

# Zur Gliederung der Heterokonten.

(Kleine Beiträge zur Kenntnis unserer Mikroflora 3.)

Von A. Pascher, Prag (deutsches botanisches Institut).

(Mit 8 Textfiguren.)

Die Klasse der Heterokonten, von Luther<sup>1)</sup> 1899 aufgestellt, umfaßt eine Reihe von Algen, die in vieler Hinsicht von den Chlorophyceen, mit denen sie lange, von manchen Autoren auch noch derzeit, vereinigt wurden, abweichen.

Als Schwärmstadien treten bei ihnen metabolische Zoosporen ganz charakteristischer Form auf, mit scheibchenförmigen gelbgrünen Chromatophoren, und zwei ungleichen, etwas seitlich inserierenden Geißeln<sup>2)</sup>. Die zellulären Formen besitzen in vielen Fällen einen ganz charakteristischen Membranbau<sup>3)</sup>; die Zellhaut besteht aus zwei (oft ungleichen) schachtelartig übereinander schließenden Teilen; bei einzelnen Gattungen ist sie dagegen einheitlich. Dagegen findet sich diese sperrklappige Membran ziemlich verbreitet bei den Zysten<sup>4)</sup>. Die Chromatophoren sind als kleinere Scheibchen vor-

<sup>1)</sup> Luther, Beitr. till. kgl. svensk. vet. Akad. Handl. XXIV. Afd. III. No. 13.

<sup>2)</sup> Vgl. Textfigur 8, S. 20; bei manchen Gattungen wurde erst eine Geißel angegeben. Nun konnte aber in vielen Fällen auch bei diesen Formen eine zweite Geißel konstatiert werden; *Tribonema*, *Botrydiopsis* u. a. In letzter Zeit fand ich auch an den Zoosporen von *Characiopsis* die kleine Nebengeißel (vgl. Textfig. 8?).

<sup>3)</sup> Der Membranbau ist nicht bei allen Gattungen genau untersucht. Zweischalige Membranen besitzen: *Chlorothecium*, *Centrtractus*, *Pseudotetraëdron*, einzelne *Characiopsis*-Arten, *Ophiocythium*, *Tribonema*, *Bumillaria*. Einheitliche Membranen dagegen (wenigstens ist nicht das Gegenteil angegeben): *Botrydiopsis*, *Chlorobotrys* (*Polychloris*), einzelne *Characiopsis*-Arten und vielleicht *Monocilia*, obwohl bei dieser einzelne Figuren Chodat ebenfalls für eine zweischalige Membran sprechen. Dagegen besitzen einzelne dieser letzteren Formen zweiklappige Zysten, z. B. *Chlorobotrys*.

<sup>4)</sup> Solche zweiklappige Zysten sind konstatiert für *Chlorobotrys* (Fig. 8, 4, 5), *Pseudotetraëdron* (vgl. die vorstehende Abhandlung, Textfigur); *Chlorothecium* (Fig. 5, 4); bei *Tribonema* (Fig. 7, 2); auch bei *Ophiocythium* sah ich einmal zweiklappige Zysten.

handen<sup>1)</sup>; enthalten viel Xanthophyll, sind daher mehr gelbgrün gefärbt und schlagen bei Säurezusatz nach blau um. Als Assimilation treten vorherrschend fette Öle auf. Geschlechtliche Fortpflanzung ist erst bei einer einzigen Gattung nachgewiesen (*Tribonema*-Scherffel)<sup>2)</sup>. Für andere Gattungen wird sie angegeben. Im konstatierten Falle lag Isogamie vor, wobei der eine Gamet bald zur Ruhe kommt, der andere sich dann mit ihm vereinigt<sup>3)</sup>.

Die Zusammengehörigkeit der hierhergehörigen Formen wurde bereits früh erkannt. Ich entnehme die folgenden kurzen Bemerkungen der ausgezeichneten Darstellung Heerings. Bereits 1855 macht Braun<sup>4)</sup> auf die Ähnlichkeit von *Ophiocytium*, *Sciadium* und *Tribonema* aufmerksam. 1889 kommt Borzi<sup>5)</sup> wieder auf die engere Verwandtschaft einer Reihe hierhergehöriger Gattungen, die er zu den Confervalen vereinigt. Bohlin<sup>6)</sup> zeigt weiter, daß *Mikrospora* und *Conferva* nur eine äußerliche Konvergenz in ihrem ähnlichen Membranbau aufweisen, daß *Ophiocytium* weitgehend mit letzterer in seiner Membranstruktur übereinstimmt und studiert eine von Lagerheim entdeckte Monade, die sich in Geißeln, Chromatophoren, Assimilation so weitgehend mit den Schwärmern der „*Confervales*“ deckt, daß er sie als eine Art Stammform dieser anspricht. Schließlich weist Luther<sup>7)</sup> nach, daß eine Reihe von *Confervales*-Gattungen genau dieselbe Schwärmerform — charakterisiert durch eine lange und eine kurze Geißel — besitzen, entdeckt *Chlorosaccus* und faßt alle gleichartig charakterisierten Gattungen als *Heterokontae* zusammen. Später werden dann noch neue Gattungen als hierhergehörig erkannt oder neu entdeckt (*Stipitococcus*, *Peroniella*, *Chlorobotrys*, *Monocilia* —, in vorstehenden Abschnitten *Centritractus* und *Pseudotetraëdron*).

