

## Die Kernteilung bei *Cladophora glomerata*.

Von Bruno Schussnig (Wien).

(Mit Tafel VIII und einer Textabbildung.)

Nachdem Maupas (13) im Jahre 1874 zum erstenmal in den Zellen von *Cladophora* Kerne in größerer Zahl feststellte, war es hauptsächlich Schmitz (17, 18, 19), der sich 5 Jahre später mit dem Nachweis der Kerne bei verschiedenen Gattungen der *Siphonocladales* beschäftigte. Strasburger (20) gebührt aber das Verdienst, die ersten Angaben über den feineren Bau der *Cladophora*-Kerne sowie über deren Teilungsprozeß gemacht zu haben. Unter den neueren Beobachtern ist dann Němec (15) zu erwähnen, dem es aber ebensowenig wie Strasburger gelang, den Teilungsvorgang richtig zu verfolgen.

So kommt es, daß noch im Jahre 1915 v. Neuenstein (16) in seiner zusammenfassenden Darstellung der Algenzytologie folgendes über diesen Gegenstand schreibt: „Bildung der Chromosomen aus dem Chromatin des Netzwerkes — Němec zählte mehr als 30 Chromosomen —, ihre Teilung und die Wiederherstellung der Tochterkerne stimmt mit dem überein, was wir von höheren Pflanzen wissen. Dasselbe gilt auch für die Kernspindel.“ Dies schreibt Neuenstein nicht nur von *Cladophora*, sondern auch von den *Siphonocladales* überhaupt, was umso befremdender ist, als weder die Abbildungen von Němec, noch die viel älteren Angaben von Fairchild (4) über *Valonia* eine vollkommene Identität mit dem karyokinetischen Vorgang höherer Pflanzen erkennen lassen. Besonders die intranukleäre Spindel hätte den Beobachtern auffallen müssen. Nur der „Nucleolus“ paßte nicht recht in das Schema hinein, und ich will wieder die Worte v. Neuensteins hier anführen, weil sie einen klaren historischen Überblick über das in Rede stehende Problem geben. Er schreibt (a. a. O., S. 53): „Dagegen spielt hier der Nucleolus eine eigenartige Rolle. Strasburger hatte bereits einen Verbindungsfaden zwischen den auseinanderweichenden Kernhälften beobachtet. Er faßte ihn als das Verschmelzungsprodukt von Fasern auf, die zwischen den beiden Kernhälften ausgespannt waren. Němec wies aber nach, daß dieses Verbindungsstück nichts anderes ist als der Nucleolus, der sich in der Mitte eingeschnürt hat. Die Durchschnürung wird anfangs nicht vollständig durchgeführt. Zwischen den beiden mit den Chromosomen auseinanderweichenden Hälften des Nucleolus bleibt vielmehr ein Verbindungsfaden übrig. Die ganze Teilungsfigur wird dadurch hantelförmig.“

„Neben diesem Nucleolus sind aber noch andere Nukleolen da, welche sich bei der Teilung auflösen und später neugebildet werden.“

Das sind die richtigen Nukleolen. Němec nennt sie Nebennukleolen im Gegensatz zu dem sich teilenden Hauptnucleolus. Beide stehen nicht in genetischem Zusammenhang miteinander.“

Dieses Verhalten mußte natürlich auch v. Neuenstein auffallen, denn er sagt weiter: „Den Hauptnucleolus könnte man ebensogut wie Jollos (11) bei *Gymnodinium* als Karyosom auffassen, da er sich selbständig teilt. Richtiger ist jedoch ein Vergleich mit dem ‚Nukleolozentrosom‘, das Blochmann und Keuten (12) für *Euglena* beschrieben. Da aber bei *Cladophora* eine regelrechte Kernspindel angelegt wird, die bei *Euglena* fehlt, läßt sich darüber streiten, ob man dem Hauptnucleolus von *Cladophora* denselben kinetischen Einfluß auf die Kernteilung zuschreiben kann, wie dem ‚Nukleolozentrosom‘ bei *Euglena*.“

„Dieses Verbindungsstück zwischen den auseinanderweichenden Kernplattenhälften wurde übrigens schon sehr früh auch bei andern Siphonocladaceen beobachtet. Schmitz beschreibt es bereits 1879 für *Valonia*. Fairchild beschäftigte sich dann näher mit der Kernteilung von *Valonia*. Er kommt zu dem überraschenden Resultat, daß bei der Teilung die Kernmembran nicht aufgelöst wird, sondern daß sie es ist, welche die Verbindung herstellt zwischen den sich trennenden Kernhälften. Außerdem beobachtete Fairchild an den Polen der Spindel, außerhalb der Kernmembran, stark färbbare, lichtbrechende Punkte. Um sie war das Zytoplasma in radiären Streifen angeordnet. Er faßt die Punkte als Zentrosomen mit Plasmastrahlung auf. An ruhenden Kernen war davon nichts zu sehen. Die Zentrosomen traten nur während der Kernteilung in Erscheinung.“

