VI.	—
E ₁₄	25. III., 29. IV., 3. VI.	—
E ₁₅	29. IV., 2., 3. VI.	+
E ₁₆	14. II., 28. IV.	—

tur A_{30} auch unter sich kopulierten. — Die Kultur bestand schon aus einem dichten Flechtwerk, in dem das Auseinanderhalten der verschiedenen Pflanzen ¹⁾ völlig unmöglich war. Da die Kultur in

¹⁾ Vergleiche das über das Wachstum der Kulturen Gesagte (S. 38).

den folgenden Tagen keine Schwärmer gab, wurden von verschiedenen Stellen des Geflechts zehn kleine Zweige, die völlig frei von Keimlingen waren, ausgesucht, mit der WECKER'schen Schere abgeschnitten und in je einer BOVERI-Schale untergebracht. Bei sämtlichen fand Regeneration statt, und im Juni traten in diesen Kulturen die ersten Gameten auf. Die Ergebnisse der ausgeführten Kombinationen sind in der Tabelle 3 zusammengestellt. Von den 10 Pflanzen, die als A_{30a} , A_{30b} usw. bezeichnet wurden, erwiesen sich sieben als rein + und zwei als rein —, während eine (A_{30a}) keine Schwärmer gab.

Die einfachste Erklärung für das Verhalten der Kultur A_{30} bietet die Annahme, daß der Kultur versehentlich —-Material zugeführt worden ist. Die Möglichkeit einer solchen Verunreinigung während des Umsetzens oder bei Entnahme der Gameten ist nicht völlig auszuschließen. Andererseits könnte aber auch eine teilweise Mutation der Geschlechtsrealisatoren stattgefunden haben, so daß ein Umschlag in das andere Geschlecht auf diese Weise zustande gekommen wäre. Derartige Sexualmutationen sind inzwischen durch unveröffentlichte Untersuchungen von HÜTTIG an haploiden heteröcischen Ascomyceten festgestellt worden, und sie konnten dort auch experimentell erzeugt werden. Da jedoch im vorliegenden Falle eine Entscheidung zwischen beiden Möglichkeiten, ob Mutation oder Verunreinigung, nicht mehr getroffen werden kann, soll diesem Fall keine weitere Bedeutung zugelegt werden.

Tabelle 8.

Die Verteilung des Geschlechts unter den untersuchten Pflanzen von fünf Zoosporangien.

Zoosporangium Nr.	Anzahl Zoosporen	Anzahl geprüfte Pflanzen	Geschlecht	
			+	—
A	48	44	21	23
B	mehr als 60	10	6	4
C	54	51	27	24
D	mehr als 50	15	8	7
E	„ „ 50	16	4	12

Über das Zahlenverhältnis der +- und —-Pflanzen gibt die Tabelle 8 am schnellsten Auskunft. Aus jedem Zoosporangium sind +- und —-Pflanzen in ziemlich gleicher Menge hervorgegangen. Wichtig ist, daß in den zwei Fällen, wo sämtliche auskeimende und schwärmerbildende Individuen des Sporangiums geprüft wurden, keine von den für die Geschlechter gefundenen Werte größer sind als die halbe Zahl der von dem betreffenden Sporangium gebildeten Zoosporen.

b) Die Analyse der Zoosporangien der parthenogenetischen Generation.

Es waren, wie auf S. 39 erwähnt, zwei Zoosporangien isoliert worden. Das eine, Nr. 3, entstammte einer Pflanze, die sich aus einem + -Gameten entwickelt hatte, das andere, Nr. 5, entstammte einer Pflanze, die aus einem — -Gameten hervorgegangen war. Sämt-

Tabelle 9.

Zeitpunkt der Prüfung und das Geschlecht der aus den Zoosporen des Zoosporangiums 3 hervorgegangenen Pflanzen. Das Zoosporangium entstammte einer durch Parthenogenese entstandenen Pflanze.

Pflanze Nr.	Zeitpunkt der Prüfung				Ge- schlecht
	1930	1931	1932	1933	
3 ₁	28. VII., 30. VII., 25. IX.	.	.	.	+
3 ₂	30. VII.	14. IV.	.	.	+
3 ₃	28., 29., 30. VII., 25. IX., 6. XII.	.	.	.	+
3 ₄	29. VII.	22. I.	.	.	+
3 ₅	5. XI., 4. XII.	21. I.	.	.	+
3 ₆	5. XII.	22. I., 30. IV.	.	.	+
3 ₇	30. VII., 6. XII.	23. I., 4. III.	.	.	+
3 ₈	7. XII.	4. III.	.	.	+
3 ₉	3. XII.	14. II.	.	.	+
3 ₁₀	25. IX., 6. XII.	6. VI., 13. VIII.	.	.	+
3 ₁₁	4. XI.	21. I., 26. III.	.	.	+
3 ₁₂	.	5. III., 6. VI.	.	.	+
3 ₁₃	4. XI.	14. IV.	.	.	+
3 ₁₄	28. VII.	14. II.	.	.	+
3 ₁₅	4. XI.	24. I., 3. VI.	.	.	+
3 ₁₆	4. XI.	28. II., 2. VI.	.	.	+
3 ₁₇	5. XI.	1. V., 6. VI.	.	.	+
3 ₁₈	.	28. II., 2. V.	.	.	+
3 ₁₉	28. VII., 5. XII.	2. VI.	.	.	+
3 ₂₀	28. VII., 4. XI., 7. XII.	28. IV., 29. IV.	.	.	+
3 ₂₁	29., 30. VII., 3. XII.	.	.	.	+
3 ₂₂	7. XII.	I. V.	.	.	+
3 ₂₃	4. XI.	4. III.	.	.	+
3 ₂₄	28., 29. VII., 26. IX., 4. XI.	22. I., 15. IV., 16. VII.	.	.	+
3 ₂₅	3. XII.	24. I., 2. VI.	.	.	+
3 ₂₆	.	15. IV.	.	.	+
3 ₂₇	29. VII.	21. I., 2. V.	.	.	+
3 ₂₈	6., 7. XII.	14. II., 16. IV.	.	.	+
3 ₂₉	26. IX., 4. XI., 6. XII.	29. IV.	.	.	+
3 ₃₀	5. XI.	15. IV.	.	.	+
3 ₃₁	.	28. II.	.	.	+
3 ₃₂	4. IX.	14. II., 3. VI., 17. VII., 14. VIII.	18. I., 21. VIII.	7. V.	+
3 ₃₃	.	14. II.	.	.	+
3 ₃₄	3., 4. XII.	.	.	.	+
3 ₃₅	29. VII., 4. XI.	.	.	.	+
3 ₃₆	4. XI.	24. I., 28. IV.	.	.	+
3 ₃₇	28. VII., 25. IX., 3. XII.	14. II., 6. VI., 16. VII., 6., 7. XI.	.	.	+

Tabelle 10.