Die Klasse der Heterokonten wurde von den meisten Algologen anerkannt und als eine natürliche Entwicklungsreihe angesprochen. Die beste Bearbeitung haben sie bislang von Heering erfahren, der auch die Erkenntnisgeschichte ausführlich behandelt.

1) Scheibchenförmige Chromatophoren, in ihrer Zahl schwankend, sind bei allen Gattungen konstatiert, nur für *Akenasyella* ist ein ausgehöhlter Chromatophor angegeben.

2) Scherffel, Bot. Zeitung LIX. 143.

3) Vielleicht sei hier auch auf die häufig vorkommende Verkieselung der Zell- und Zystenmembranen hingewiesen.

4) Braun, Algar. unicell. S. 49.

5) Borzi, studi algologici II. — Palermo 1895.

6) Bohlin, Ofversigt af kgl. svensk. vet. Akad. Förhandl. 1897 No. 9.

7) Luther, Bihang till kgl. svensk. vet. ak. handling XXIV. 3, No. 13.

Nicht als eigener Typ werden sie dagegen behandelt in Wettsteins<sup>1)</sup> Handbuch der systematischen Botanik, obwohl Wettstein speziell bei *Conferva (Tribonema)* bemerkt, daß deren Stellung nicht völlig geklärt ist, und von Wille, der in den Nachträgen zu seiner Bearbeitung der *Chlorophyceen* in den „Natürlichen Pflanzenfamilien“ sich gegen die Selbständigkeit der Heterokonten ausspricht. Daß Migula in der Bearbeitung der Grünalgen für die Thomesche Flora die Gruppe der Heterokonten nicht aufrecht erhält, scheint hauptsächlich auf praktische Gründe zurückzuführen sein.

Nun bemerkt Wille, daß die für die Heterokonten angegebenen Merkmale bei den verschiedensten Abteilungen der Grünalgen auftreten können und deshalb keinen durchgreifenden Wert als systematische Hauptcharaktere besitzen.

Daß einzelne Heterokontengattungen von einzelnen Autoren bei den verschiedensten Grünalgen Gruppen eingestellt, ja mit vereinzelten Chlorophyceengattungen vereinigt wurden, hängt vor allem damit zusammen, daß in der Tat weitgehende Konvergenzausbildungen im sekundären, morphologischen Detail vorhanden sind. Nun werden aber die meisten Chlorophyceengattungen nach ganz sekundären, morphologischen Momenten abgegliedert, morphologische Details, die bei den verschiedensten Reihen auftreten können und tatsächlich auch auftreten; ich verweise nur auf die gestielten einzelligen und einkernigen Formen, die sich bei den Chlorophyceen, bei den Heterokonten und auch bei anderen Flagellatenreihen finden.

Diese Konvergenz, speziell zu den Chlorophyceen, wird dadurch um so wahrscheinlicher, als die Heterokonten, obwohl im großen ganzen viel weniger formenreich als die Chlorophyceen, doch in ihrer Entwicklung anscheinend denselben (nach morphologischen Momenten charakterisierten) Weg durchlaufen wie die Chlorophyceen und auch dieselben Entwicklungsetappen ausgebildet haben. Das hat bereits Luther zum Ausdruck gebracht: „innerhalb der Klasse der Heterokonten finden wir vielfache Übergänge von den am tiefsten stehenden Gattungen bis zu den am höchsten entwickelten“.

Nun gliedern wir die Chlorophyceen hauptsächlich nach diesen einzelnen Entwicklungsetappen, wobei wir mit den „Flagellaten“-formen beginnen und dann entsprechend der „vorschreitenden“ Organisationshöhe die einzelnen Entwicklungsetappen aufeinanderfolgen lassen, nach der einen Richtung hin die monergiden, nach

<sup>1)</sup> Wettstein, Handbuch der system. Bot. II. Aufl. I. Bd. S. 136.

der anderen die polyergiden Formen, so daß wir zu folgender Chlorophyceenübersicht kommen:

*Polyblepharidinae,*  
*Volvocales,*  
*Tetrasporales,*  
*Protococcales,*  
*Ulotrichales,*  
*Siphonales,*  
*Siphonocladiales,*

wobei aber bemerkt werden muß, daß es sich hier nur um Zusammenfassungen gleichhoher Entwicklungstypen handelt, die bei den Chlorophyceen allem Anschein nach auf allerdings morphologisch einheitlich charakterisierbare Flagellatentypen zurückgehen.

Auch bei den Heterokonten hat sich die Diskussion erhoben, wo die Grenze zwischen „Algen“ und „Flagellat“ zu ziehen sei und einzelne Autoren haben die Flagellaten und Tetrasporalenformen von der Behandlung ausgeschlossen. Es scheint auch hier am besten zu sein, die Heterokonten als Ganzes zu betrachten und lassen wir die Chlorophyceen mit den Polyblepharidinen und Volvocalen beginnen, so ist auch bei den Heterokonten analog vorzugehen.

Es ist nun interessant zu bemerken, daß bei den Heterokonten ebenfalls dieselben Entwicklungsstadien wie bei den Chlorophyceen derzeit realisiert sind, daß es möglich ist, die derzeit bekannten Heterokontengattungen zu Gruppen zusammenzufassen, die den vorhin genannten Chlorophyceenreihen parallel sind. (Ein solcher Versuch schwebt ja bereits L u t h e r bei dem Entwurfe<sup>1)</sup> seines Heterokontensystems vor.)

1)

Klasse **Heterokontae.**

1. Reihe **Chloromonadales:**

Fam. 1. **Chloramoebaceae,**

*Chloramoeba.*

Fam. 2. **Vacuolariaceae.**

*Vacuolaria,*

*Chlorosaccus.*

2. Reihe **Confervales:**

Fam. 1. **Confervaceae.**

„ 2. **Chlorotheciaceae.**

„ 3. **Botrydiaceae.**

Im folgenden möge nun gezeigt werden, daß es tatsächlich möglich ist, bei den Heterokonten dieselben Entwicklungsstadien zu finden, durch welche wir die Hauptgruppen der Chlorophyceen charakterisieren, so daß allem Anschein nach die Heterokonten im wesentlichen denselben Entwicklungsgang genommen zu haben scheinen, wie die Chlorophyceen. Gelingt es aber, derartige Entwicklungsstadien konstatieren zu können, dann ergäbe sich aber weiter von selber die Möglichkeit einer besseren Gliederung der Heterokonten, einer Gliederung, die einerseits die einzelnen Entwicklungsstufen der Heterokonten genügend zum Ausdruck bringt, andererseits aber auch die Parallelität ihrer Entwicklung zu den der Chlorophyceen (und auch den anderer Flagellatenreihen) veranschaulicht. Deshalb füge ich auch am Schlusse der folgenden Erörterungen eine übersichtliche Darstellung der einzelnen Heterokontengruppen hinzu.

### I.

Die primitivste Reihe der Heterokonten sind Flagellatenformen, die wir in einem sicheren und einem wahrscheinlichen Vertreter kennen, Flagellatenformen, die sich in ihrer Morphologie völlig decken mit den Schwärmern der höheren tetrasporalen, protococcalen oder ulotrichalen Vertretern der Heterokonten. Sie sind deshalb interessant, weil sie uns eine Vorstellung geben von dem wahrscheinlichen gemeinsamen Flagellatentyp, auf den die Heterokonten gemäß unserer Annahme zurückgehen. Diese Flagellatenreihe, mit denen die Heterokonten beginnen, nenne ich die **Heterochloridales**. Eine neue Bezeichnung<sup>1)</sup> ist deshalb nötig, weil die hierhergehörigen Formen bislang von allen Flagellatenforschern mit den Chloromonaden vereinigt wurden. Nun bezieht sich die Familie der Chloromonaden nur auf relativ hochstehende grüne oder apochromatische Flagellaten, deren primitive Formen wir nicht mehr kennen. Klebs, der diese Gruppe aufstellt, bezieht sie nur auf *Vacuolaria* und *Raphidomonas*; nach Klebs wurden aber dann als hierhergehörig erkannt: *Trentonia*, *Thaumatomastix*, und die unsichere Gattung *Merotricha*. Und nur auf diese bezieht sich der Begriff der Chloromonaden. Ich kann daher Oltmanns nicht folgen, der zwar die Zusammengehörigkeit der Heterokontenflagellaten mit den anderen Chloromonaden bezweifelt, trotzdem aber für erstere den nur auf letztere bezüglichen Namen aufrecht erhält (Oltmanns Algen I p. 18).

<sup>1)</sup> Die Bezeichnung *Heteromonadales*, von Bütschli seinerzeit für eine recht ungleichwertige Flagellatengruppe gewonnen, ist, obwohl die Gruppe wieder aufgelöst ist, nicht mehr verwendbar.

Mit diesen Chloromonadinen wurden von manchen Autoren nun die Flagellatenformen der Heterokonten vereinigt. Aber bereits Senn wie Oltmanns bezweifeln die Zusammengehörigkeit dieser Formen und in der Tat steht die primitive *Chloramoeba* weit ab von den hochorganisierten Chloromonaden die in ihrer Ausbildung zu den kompliziertesten Formen gehören und gewiß ungemein weit vorgeschrittene Endglieder einer langen, größtenteils untergesunkenen Flagellatenreihe darstellen. Und ob *Chloramoeba* zu den primitiven Gliedern dieser selben Reihe gehört, ist zumindest so sehr fraglich, daß man eine Vereinigung auf Grund dieser Annahme nicht vornehmen darf.

Sicher gehört zu den *Heterochloridales*, den niedersten Heterokonten die merkwürdige, primitive *Chloramoeba*, die Bohlin eingehend studiert hat, die auch zugleich der Repräsentant der einzigen Familie der Chloramoebaceen ist.

Möglicherweise gehört hierher auch *Stipitococcus*, wenigstens in den Arten, die apikal einen langen unbeweglichen Faden haben. Ich konnte mich wiederholt überzeugen, daß dieser unbewegliche Faden ein unverzweigtes Rhizopod ist, mit deutlicher Körnchenströmung. Nun sehen wir bei den Chrysomonaden, insbesondere bei den Gattungen *Chrysopyxis* und *Lagynion*, daß der gehäusetragende, ursprünglich Geißel tragende Flagellat, die Geißel reduziert und dafür ein unverzweigtes oder verzweigtes Rhizopodiensystem ausbildet, das mit der animalischen Nahrungsaufnahme betraut ist. Nun zeigen die „fadentragenden“ *Stipitococcus*-formen dasselbe Rhizopodium, und ebenfalls bei der Vermehrung typische Flagellatenstadien. Es ist daher fast sicher anzunehmen, daß hier in *Stipitococcus* eine zu den erwähnten rhizopodialen Chrysomonaden konvergente Ausbildung heterokonter Flagellaten zu sehen ist. Demnach stelle ich diese fadentragenden *Stipitococcus*-Arten hier bei den *Heterochloridales* ein. Es darf hier nicht verschwiegen werden, daß auch eine mit *Stipitococcus* völlig übereinstimmende Chrysomonadengattung existiert, mit gleichen, ebenso gestielten Gehäusen und demselben apikalen unbeweglichen Faden —, die Gattung *Stylococcus*.