Zeitpunkt der Prüfung und das Geschlecht der aus den Zoosporen des Zoosporangiums 5 hervorgegangenen Pflanzen. Das Zoosporangium entstammte einer durch Parthenogenese entstandenen Pflanze.

Pflanze Nr.	Zeitpunkt der Prüfung			Geschlecht
	1930	1931	1932	
5 ₁	30. VII., 25. IX.	30. IV.	·	—
5 ₂	29. VII., 25. IX.	2. V., 14. VIII.	·	—
5 ₃	30. VII., 25. IX.	24. I., 5. III.	·	—
5 ₄	30. VII., 25. IX., 7. XII.	·	·	—
5 ₅	25. IX., 3. XII.	21. I.	·	—
5 ₆	25. IX., 3. XII.	1. V.	·	—
5 ₇	25. IX.	4. III., 6. VI., 17. VII.	·	—
5 ₈	25. IX.	22. I., 26. III.	·	—
5 ₉	29. VII., 25. IX.	15. IV.	·	—
5 ₁₀	25. IX.	14. IV.	·	—
5 ₁₁	25. IX.	13. II.	·	—
5 ₁₂	28. VII., 25. IX., 5. XI.	·	·	—
5 ₁₃	30. VII.	15. IV., 13. VIII., 7. XI.	·	—
5 ₁₄	25. IX.	22. I., 26. III.	·	—
5 ₁₅	25. IX., 5. XI.	22. I.	·	—
5 ₁₆	25. IX.	5. III.	·	—
5 ₁₇	25. IX.	22. I.	·	—
5 ₁₈	29. VII.	24. I.	·	—
5 ₁₉	25. IX., 6. XII.	28. IV.	·	—
5 ₂₀	25. IX., 6. XII.	23. I.	·	—
5 ₂₁	4. XI.	13. II., 15. IV., 3. VI., 6. XI.	·	—
5 ₂₂	4. XI., 5. XI.	2. V., 14. VIII.	·	—
5 ₂₃	5. XI.	4. III., 6. VI.	·	—
5 ₂₄	5. XI.	14. IV., 6. VI., 17. VII.	18. I.	—
5 ₂₅	29. VII.	22. I., 16. IV.	·	—
5 ₂₆	3. XII.	24. I., 5. III., 14. IV.	·	—
5 ₂₇	4. IX., 4. XII.	13. II.	·	—
5 ₂₈	4. IX.	28. II.	·	—
5 ₂₉	3. XII.	24. I.	·	—
5 ₃₀	25. IX., 3. XII.	24. I., 28. IV., 13. VIII.	·	—
5 ₃₁	5. XI., 5. XII.	25. III.	·	—
5 ₃₂	5. XI., 4., 5. XII.	·	·	—
5 ₃₃	4. XI.	24. I., 29. IV.	·	—

liche aus diesen Sporangien hochgezogenen Pflanzen konnten mehrmals geprüft werden. Wie die Tabellen 9 und 10 zeigen, erwiesen sich sämtliche von einem Zoosporangium stammenden Individuen als gleichgeschlechtlich, und zwar gehörten die Individuen des Sporangiums 3 dem einen, die des Sporangiums 5 dem anderen Geschlecht an.

Von den Pflanzen, die am 29. und 30. Juli 1930 schwärmten, wurden Gameten zu parthenogenetischer Entwicklung angesetzt. In fünf der Kulturen, nämlich 3₁, 3₃, 3₇, 5₄ und 5₁₃, fand Entwicklung statt, und es entstanden bzw. 11, 8, 8, 12 und 12 Individuen. Am 23. August wurden diese Pflanzen isoliert, die elf Individuen von

Tabelle 11.
(Erklärung im Text.)

Pflanze Nr.	Zeitpunkt der Prüfung		Ge- schlecht	Pflanze Nr.	Zeitpunkt der Prüfung		Ge- schlecht
	1930	1931			1930	1931	
a ₁	.	13. II., 13. VIII.	+	d ₁	4. XII.	14. II.	—
a ₂	.	4. III.	+	d ₂	.	14. IV.	—
a ₃	4. XII.	24. I.	+	d ₃	.	5. III., 14. IV.	—
a ₄	3. XII.	13. II.	+	d ₄	.	6. VI., 13. VIII.	—
a ₅	.	5. III., 8. VI.	+	d ₅	3. XII.	24. I.	—
a ₆	3., 4. XII.	13. II.	+	d ₆	4. XII.	5. III.	—
a ₇	3. XII.	24. I.	+	d ₇	.	15. IV.	—
a ₈	3. XII.	14. IV.	+	d ₈	.	24. I., 13. II.	—
a ₉	.	24. I., 4., 5. III.	+	d ₉	.	16. IV.	—
a ₁₀	.	14., 15. IV., 6. VI.	+	d ₁₀	3. XII.	13. II.	—
a ₁₁	4. XII.	5. III.	+	d ₁₁	3. XII.	14. IV.	—
b ₁	3. XII.	24. I.	+	d ₁₂	.	5. III.	—
b ₂	.	24. I.	+	e ₁	.	5. III.	—
b ₃	.	13. II.	+	e ₂	4. XII.	4., 5. III.	—
b ₄	.	4, 5. III., 14. VIII.	+	e ₃	4. XII.	17. VII.	—
b ₅	4. XII.	13. II.	+	e ₄	.	14., 15. IV., 6. VI.	—
b ₆	.	5. III.	+	e ₅	.	13. II., 17. VII.	—
b ₇	3. XII.	24. I.	+	e ₆	.	4. III., 7. VI.	—
b ₈	.	14. IV., 16. VII.	+	e ₇	.	.	—
c ₁	3. XII.	14., 15. IV.	+	e ₈	.	7. VI.	—
c ₂	3. XII.	24. I.	+	e ₉	4. XII.	4. III.	—
c ₃	.	5. III., 6. VI.	+	e ₁₀	.	24. I., 14. II.	—
c ₄	.	13. II., 15. IV.	+	e ₁₁	.	13. II., 14. IV.	—
c ₅	.	14. IV.	+	e ₁₂	.	13. II., 14. IV.	—
c ₆	4. XII.	14. II., 14. IV.	+				
c ₇	.	4., 5. III.	+				
c ₈	.	16. IV., 16. VII.	+				

3₁ wurden mit a₁, a₂, a₃—a₁₁ bezeichnet, die acht Individuen von 3₃ wurden mit b₁, b₂—b₈, die von 3₇ mit c₁, c₂—c₈, die von 5₄ mit d₁, d₂—d₁₂ und die von 5₁₃ mit e₁, e₂—e₁₂ bezeichnet. Aus den Zoosporen jeder dieser Einzelkulturen wurde eine Geschlechtspflanze hochgezogen. Diese so entstandenen 51 Pflanzen wurden mit den gleichen Bezeichnungen versehen wie ihre Elternkulturen, die sofort nach der Keimung der Zoosporen ausgeschaltet wurden. Mit Ausnahme einer Pflanze, e₇, die nicht zum Schwärmen gebracht werden konnte, gaben alle Pflanzen Gameten. Die Ergebnisse der Kombinationen sind in der Tabelle 11 zusammengestellt. Wie ersichtlich, erwiesen sich sämtliche Individuen, die von Pflanzen des Sporangiums 3 herrührten, wie diese als +, während die Individuen, die von Pflanzen des Sporangiums 5 stammten, wie diese alle — waren.