Demnach würden die primitiven Formen der Heterokonten, die uns in *Chloramoeba* eine annähernde Vorstellung vom Ur-

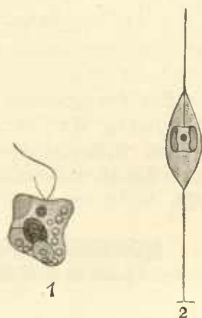


Fig. 1. *Heterochloridales*.

1: *Chloramoeba* (nach Bohlin);  
2: *Stipitococcus* (nach G. S. West).

sprungstyp geben, die Reihe der **Heterochloridales**, die Gattungen umfassen:

*Chloramoeba* und  
*Stipitococcus*.

## II.

Der Tetrasporalen unter den Chlorophyceen, jenen Chlamydomonadaceen, die ihr vegetatives Leben in Palmellen verbringen und nur zu Zwecken der Propagation Schwärmer bilden, entsprechen unter den Heterokonten völlig Gattungen wie *Chlorosaccus*, *Racovitziella*, Gallertlager mehr minder regelmäßiger Form, in denen die

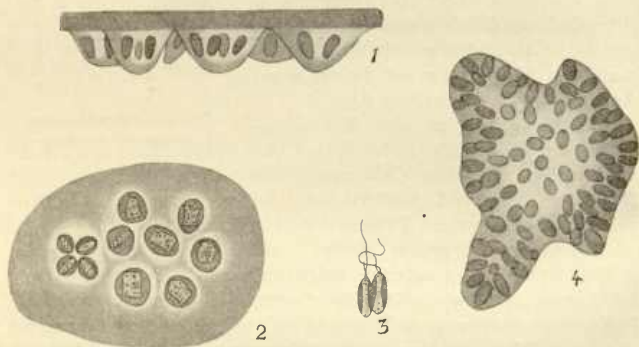


Fig. 2. *Heterocapsales*. — *Chlorosaccaceae*.

1—3: *Chlorosaccus* (nach Luther); 1, 2: Lager; 3: Schwärmer; 4: *Racovitziella* (nach Schmidle);  
1—3 nach Luther.

Einzelindividuen eingebettet liegen und zuzeiten als Schwärmer austreten.

*Chlorosaccus*, *Racovitziella*<sup>1)</sup> sind relativ primitive Formen; höher organisiert ist bereits *Askenasyella*, vorausgesetzt, daß hier noch wirklich tetrasporale Formen vorliegen und nicht tetrasporoide Protococcalenstadien; ähnlich wie es bei den Chlorophyceen, z. B. bei *Dictyosphaerium* der Fall ist. Jedenfalls ist die Stellung der *Botryococcaceae* fraglich und unsicher. *Botryococcus* mit bestimmter Verteilung der Einzelindividuen im Raume. Inwieweit *Stichogloea*

<sup>1)</sup> Wille vereinigt mit *Racovitziella* de Wildeman auch *Tetrasporopsis* und *Dictyosphaeriopsis*. Es bestünde noch immer die Möglichkeit, daß hier auch in einzelnen Formen Phaeocapsalen vorliegen.

Chodat (inkl. *Oodesmus* Schmidle) hierhergehört, bleibt neueren Untersuchungen vorbehalten, wäre nicht von vornherein die Annahme auszuschließen, daß hier auch palmelloide Chryso- oder Cryptomonaden einzelne Arten von *Stichogloea* bilden.

In der Art der Koloniebildung weicht *Mischococcus* von den anderen palmelloiden Heterokonten ab, die Einzelindividuen bilden Gallertstiele aus, die sich entsprechend der Teilung dichotomisch teilen.

Diese palmelloiden Heterokonten wären in Analogie zu den konvergenten Formen der anderen Flagellatenreihen passend als

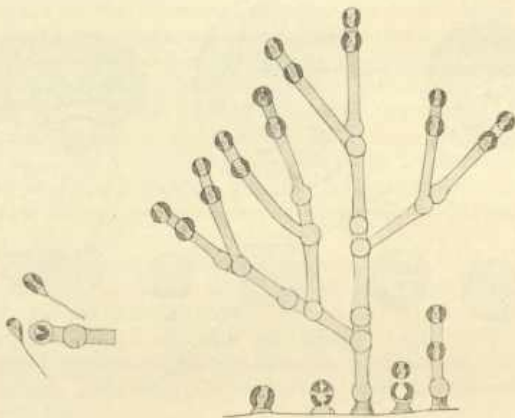


Fig. 3. *Heterocapsales*. — *Mischococcaceae*.

*Mischococcus* (nach Borzi).

**Heterocapsales** zu bezeichnen. Die Konvergenz gibt folgende Übersicht wieder:

Es entsprechen den

- grünen Chlamydomonaden die Tetrasporalen,
- Heterochloridales die Heterocapsales,
- braunen Chrysoomonaden die Chrysocapsales,
- Cryptomonaden die Phaeocapsales.

Die Heterocapsalen zerfallen zweckmäßig in drei Familien, in die *Heterocapsaceen* (parallel zu Einzelnerv mehr minder regellos in Gallerte gelagert): *Chlorosaccus* und *Racovitziella*; *Botryococcaceae*, Zellen radiär angeordnet, oft durch Gallertbrücken verbunden zu



kugeligen Kolonien vereinigt: *Askenasyella*, *Botryococcus* und *Stichogloea*? *Mischococcaceae*, Zellen auf dichotomisch verästelten Gallertstielen (parallel den *Chlorodesdraceen*): *Mischococcus*.

### III.

Die dritte Reihe der Heterokonten umfaßt zelluläre, isoliert lebende oder zoenobial vereinigte Formen. Sie entspricht

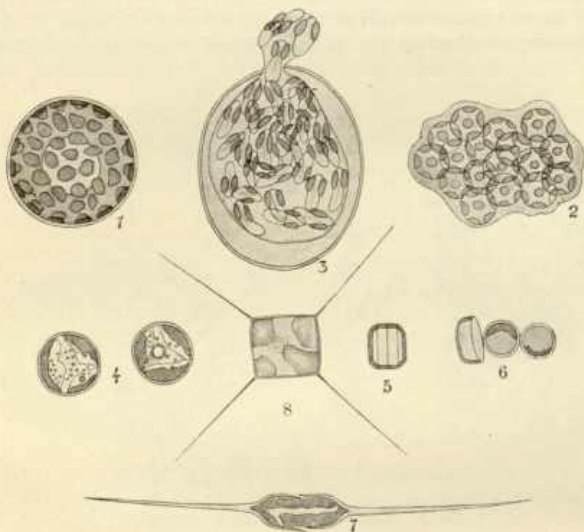


Fig. 4. *Heterococcales*. — *Chlorobotrydeae*.

1—3: *Botrydiopsis*; 1: Vegetative Zelle; 2: Aplanosporen; 3: Schwärmerbildung; 4—6: *Chlorobotrys*; 4: Vegetative Zelle; 5: Cysten; 6: Keimung der Cysten; 7: *Centritractus*; 8: *Pseudotetraedron*. — 1—3 nach Borzi, 4—6 nach Bohlin, 7 nach Lemmermann, 8 Original.

völlig den *Protococcales* (in engerem Sinne) unter den Chlorophyceen. Sie möge **Heterococcales** heißen. Inwieweit Übergänge von den Heterocapsales zu den Heterococcalen vorhanden sind, ist hier genau so zu erwägen und zu prüfen, wie bei den Chlorophyceen Tetrasporalen und Protococcalen allmählich ineinander übergleiten und es bei manchen Formen schwer ist, sie dieser oder jener Reihe zuzuteilen. Insbesondere könnten unter den Heterocapsales speziell bei *Askenasyella* und *Botryococcus* Zweifel über

die sichere Stellung auftauchen. Andererseits sind ja gerade diese Formen noch so sehr wenig genau morphologisch untersucht.

Als einfachste Heterococcalen möchte ich folgende ansprechen; *Chlorobotrys* Bohlin, kugelige Zellen mit mehreren gelbgrünen Chromatophoren, ohne Pyrenoid, mit Ölassimilation und schwach verkieselter Membran. Die merkwürdigen doppelschaligen Zysten habe ich bereits bei *Pseudotetraëdron* erwähnt. Ein anderer an *Eremosphaera* unter den *Chlorophyceen* erinnernder, ebenfalls primitiver Typ ist *Botrydiopsis* Borzi, mit der die endosymbiontische *Polychloris* große Ähnlichkeit hat.

Typische Schwebereinrichtungen besitzen, ganz parallel zu den mannigfach an das Schweben angepaßten Oocysten, Micractineen unter den Chlorophyceen, das eben vorbeschriebene *Pseudotetraëdron*, das in seinem Membranbau so sehr an *Ophiocytium* und *Tribonema* erinnert und dieselben Zysten besitzt wie *Chlorobotrys*, und ferner auch der meiner Ansicht nach hierhergehörige *Centritractus* Lemmermann, morphologisch eigentlich nichts anderes als ein *Pseudotetraëdron*, dessen beide Enden in je eine lange Schwebedorste ausgezogen sind; auch hier die aus zwei Stücken zusammengesetzte Membran, die gelbgrünen Chromatophoren und die Ölassimilation.

Den festsitzenden Characien unter den Protococcalen der Chlorophyceen parallel ist auch hier eine festsitzende Reihe entwickelt, die mit den Characien, speziell mit *Characium* so sehr konvergent ist, daß sie lange mit dieser vereinigt wurden, sich aber scharf durch die typischen Heterokontenschwärmer, die plättchenförmigen gelbgrünen Chromatophoren und die Ölassimilation unterscheiden.

Vor allem *Characiopsis*, konvergent zu *Characium*. Ferner das interessante *Chlorothecium*, dessen Membran bei der Zoosporentleerung genau wie die Zysten von *Pseudotetraëdron* und *Chlorobotrys*, ebenso wie die Zellen von *Ophiocytium* und *Tribonema*, durch einen fast äquatorialen Ringspalt in zwei Hälften auseinander weichen.