Von den ersten Gameten der Kulturserie a—e waren am 3. und 4. Dezember wieder, und zwar von 14 Pflanzen, Gameten zu parthenogenetischer Entwicklung angesetzt. In sieben dieser Kulturen fand

Tabelle 12.
(Erklärung im Text.)

Pflanze Nr.	Zeitpunkt der Prüfung 1931	Ge- schlecht	Pflanze Nr.	Zeitpunkt der Prüfung 1931	Ge- schlecht
f ₁	14. IV., 6. VI.	+	h ₅	14. IV., 7. VI.	+
f ₂	14. II., 13. VII.	+	h ₆	14. IV.	+
f ₃	16. IV., 17. VII.	+	i ₁	13. II., 15. IV.	—
f ₄	15. IV., 16. VII.	+	i ₂	15. IV.	—
f ₅	14. II., 17. VII.	+	i ₃	14. IV.	—
f ₆	14., 15. IV., 6. VI.	+	i ₄	16. IV., 16. VII.	—
f ₇	13. II., 13. VIII.	+	i ₅	14., 15. IV., 6. VI.	—
f ₈	14. IV., 7. VI.	+	i ₆	6. VI., 17. VII.	—
g ₁	14. IV., 8. VI.	+	i ₇	14. II., 16. VII.	—
g ₂	6. VI., 17. VII.	+	i ₈	17. VII.	—
g ₃	13. II.	+	i ₉	14. IV., 6. VI.	—
g ₄	14., 15. IV.	+	i ₁₀	14. II.	—
g ₅	14., 15. IV., 6. VI.	+	k ₁	15. IV.	—
g ₆	14. IV.	+	k ₂	6. VI., 14. VIII.	—
g ₇	13. II., 13. VIII.	+	k ₃	15. IV., 16. VII.	—
g ₈	17. VII.	+	k ₄	13. II., 15. IV.	—
g ₉	14. II.	+	k ₅	14. IV., 6. VI.	—
g ₁₀	15. IV., 7. VI.	+	k ₆	14. IV., 16. VII.	—
h ₁	14. IV., 6. VI.	+	k ₇	14. II., 13. VIII.	—
h ₂	14. II., 14. IV.	+	k ₈	14. IV., 16. VII.	—
h ₃	15. IV., 7. VI.	+	k ₉	8. VI., 14. VIII.	—
h ₄	14., 15. IV., 13. VIII.	+	k ₁₀	14. IV.	—

Tabelle 13.
(Erklärung im Text.)

Pflanze Nr.	Zeitpunkt der Prüfung 1931	Ge- schlecht	Pflanze Nr.	Zeitpunkt der Prüfung 1932	Ge- schlecht
l ₁	30. IV., 6. VI.	+	n ₄	1. V., 14. VIII.	+
l ₂	30. IV., 6. VI.	+	n ₅	30. IV.	+
l ₃	2. V., 16. VII.	+	n ₆	1. V., 16. VII.	+
l ₄	1. V., 6. VI.	+	o ₁	1. V.	—
l ₅	30. IV., 6. VI.	+	o ₂	.	.
l ₆	1. V.	+	o ₃	30. IV., 6. VI.	—
l ₇	1. V., 17. VII.	+	o ₄	.	.
l ₈	1. V., 7. VI.	+	o ₅	30. IV.	—
l ₉	2. V., 6. VI.	+	o ₆	30. IV., 6. VI.	—
l ₁₀	1. V., 8. VI.	+	o ₇	.	.
m ₁	1. V., 7. VI.	+	o ₈	7. VI., 13. VIII.	.
m ₂	3. IV., 16. VII.	+	p ₁	.	.
m ₃	7. VI.	+	p ₂	30. IV., 7. VI.	—
m ₄	1. V., 6. VI.	+	p ₃	1. V., 16. VII.	—
m ₅	2. V., 16. VII.	+	p ₄	30. IV., 8. VI.	—
m ₆	30. IV.	+	p ₅	30. IV., 6. VI.	—
n ₁	30. IV.	+	p ₆	1. V.	—
n ₂	30. IV., 14. VIII.	+	p ₇	2. V.	—
n ₃	2. V., 17. VII.	+	p ₈	1. V., 14. VIII.	—

Entwicklung statt, es wurden aber nur fünf von ihnen, nämlich die, die von den Pflanzen a_{11} , b_7 , c_6 , d_{10} und e_2 stammten, hochgezogen und von jeder bzw. 8, 10, 6, 10 und 10 Individuen isoliert. Wie beim vorigen Mal wurde von jeder dieser 44 Kulturen eine Zoospore hochgezogen. Die von a_{11} stammenden wurden mit f_1 — f_8 , die von b_7 mit g_1 — g_{10} , die von c_6 mit h_1 — h_6 , die von d_{10} mit i_1 — i_{10} und die von e_2 stammenden mit k_1 — k_{10} bezeichnet. Sämtliche Pflanzen haben Gameten gegeben, und wie es die Tabelle 12 zeigt, ergaben die Kombinationen, daß, wie bei der vorhergehenden Gametophyten-generation, die Pflanzen, die vom Zoosporangium 3 stammten, alle + waren, während die vom Zoosporangium 5 stammenden alle — waren.

Auch von dieser Generation wurden Gameten zur Parthenogenese gebracht, worauf von den entstandenen Zoosporen in gleicher Weise Geschlechtspflanzen gezogen wurden (s. die Tab. 13; die Pflanzen l_1 — l_{10} stammen von 10 sich parthenogenetisch entwickelnden Gameten der Pflanze f_7 , m_1 — m_6 gleichfalls von g_9 , n_1 — n_6 von h_2 , o_1 — o_8 von i_1 , und p_1 — p_8 von k_4). Und auch bei dieser Generation erwiesen sich die Pflanzen, die dem Zoosporangium 3 entstammten (es waren zusammen 22 Individuen), alle als +, während die Pflanzen, die vom Zoosporangium 5 stammten (es waren 16 hochgezogen worden, von denen aber nur 12 Schwärmer gaben), sich als — erwiesen.