Eine Reihe von Gattungen ist in ihrer Zugehörigkeit nicht völlig sicher und bedarf noch eingehender, genauer Prüfung und morphologischer Klärung. Vor allem sind es die Arten der Gattung *Stipitococcus* ohne apikalen Faden, die möglicherweise sich als festsitzende Heterococcalen darstellen dürften. Nicht völlig gesichert erscheint ferner der Anschluß von *Perionella*.

Eine genaue Untersuchung würden aber noch folgende, bislang unter den Chlorophyceen geführte Algen erfordern, deren Zu-

gehörigkeit zu den Chlorophyceen mir mindestens nicht völlig sicher erscheint:

die marine *Meringosphaera* Lohmann, ferner *Bohlinia* Lemmermann.

Ob *Actidesmium* Reinsch als heterokonte Alge anzusprechen ist, ist noch recht fraglich. Die Art der Koloniebildung, die an die bei *Ophiocythium* anklingt, kann bloße Konvergenz sein. Ich sah die Alge nie.

Als polyergid gewordene Heterococcale wäre aber aufzufassen *Ophiocythium*, wobei es völlig irrelevant ist, ob man davon *Sciadium* abtrennt oder nicht. *Ophiocythium* schließt in seiner Morphologie

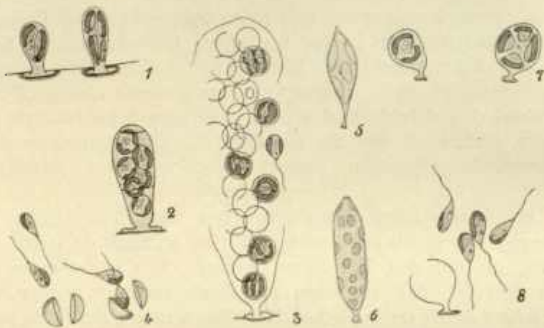


Fig. 5. Heterococcales. — Chlorothecieae.

1—5: *Chlorothecium*; 1: Vegetative Zellen; 2, 3: Zoosporenbildung; 4: Cysten; 5—8: *Characiopsis*; 5—6: Unbestimmte Formen; 7, 8: *Ch. gibba* mit Zoosporenbildung. — 1—5 nach Borzi, 5—6 Original, 7—8 nach Borzi.

gut anan *Chlorothecium* oder jene *Characiopsis*-Arten, die ihre Zoosporen dadurch frei werden lassen, daß sie durch einen Ringschnitt den oberen kappenförmigen Teil der Membran abwerfen. Der Bau der Membran ist darin ferner auch, auf eine mögliche Verwandtschaft von *Ophiocythium* und *Centritractus* wies in seinen Nachträgen Wille hin, gleich dem von *Pseudotetraëdron* und *Centritractus*. Die bereits 1855 von A. Braun geäußerte Ansicht, daß *Ophiocythium* nahe verwandt zu sein scheine mit *Tribonema*, hat Bohlin überzeugend bestätigt durch den Nachweis der völligen Übereinstimmung in der Struktur der Membranen beider. In der Koloniebildung steht *Ophiocythium* vereinzelt da; höchstens bei *Actidesmium* finden wir ähnliches. Ich glaube, daß *Ophio-*

*cytium* gegenüber den monergiden Heterococcalen die Stellung einnimmt, wie *Hydrodictyon* gegenüber den monergiden Proto-coccalen. Daß sich dieser Vergleich nicht auf die bei beiden so ver-

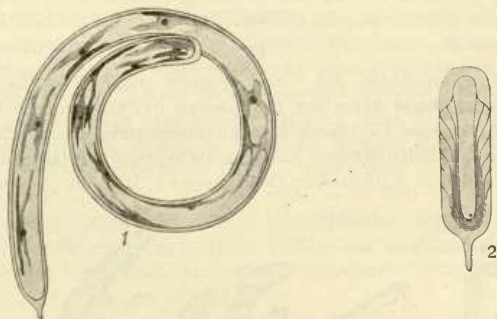


Fig. 6. *Heterococcales*. — *Sciadiaceae*.

1, 2: *Ophiocytium*; 1: Chromatophore mit Kernen; 2: Membranbildung (nach Bohlin).

schiedene Koloniebildung erstreckt, bedarf wohl keiner besonderen Erwähnung.

Fassen wir die Heterococcalen übersichtlich zusammen, so ergibt sich:

## Heterococcales.

### Chlorobotrydaceae.

#### Chlorobotrydeae.

*Chlorobotrys*,  
*Botrydiopsis*,  
*Polychloris*,  
*Centrtractus*,  
*Pseudotetraëdron*,  
 (*Meringosphaea*,  
*Bohlinia*).

#### Chlorothecieae.

*Characiopsis*,  
*Chlorothecium*,  
*Peroniella*?

### Sciadiaceae.

*Ophiocytium*,  
*Sciadium*.

Inwieweit die in ihrer Stellung nicht sicheren Gattungen *Botryococcus*, *Oodesmus*, *Askenasyella* als zu den Heterococcalen gehörig betrachtet werden können, darüber vergleiche das bei den Heterocapsalen Gesagte.

## IV.

Den Ulotrighalen der Chlorophyceen parallel ist die Reihe der **Heterotrichales** unter den *Heterokontae* mit der einzigen Familie der *Tribonemaceae*. Zellfäden fast durchwegs unverzweigt, die mehr den Eindruck fadenförmiger Kolonien als typische Zellfäden machen, und die mit dem Aufbau eines *Oedogoniums* z. B. nicht ohne weiteres

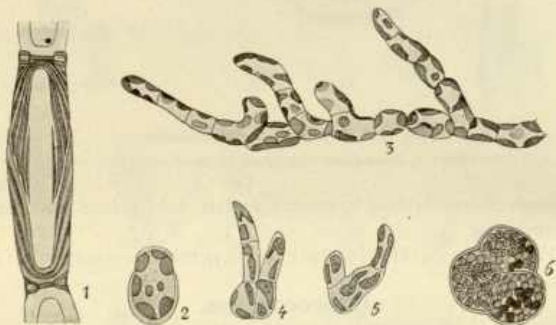


Fig. 7. *Heterotrichales*. — *Tribonemaceae*.

1, 2: *Tribonema*: 1: Membranbau; 2: Aplanospore; 3—7: *Monocilia* Gerneck. — 1, 2 nach Bohlin, 3 nach Gerneck, 4, 5, 6 nach Chodat (Kulturformen).

verglichen werden können. Die Zellmorphologie speziell von *Tribonema* (*Conferva*) ist typisch für die Heterokonten, zweischalige Zellen mit geschichteten Membranhälften (wie bei *Ochiocythium*), gelbgrüne plättchenförmige Chromatophoren, Olassimilation und Zoosporen, wie die von *Botrydiopsis* oder *Chlorosaccus* und anderen<sup>1)</sup>, bei *Tribonema* die Tochterzelle sich bald ausgleichend, bei *Bumillaria* in bezug auf Membranergänzung Differenzen aufweisend.

Auch *Binuclearia* wird in Beziehung zu den *Tribonemaceae* gebracht. Was ich selber an *Binuclearia* sah, ließ eine sichere Deutung nicht zu, und die durchgeführten Untersuchungen wider-

<sup>1)</sup> Die Tatsache, daß auch hier nie Aplanosporen wie bei den Zysten von *Chlorothecium*, *Pseudotetraëdron*, *Chlorobotrys* zweiklappig gebaut sind, ist bemerkenswert.

sprechen sich in den wichtigsten Details; dazu wurden noch keine Zoosporen bei *Binuclearia* gefunden.

Mit *Tribonema* und *Bumillaria* wird auch von Gerneck *Monocilia*<sup>1)</sup> in Beziehung gebracht, mit der Chodats *Heterococcus* identisch zu sein scheint, einzellig oder wenigzellig oder kurz unregelmäßige verzweigte Fäden bildend. Der feinere Membranbau ist bei dieser Alge noch nicht untersucht worden, in bezug auf Zoosporen und Morphologie der Zelle ist sie eine typische Heterokonte. Ich möchte hier nicht verschweigen, daß ich lange Zeit eine *Tribonema* auf Agar zog, wobei sie ebenfalls typisch *Monocilia*-artige Stadien ausbildete. Die ganze Gattung würde noch eine eingehende Untersuchung erfordern, möglicherweise liegen hier ebenfalls Reduktionsformen ehemals typisch, fadenbildender Algen vor, die wieder sekundär diese Organisation größtenteils aufgegeben haben, ähnlich wie es bei gewissen aërophilen „*Pleurococcus*“-artigen Chlorophyten der Fall zu sein scheint.

Darnach würden die *Heterotrichales* die einzige Familie der *Tribonemaceae* mit den Gattungen

*Tribonema*,  
*Bumillaria*,  
*Monocilia* (?)

umfassen.

## V.

Den polyenergidigen „einzelligen“ Siphonalen unter den Chlorophyten können unter den Heterokonten nicht mit Sicherheit Parallelförmigkeiten gegenübergestellt werden. In Betracht kommen hierbei nur zwei Gattungen: *Botrydium* und *Vaucheria*. *Botrydium* wurde von Luther, Blackman, Oltmanns und anderen bei den Heterokonten eingereiht. Für diese Einstellung spricht die Morphologie der Schwärmer, das Assimilationsprodukt, die zahlreihen kleinen Chromatophoren. Bedenken macht nur die Beobachtung Klebs, daß junge Botrydien Pyrenoide in ihren Chromatophoren besitzen, die später schwinden. Jedenfalls ist die Sache nicht völlig gesichert, wenn ich auch glaube, daß *Botrydium* damit derzeit seinen besten Platz gefunden hat. Jedenfalls wären noch einige Dinge genau zu prüfen, so die genaue Morphologie der Schwärmer; die Art der Membranbildung bei den Keimungen der Schwärmer; die Morphologie der

<sup>1)</sup> Gerneck, Beihefte zum Bot. Centralbl. XXI, Abt. 2.

Zysten und vor allem die Pyrenoide —, vorausgesetzt, daß es sich hierbei wirklich um echte Pyrenoide handelt.

Nun versuchten Bohlin sowohl wie Blackman und Tansley auch die Vaucherien zu den Heterokonten zu stellen, der größere Xanthophyllgehalt, die Ölassimilation, auch die merkwürdigen Spermatozoiden, die vom normalen Isokontenschwärmertyp abweichen, lassen eine Vereinigung mit den Chlorophyceen bedenklich erscheinen. Der Vorgang des genannten Forschers hat aber nicht viel Anklang gefunden und die meisten Autoren stellen nach wie vor die Vaucheriaceen zu den Siphonalen.