Durch sechs auf dem Wege der Parthenogenese erhaltene Generationen (drei Sporophyt- und drei Gametophytgenerationen) hielt sich also das Geschlecht konstant.

c) Deutung der Ergebnisse.

Aus dem Vorstehenden geht hervor, daß während die Zoosporangien der zygotischen Generation Zoosporen geben, aus denen bei der Keimung zur Hälfte +, zur Hälfte —-Pflanzen hervorwachsen, entstehen aus den Zoosporen der parthenogenetischen Generation nur Pflanzen von demselben Geschlecht wie der Gamet, von dem sich die Mutterpflanze entwickelte.

Damit ist bewiesen, daß die Geschlechtsbestimmung bei *Cladophora Suhriana* auf genotypischem Wege erfolgt.

V. Zusammenfassung der Hauptresultate.

1. Das Vorkommen eines antithetischen Generationswechsels bei *Cladophora Suhriana* ist durch ausgedehnte Kulturversuche bewiesen worden: die Zygoten entwickeln sich immer ohne

Ruhepause zu diploiden vegetativen Pflanzen, deren haploide Zoospore immer zu Geschlechtspflanzen werden.

2. Parthenogenesis ist in einigen Fällen möglich. Die entstehenden Pflanzen werden durch Aufregulierung der Chromosomenzahl diploid, und die von ihnen gebildeten Schwärmer sind haploide Zoosporen. Die aus diesen hervorgehenden Pflanzen sind von demselben Geschlecht wie der Gamet, von dem sich die Mutterpflanze entwickelte.

3. In dem diploiden Ruhekern läßt sich, außer dem — meist in Einzahl vorhandenen — Nucleolus, in der Regel ein oder zwei Entosomen feststellen, die färberisch vom Nucleolus unterschieden werden können. Nur sehr selten finden sich Kerne ohne Entosomen. In dem haploiden Kern ist fast immer nur ein Entosom zu sehen. Über die Natur des Entosoms oder sein Verhalten bei den Kernteilungen hat sich nichts Sicheres feststellen lassen. Verschiedene Beobachtungen lassen es möglich erscheinen, daß es bei den Kernteilungen nicht von den Tochterkernen aufgenommen wird und somit in diesen immer neu gebildet werden muß.

4. Die diploide Chromosomenzahl beträgt 24, die haploide 12.

5. Die Reifungsteilungen in den Zoosporangien der parthenogenetischen Generation verlaufen nicht selten in der Weise abnormal, daß die Gemini ungeteilt in zwei (meist ungleich großen) Gruppen auf die beiden Pole der Teilungsfigur verteilt werden.

6. Die Gameten können in Form und Größe beträchtlich variieren, trotzdem liegt Isogamie vor.

7. Kopulation von drei Gameten kommt gelegentlich vor. Zwei anscheinend triploide Pflanzen werden als Resultate derartiger Kopulationen aufgefaßt.

8. Die Analyse der Zoosporangien der zygotischen und der parthenogenetischen Generation hat ergeben, daß die Bestimmung des Geschlechtes auf genotypischem Wege erfolgt.

9. Geschlechtschromosomen konnten nicht nachgewiesen werden. Die von SCHUSSNIG als solche aufgefaßten Gebilde stellen Nucleolen oder Entosomen dar.

Herdla, 28. August 1933.

Literaturverzeichnis.

- ALLEN, E. (1916): Studies on cell division in the albino rat. 2. Experiments on technic, with description on a method for demonstrating the cytological details of dividing cells in brain and testis. *Anat. Rec.* Vol. 10 p. 564—585.
- ARESCHOUG, J. E. (1874): Observationes phycologicae II. De Urospora mirabili ARESCH. et de Chlorozoosporarum copulatione. *Acta. Reg. Soc. Sci.* Vol. 9 Ser. 3 13 p. Upsala.
- BELAR, K. (1926): Der Formwechsel der Protistenkerne. *Ergebnisse u. Fortschritte d. Zool.* Bd. 6 p. 235—654.
- (1928a): Untersuchung der Protozoen. *Methodik d. wiss. Biol.* Bd. 1 p. 735—826. Berlin.
- (1928b): Die cytologischen Grundlagen der Vererbung. *Handb. d. Vererbungswiss.* I. 412 p.
- BERTHOLD, G. (1881): Die geschlechtliche Fortpflanzung der eigentlichen Phäosporeen. *Mitt. Zool. Station Neapel* Bd. 2 p. 401—413.
- BUFFHAM, T. H. (1893): *Algological Notes.* 8 p. Grevillea.
- CZURDA, V. (1922): Über ein bisher wenig beobachtetes Gebilde und andere Erscheinungen im Kerne von *Spirogyra* (setiformis Kürz) (Zur Cytologie der Gattung *Spirogyra* II). *Arch. f. Protistenk.* Bd. 45 p. 163—199.
- (1930): Experimentelle Untersuchungen über die Sexualitätsverhältnisse der Zygnemalen. *Beihefte z. Bot. Centralbl.* Bd. 47 p. 15—68.
- DAMMANN, H. (1930): Entwicklungsgeschichtliche und zytologische Untersuchungen an Helgoländer Meeresalgen. *Wiss. Meeresuntersuch. N. F. Abt. Helgoland* Bd. 18 p. 1—36.
- FÖYN, B. (1929): Untersuchungen über die Sexualität und Entwicklung von Algen IV: Vorläufige Mitteilung über die Sexualität und den Generationswechsel von *Cladophora* und *Ulva*. *Ber. d. deutsch. bot. Ges.* Bd. 47 p. 495—506.
- GEITLER, L. (1930): Über die Kernteilung von *Spirogyra*. *Arch. f. Protistenk.* Bd. 71. p. 79—100.
- (1931): Untersuchungen über das sexuelle Verhalten von *Tetraspora lubrica*. *Biol. Zentralbl.* Bd. 51 p. 173—187.
- HANATSCHKE, H. (1932): Der Phasenwechsel bei der Gattung *Vaucheria*. *Arch. f. Protistenk.* Bd. 78 p. 497—513.
- HARTMANN, M. (1925): Untersuchungen über relative Sexualität. *Biol. Zentralbl.* Bd. 45 p. 449—467.
- (1929a): Verteilung, Bestimmung und Vererbung des Geschlechts bei den Protisten und Thallophyten. *Handb. d. Vererbungswiss.* Bd. 2 115 p.
- (1929b): Untersuchungen über die Sexualität und Entwicklung von Algen III. Über die Sexualität und den Generationswechsel von *Chaetomorpha* und *Enteromorpha*. *Ber. d. deutsch. bot. Ges.* Bd. 47 p. 487—494.
- (1930): Berichtigung zu BR. SCHUSSNIG: Der Generations- und Phasenwechsel bei den Chlorophyceen (Ein historischer Rückblick). *Österr. bot. Zeitschr.* Bd. 79 p. 269—272.
- (1932): Neue Ergebnisse zum Befruchtungs- und Sexualitätsproblem. *Naturwiss.* Bd. 20 p. 567—573.
- HIGGINS, E. M. (1930): Reduction division in a species of *Cladophora*. *Annals of Bot.* Vol. 44 p. 587—592.
- (1931): Note on the life-history of *Cladophora flavescens* Kürz. *Ibid.* Vol. 45 p. 533—534.

- JOLLOS, V. (1926): Untersuchungen über die Sexualitätsverhältnisse von *Dasycladus clavaeformis*. Biol. Zentralbl. Bd. 46 p. 279—295.
- KILLIAN, K. (1911): Beiträge zur Kenntnis der Laminarien. Zeitschr. f. Bot. Bd. 3 p. 433—494.
- KNIEP, H. (1928): Die Sexualität der niederen Pflanzen. 544 p. Jena.
- KRALLINGER, H. F. (1931): Cytologische Studien an einigen Haussäugetieren. Arch. Tierernähr. u. Tierzucht Bd. 5 p. 127—187.
- KYLIN, H. (1931): Über Heterogamie bei *Enteromorpha intestinalis*. Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. 48 p. 458—464.
- LIST, H. (1930): Die Entwicklungsgeschichte von *Cladophora glomerata* KÜTZING. Arch. f. Protistenk. Bd. 72 p. 453—481.
- MAINX, F. (1931): Physiologische und genetische Untersuchungen an Oedogonien 1. Mitteilung. Zeitschr. f. Bot. Bd. 24 p. 481—527.
- MINOUCHI, O. (1927): On the fixation of chromosomes in mammals and some other animals. Jap. Journ. Zool. Bd. 1 p. 219—234.
- MUNDIE, J. R. (1929): Cytology and life history of *Vaucheria geminata*. Bot. Gazette Vol. 87 p. 397—410.
- NÄGLER, K. (1912): Ein neuartiger Typus der Kernteilung bei *Chilomonas paramecium*. Arch. f. Protistenk. Bd. 25 p. 295—315.
- NEMEC, B. (1910): Über die Kernteilung bei *Cladophora*. Bull. int. Ac. sc. Bohême p. 1—6.
- OLTMANN, FR. (1899): Über die Sexualität der Ectocarpeen. Flora Bd. 86 p. 86—99.
- PETERSCHILKA, F. (1924): Über die Kernteilung und die Vielkernigkeit und über die Beziehungen zwischen Epiphytismus und Kernzahl bei *Rhizoclonium hieroglyphicum* Kütz. (Zur Cytologie der Chlorophyten III.) Arch. f. Protistenk. Bd. 47 p. 325—349.
- PROVAZEK, S. (1903): Flagellatenstudien. Arch. f. Protistenk. Bd. 2 p. 195—212.
- SCHREIBER, E. (1925): Zur Kenntnis der Physiologie und Sexualität höherer Volvocales. Zeitschr. f. Bot. Bd. 17 p. 337—376.
- (1928): Die Reinkultur von marinem Phytoplankton und deren Bedeutung für die Erforschung der Produktionsfähigkeit des Meereswassers. Wiss. Meeresunters. Abt. Helgoland N. F. Bd. 16 Abh. Nr. 10 p. 1—34.
- SCHULZE, B. (1927): Zur Kenntnis einiger Volvocales (*Chlorogonium*, *Haematococcus*, *Stephanosphaera*, *Spondylomoraceae* und *Chlorobrachis*). Arch. f. Protistenk. Bd. 58 p. 508—576.
- SCHUSSNIG, B. (1928 a): Die Reduktionsteilung bei *Cladophora glomerata*. Österr. bot. Zeitschr. Bd. 77 p. 62—67.
- (1928 b): Zur Entwicklungsgeschichte der Siphoneen. Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. 46 p. 481—490.
- (1929): Zur Entwicklungsgeschichte der Siphoneen (II. Mitteilung). Ibid. Bd. 47 p. 266—274.
- (1930 a): Der Generations- und Phasenwechsel bei den Chlorophyceen. (Ein historischer Rückblick.) Österr. bot. Zeitschr. Bd. 79 p. 58—77.
- (1930 b): Der Chromosomencyclus von *Cladophora Suhriana*. Ibid. Bd. 79 p. 273—278.
- (1930 c): Der Generations- und Phasenwechsel bei den Chlorophyceen (II. Beitrag). Ibid. Bd. 79 p. 323—332.
- (1931): Die somatische und heterotype Kernteilung bei *Cladophora Suhriana* KÜTZING. Planta Bd. 13 p. 474—528.

- SCHUSSNIG, B. (1932): Der Generations- und Phasenwechsel bei den Chlorophyceen (III. Beitrag). Österr. bot. Zeitschr. Bd. 81 p. 296—298.
- SETSCHELL, W. A. and GARDNER, N. L. (1920): The marine algae of the pacific coast of North America. II. Chlorophyceae. Univ. of Calif. Publ. Bot. Vol. 1 p. 167—398.
- STRASBURGER, E. (1880): Zellbildung und Zellteilung. 3. Aufl. 392 p. Jena.
- (1892): Histologische Beiträge, IV. (Über das Verhalten des Pollens und der Befruchtungsvorgänge bei den Gymnospermen — Schwärmsporen, Gameten, pflanzliche Spermatozoiden und das Wesen der Befruchtung.) 158 p. Jena.
- TISCHLER, G. (1927): Chromosomenzahlen in Tabulae Biologicae. 2.
- T'SERCLAES, J. DE (1922): Le noyau et la division nucléaire dans le *Cladophora glomerata*. La Cellule T. 32 p. 311—329.
- WILLIAMS, MAY (1925): Contribution to the cytology and phylogeny of the Siphonaceous algae. I. The cytology of the gametangia of *Codium tomentosum*. Stackh. Proc. of the Linnean Soc. of New South Wales. Vol. 50 p. 98—111.

Tafelerklärung.

Tafel 1—5.

Sämtliche Zeichnungen sind mit ZEISS' homogenen Imm.-Obj. 2 mm n. A. 1,4 und Oc. K 20, Tubuslänge 160 mm, unter Benutzung des ABBÉ'schen Zeichenapparates auf Arbeitstischhöhe entworfen. Die Vergrößerung beträgt 3600:1.

Alle Zeichnungen wurden nach Totalpräparaten ausgeführt, die mit Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN gefärbt waren. Das Fixierungsmittel wird bei jeder Abbildung angegeben.