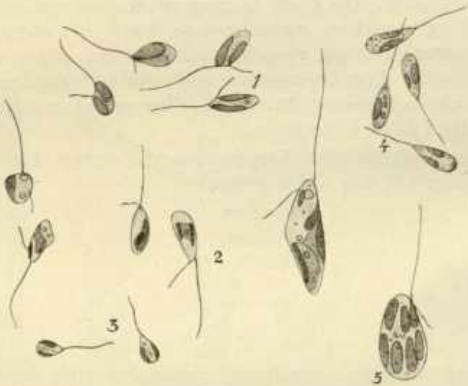


Fig. 8. Zoosporen von verschiedenen Heterokonten.

- 1: *Tribonema* (nach Luther); 2: *Botrydium* (nach Klebs); 3: *Monocilia* (nach Chodat);  
4: *Chlorothecium* (nach Borzi); 5: *Tribonema* (nach Luther).

Eines scheint aber sicher zu sein, die Vaucheriaceen sind nicht einheitlich. *Dichotomosiphon*<sup>1)</sup> steht allem Anscheine nach *Vaucheria* ziemlich fern und wieweit hier Konvergenzen oder sekundäre Differenzierungen vorliegen, kann auch wohl nicht mehr vermutet werden. Jedenfalls scheint eine sichere Lozierung der Vaucheriaceen unmöglich. Den Heterokonten scheinen sie vielleicht

<sup>1)</sup> Auf die merkwürdige von den anderen Vaucherien abweichende Lebensweise macht auch Lauterborn in seiner an biologischen Details reichen Arbeit: die Vegetation des Oberrheins (Sitzungsber. d. naturw. mediz. Ver. in Heidelberg X, S. 487) aufmerksam. Besonders interessant sind seine Beobachtungen über das Zusammenleben von *Dichotomosiphon* mit Characeen.

doch wenigstens morphologisch näher zu stehen als den isokonten Chlorophyceen, mit denen sie allerdings das Paar gleicher Geißel in den Synzoosporen gemeinsam haben. Unter der, allerdings meist außer acht gelassenen Voraussetzung, daß die Siphonalen konvergente Endglieder sind, ganz heterogene Grünalgen umfassen, also eine künstliche Gruppe darstellen, mag man sie ruhig bei ihnen belassen, nur darf damit nicht ausgedrückt werden, daß sie tatsächlich mit den anderen Siphonalen näher verwandt seien; auf jeden Fall machen sie nach allem (Synzoosporen, ihre Form der Oogonien) den Eindruck einer alten Gruppe, die schon längst sich und ihren Anschluß an andere Formen verloren hat. Und muß bei solchen alten Formen unbedingt ein Anschluß gesucht oder gefunden werden? Genügt nicht die Erkenntnis, daß sie derzeit isoliert sind?

So ist also eine theoretisch mögliche, ja wahrscheinliche letzte Gruppe der *Heterokontae*, die den Siphonalen der Chlorophyceen entsprechen würde, und die wir als **Heterosiphonales** bezeichnen können, eigentlich nicht völlig sicher vertreten. Am ehesten kann hier noch, und darin stimme ich mit *Oltmanns* überein, an *Botrydium* resp. die *Botrydiaceae* gedacht werden, und die scheinen damit wirklich zweckentsprechend untergebracht; doch so völlig sicher ist die Verwandtschaft mit den anderen Heterokonten bislang nicht wie bei den meisten anderen Gattungen.

Heterokontae.	Chlorophyceae.
<b>Heterochloridales.</b> <i>Chloramoeba.</i> <i>Stipitococcus?</i>	<i>Polyblepharidinae.</i> <b>Volvocales.</b>
<b>Heterocapsales.</b> <b>Heterocapsaceae.</b> <i>Chlorosaccus.</i> <i>Racovitzella.</i> ? { <b>Botryococcaceae.</b> } ? <i>Botryococcus.</i> <i>Askenasyella.</i> <i>Oodesmus.</i> <b>Mischococcaceae.</b> <i>Mischococcus.</i>	<b>Tetrasporales.</b>



**Heterococcales.****Chlorobotrydaceae.**

## Chlorobotrydeae.

*Chlorobotrys*,  
*Botrydiopsis*,  
*Polychloris*,  
*Centritractus*,  
*Pseudotetraëdron*.

## Chlorothecieae.

*Chlorothecium*,  
*Characiopsis*,  
(*Peroniella*).

**Sciadiaceae.**

*Ophiocytium*.

**Protococcales.****Heterotrichales.****Tribonemaceae.**

*Tribonema*,  
*Bumilleria*,  
*Monocilia*.

**Ulotrichales.****Heterosiphonales.****Botrydiaceae.**

*Botrydium*.

**Siphonales.**

fehlt.

**Siphonocladiales.**

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Hedwigia](#)

Jahr/Year: 1913

Band/Volume: [53 1913](#)

Autor(en)/Author(s): Pascher Adolf

Artikel/Article: [Zur Gliederung der Heterokonten. \(Kleine Beiträge zur Kenntnis unserer Mikroflora 3. 6-22](#)