Tafel 1.

Alle Bilder stellen diploide Stadien dar.

Fig. 1. Zygotenkeimling, 4 Tage alt. Die zwei Kerne befinden sich in vollkommener „Ruhe“. FLEMMING.

Fig. 2. Ruhekern mit Entosom. FLEMMING.

Fig. 3. Ruhekern mit zwei Nucleolen. FLEMMING.

Fig. 4. Ruhekern mit einem Entosom. NAWASCHIN.

Fig. 5. Ruhekern mit zwei Entosomen. NAWASCHIN.

Fig. 6. Ruhekern mit großem Entosom aus den Rhizoiden. NAWASCHIN.

Fig. 7 u. 8. Kerne mit einem entosomähnlichen Körperchen an der Kernmembran. FLEMMING.

Fig. 9—11. Kerne in früher Prophase. FLEMMING.

Fig. 12. Schlecht fixierter Kern in früher Prophase. Zerfall des Nucleolus. Sublimat-Alkohol mit 2,5 proz. Eisessig.

Fig. 13—15. 4 Tage alte Zygotenkeimlinge mit Kernen in Prophasestadien. FLEMMING.

Fig. 16 u. 17. Prophasestadien. NAWASCHIN.

Fig. 18. Übergang zur Metaphase. NAWASCHIN.

Tafel 2.

Alle Bilder stellen diploide Stadien dar.

Fig. 19—22. Metaphase; Fig. 19 u. 22 Seiten-, Fig. 20 u. 21 Polansichten Vgl. im Text S. 18! NAWASCHIN.

Fig. 23. 4 Tage alter Zygotenkeimling, dessen Kern sich in Anaphase befindet. FLEMMING.

Fig. 24. Späte Anaphase in erwachsener Pflanze. NAWASCHIN.

Fig. 25. Anaphase in Polansicht. 24 Chromosomen! NAWASCHIN.

Fig. 26. Anaphase in 4 Tage alter Zygotenkeimling. FLEMMING.

Fig. 27 u. 28. Telophase in 4 Tage alten Zygotenkeimlingen. Verteilung des Nucleolus auf die Tochterplatten. FLEMMING.

Fig. 29. Telophase. NAWASCHIN.

Fig. 30. Zygotenkeimling 4 Tage alt. Die zwei Kerne befinden sich in dem Stadium der Telophase. FLEMMING.

Fig. 31—33. Frühe Prophase der ersten Reifungsteilung. Die zwei ersten Bilder sind nach NAWASCHIN-Präparaten, das dritte nach einem BOUIN-ALLEN-Präparat gezeichnet.

Fig. 34. Prophase der ersten Reifungsteilung. Anfang des Bukettstadiums. BOUIN-ALLEN.

Tafel 3.

Alle Bilder stellen Stadien der I. Reifungsteilung dar.

Fig. 35. Pachytänbukett. BOUIN-ALLEN.

Fig. 36. Spätes Pachytänstadium. NAWASCHIN.

Fig. 37. Diplotänstadium. NAWASCHIN.

Fig. 38. Diakinese. Zwölf Gemini. NAWASCHIN.

Fig. 39 u. 40. Metaphase der I. Reifungsteilung vom Pol aus gesehen. In beiden Figuren zwölf Chromosomen und das Entosom (vgl. S. 20). NAWASCHIN.

Fig. 41 u. 42. Frühe Anaphase der I. Reifungsteilung. Seitenansicht. NAWASCHIN.

Fig. 43. Weiter vorgeschrittene frühe Anaphase der I. Reifungsteilung. Seitenansicht. NAWASCHIN.

Fig. 44 u. 45. Mittlere Anaphase der I. Reifungsteilung. NAWASCHIN.

Fig. 46 u. 47. Späte Anaphase der I. Reifungsteilung. NAWASCHIN.

Tafel 4.

Fig. 48a, b. Späte Anaphase der I. Reifungsteilung vom Pol aus gesehen, a und b die zwei Tochterplatten. NAWASCHIN.

Fig. 49. Späte Anaphase der I. Reifungsteilung. Der Nucleolus ist auf den zwei Tochterplatten verteilt worden. BOUIN-ALLEN.

Fig. 50. Interkinesestadium. NAWASCHIN.

Fig. 51. Frühes Prophasestadium der II. Reifungsteilung. NAWASCHIN.

Fig. 52. Spätes Prophasestadium der II. Reifungsteilung. NAWASCHIN.

Fig. 53. Frühe Anaphase der II. Reifungsteilung. NAWASCHIN.

Fig. 54 u. 55. Anaphase der II. Reifungsteilung. Auf Fig. 55 ist das Entosom zu sehen. NAWASCHIN.

Fig. 56. Anaphase der II. Reifungsteilung. Polansicht. 12 Chromosomen! NAWASCHIN.

Fig. 57. Kern einer fertigen Zoospore. BOUIN-ALLEN.

Fig. 58. Triploider (?) Kern in früher Prophase der I. Reifungsteilung. NAWASCHIN.

Fig. 59. Triploidie (?). Metaphase der I. Reifungsteilung. NAWASCHIN.

Fig. 60 a—g. Haploide Ruhekerne. a, f und g von +-Pflanzen, b, c, d und e von —-Pflanzen. NAWASCHIN.

Fig. 61. Seitenansicht einer haploiden somatischen Anaphase. NAWASCHIN.

Fig. 62. Polansicht von Anaphase einer +-Pflanze. Zwölf Chromosomen! NAWASCHIN.

Tafel 5.

Fig. 63 a—c. Ruhekerne aus Pflanzen, die durch Parthenogenese entstanden sind und nach Aufregulierung der Chromosomenzahl diploid geworden sind. a und b von Pflanzen aus —-Gameten, c von Pflanze aus +-Gamet. NAWASCHIN.

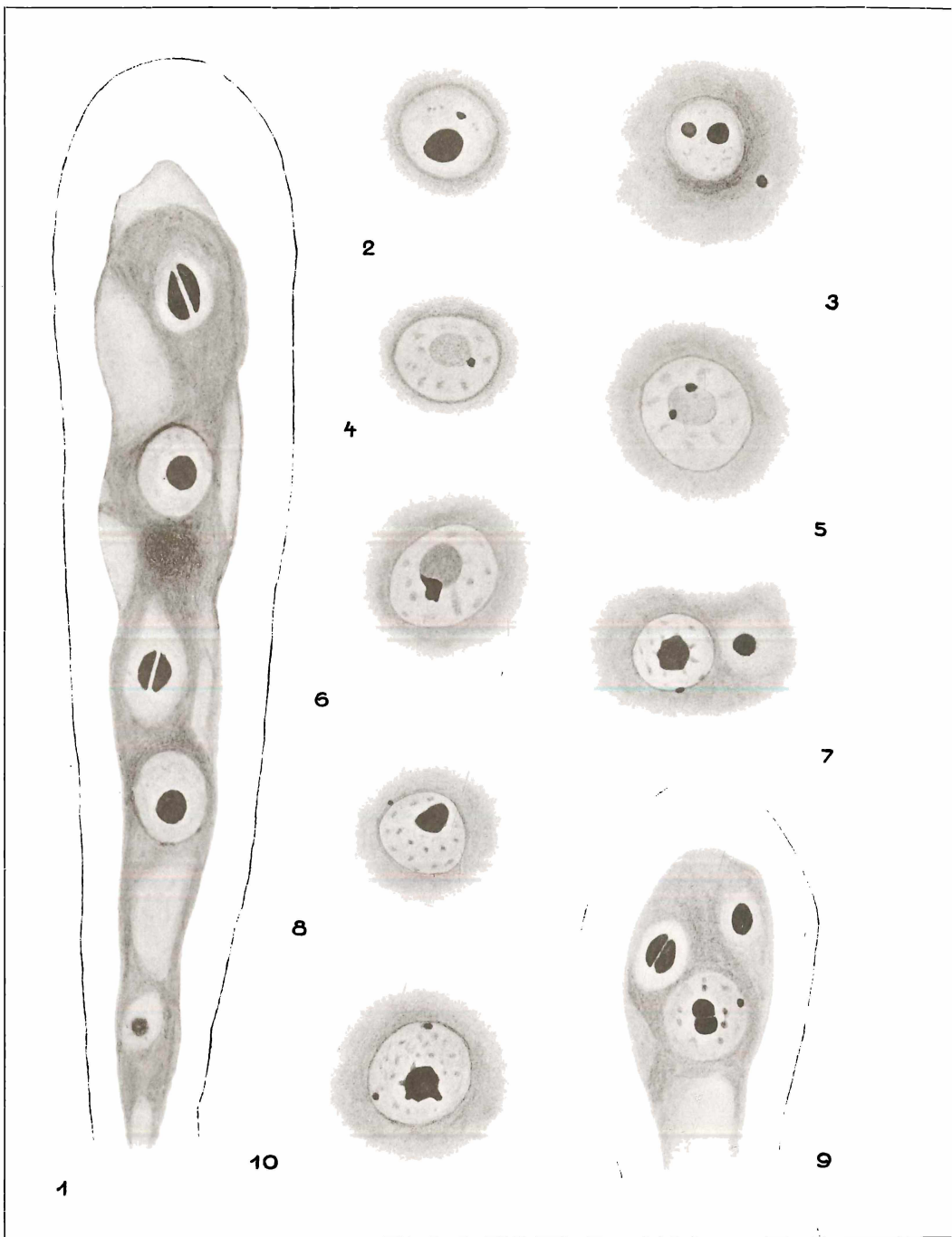
Fig. 64. Synapsis aus Pflanze, die sich von einem +-Gameten parthenogenetisch entwickelt hat. NAWASCHIN.

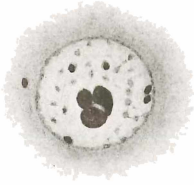
Fig. 65. Strepsitänstadium aus Pflanze entstanden durch Parthenogenese von einem —-Gameten. NAWASCHIN.

Fig. 66. Äquatoriale Gruppe der I. Reifungsteilung in einem Individuum, das sich auf parthenogenetischem Wege von einem —-Gameten entwickelt hat. Zwölf Gemini! NAWASCHIN.

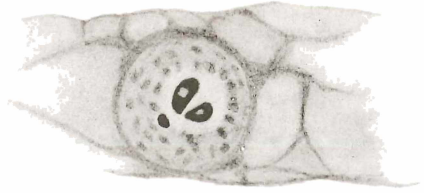
Fig. 67. Abnorme Reifungsteilung in einer durch Parthenogenese entstandenen Pflanze. Die Gemini werden ungespalten auf die zwei Pole verteilt. NAWASCHIN.

Fig. 68. Diploider Kern in frühester Prophase aus einem 4 Tage alten Zygotenkeimling. FLEMMING.

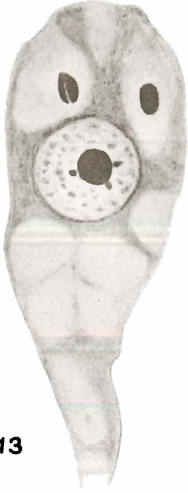




11



12



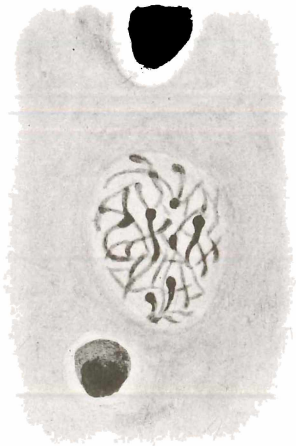
13



14



15



16



17



18



19



20



21



22



23



24



25



27



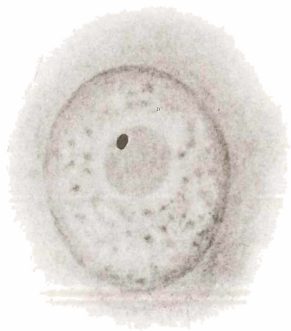
28



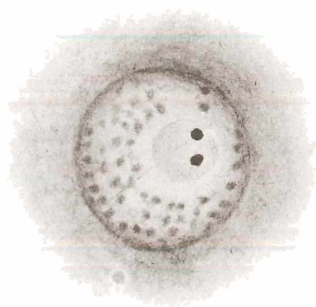
26



29



31



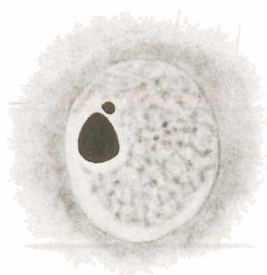
32



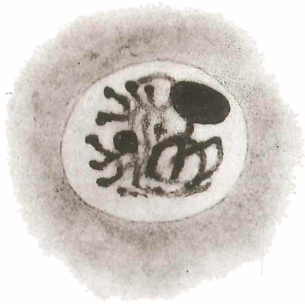
33



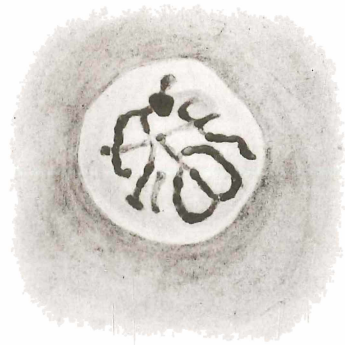
30



34



35



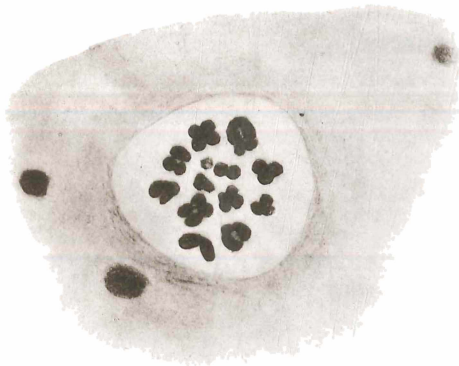
36



37



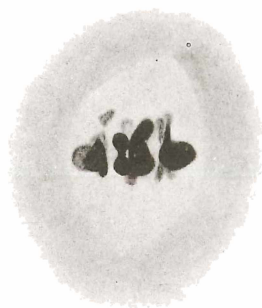
38



39



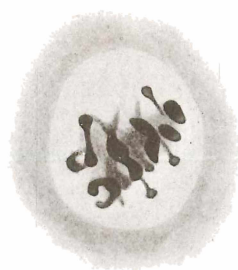
40



41



42



43



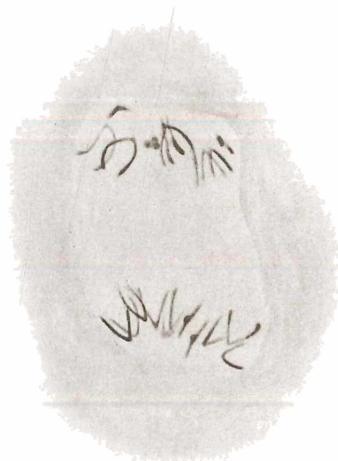
44



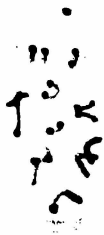
45



46



47



a

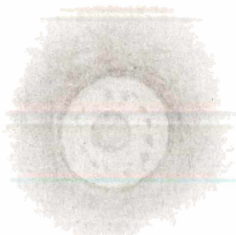
48



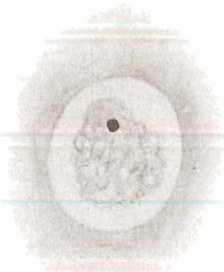
b



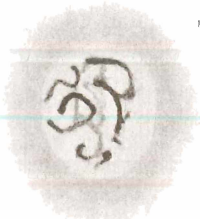
49



50



51



52



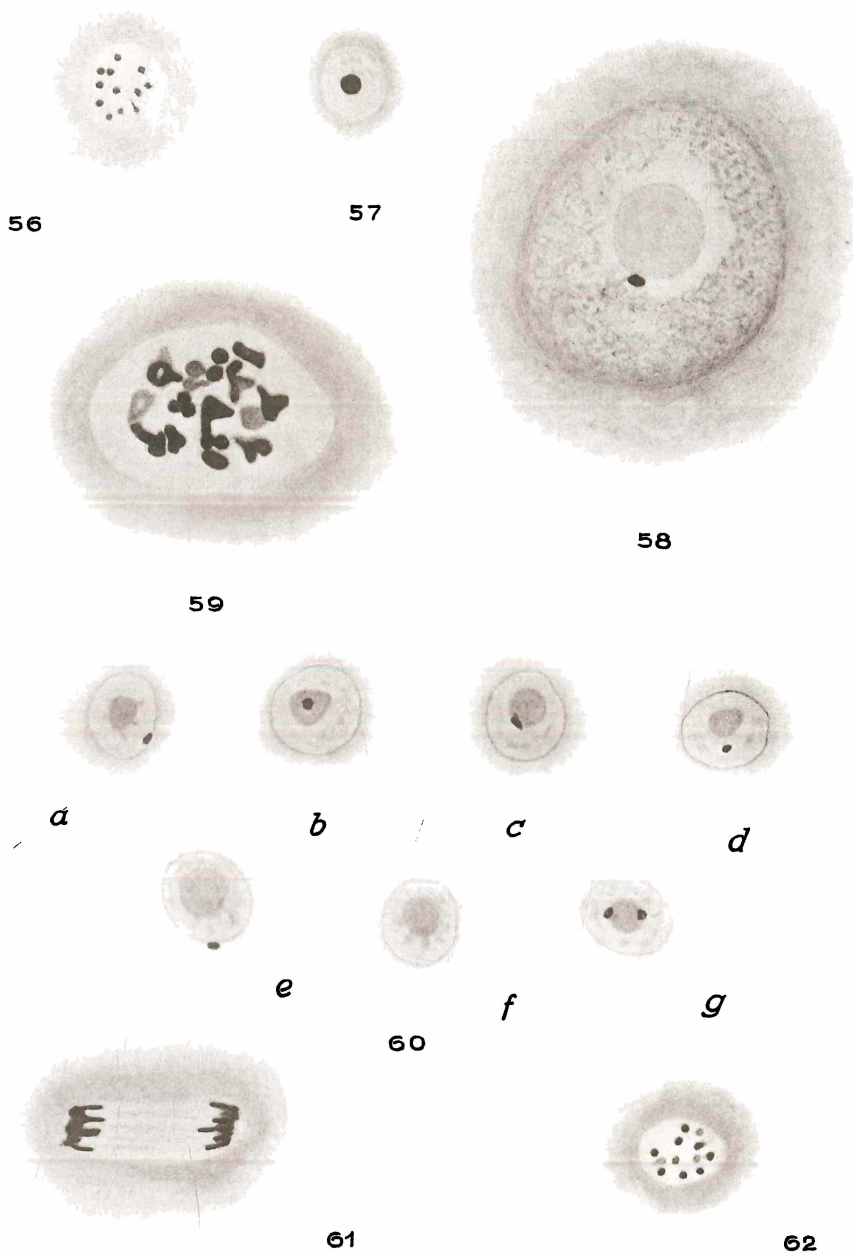
53

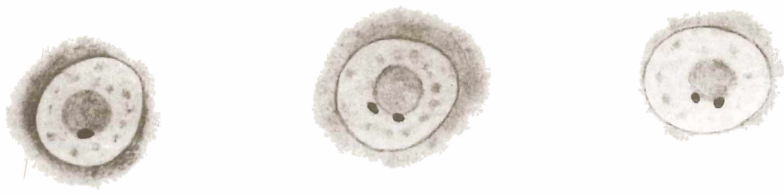


54



55





a

b

c

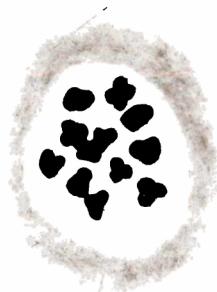
63



64



65



66



67



68