Schon aus dieser Darstellung v. Neuensteins erkennt man, wie groß die Gegensätze in der Auffassung der beobachteten Tatsachen bei den verschiedenen Autoren sind. Diese Gegensätze vermochte auch Miss Carter (1) in ihrer 1919 erschienenen Arbeit über *Cladophora* und *Rhizoclonium* nicht zu beseitigen, und Tischler (21) versucht daher in seiner Karyologie ein Kompromiß zwischen den Untersuchungsergebnissen von Němec und Miss Carter zu schließen. Es wird für die spätere Darstellung meiner Beobachtungen vielleicht von Nutzen sein, wenn ich hier auch einige Stellen aus Tischlers Karyologie, die sich auf unseren Gegenstand beziehen, wiedergebe, um den modernsten führenden Standpunkt zu illustrieren. Tischler hebt zunächst hervor, daß der Kernteilungsvorgang bei *Cladophora* und Verwandten „manche Ähnlichkeiten zu den Promitosen“ erkennen läßt. Bei der Wiedergabe der Němecschen Befunde spricht er von einem typischen Karyosom und hebt die Ähnlichkeit desselben mit dem von *Euglena* hervor. „Und charakteristisch erscheint auch, daß die Tochter-

kerne durch eine Art Karyodesmose noch für einige Zeit verbunden bleiben. Ein Zentriol aber wurde nicht gesehen. Die Chromosomen bilden sich aus dem Außenkern, sie zeigen Längsspaltung in der Metaphase und wandern dann innerhalb der intranuklearen Spindel zu den Polen. Die Tochterkerne rekonstruieren sich nach einer Vakuolisierung der Chromosomen und Ausbildung einer Kernmembran. An der Seite nach der Äquatorialebene hin bleiben sie indes noch länger ‚offen‘, da ja hier der ‚Verbindungsfaden‘ mit dem Schwesterkern noch nicht eingezogen ist.“

„Ganz anders beschreibt indes Miss Carter die Verhältnisse bei einer Rasse der gleichen Species. Sie gibt hier wie für das verwandte *Rhizoclonium hieroglyphicum* an, daß die Nukleolen in der frühen Prophase verschwinden und demnach von Karyosomen nichts zu sehen ist. Auch meinte sie im Gegensatz zu Němec ein kontinuierliches chromatisches Band („Spirem“) zu sehen, das dann erst in die Einzelchromosomen zerfallen soll. Das Verhalten der Chromosomen selbst beschreibt sie wie der böhmische Forscher. Auch gibt sie noch ein kurze Zeit dauerndes Zusammenhalten der beiden Tochterkerne an. Doch sollen die ‚Spindelfasern‘ dies ausschließlich übernehmen. Und die Kernspindel ist es, die sich nach ihr in der Äquatorialgegend einschnürt.“

„Eine Versöhnung der beiden gegensätzlichen Angaben sehe ich darin, daß das „Karyosom bei Miss Carters Individuen mehr durch Wassereintritt verquollen war als bei denen von Němec. Wir sehen so die nur relative Wichtigkeit der Persistenz des Binnenkörpers.“

Es ist nach diesen einleitenden Worten ohneweiters zu ersehen, daß man von einer genauen Kenntnis der Kernteilung bei den fraglichen Organismen noch weit entfernt ist, obwohl, und das will ich auch gleich erwähnen, vieles richtig gesehen wurde. Die Auffassung jedoch und die aus ihr abgeleitete Deutung des Teilungsvorganges entspricht nicht den Tatsachen und es ist klar, daß auch die Bemühungen Tischlers, die Dinge ins reine zu bringen, keinen Erfolg haben konnten, solange nicht die Widersprüche aufgeklärt wurden. Die Behandlung der Kernverhältnisse bei den niederen Pflanzen in Tischlers Karyologie bedeutet sicherlich einen wesentlichen Fortschritt gegenüber den bisher üblichen Darstellungen. Doch ist auch dieser Forscher zu sehr im Geiste der Strasburgerschen Schule befangen, wie auch jene, welche sich, oft nur nebenbei, mit Protophytenzytologie beschäftigen. Die Beherrschung dieses Spezialgebietes der pflanzlichen Zytologie durch die bei den Phanerogamen gewonnenen Gesichtspunkte bildet eine ernstliche Gefahr für die richtige Erkenntnis der in Frage kommenden Probleme,

und zwar auch dann, wenn sonst geschulte Forscher sich darin betätigen. Die Gefahr droht natürlich noch mehr seitens jenes Dilettantismus, dessen Leistung nur darin besteht, nachzusehen, wie denn wohl auch bei einer Alge oder bei einem Pilz die Kernteilung ausschauen mag. Ich möchte solche oberflächliche zytologische Untersuchungen rezenteren Datums um so strenger beurteilen, als die mikroskopische Technik heute einen solchen Grad der Vervollkommnung erreicht hat, daß jedem, der sich mit Zytologie beschäftigen will, peinlichste Sorgfalt zur Pflicht wird. Sonst wird man in der Literatur immer wieder einen lästigen Ballast von Angaben führen, die ohne kritische Nachprüfung die Sache wenig fördern.

Bei einem derartigen Stand der Dinge erschien es mir äußerst wünschenswert, die Karyokinese eines Vertreters der *Siphonocladales* einer erneuten Beobachtung zu unterziehen, um entscheiden zu können in welcher Weise die vielfach gegensätzlichen Angaben zu verstehen und richtigzustellen sind. Ich danke daher Herrn Prof. Dr. F. Knoll dafür, daß er mir zwei Pfeiffersche Präparate seines Besitzes zur Verfügung stellte, in welchen zahllose Kernteilungen enthalten waren. Die außerordentlich saubere Präparationstechnik des Herrn F. Pfeiffer-Wellheim machte es mir möglich, den Kernteilungsvorgang bis in die feinsten Details zu verfolgen und mithin sowohl diesen Prozeß als auch die wahre Konstitution der *Cladophora*-Kerne zu erkennen. Ich will daher zunächst die Vorgänge der Kernteilung an der Hand der beigegebenen Tafel beschreiben, um so den Boden für die darauffolgende Diskussion vorzubereiten.

In einem Material, welches so reich an Mitosen ist, gelingt es erst nach gründlichster Durchsicht der Präparate, die ruhenden Kerne zu agnoszieren. Diesen Umstand will ich gleich eingangs hervorheben, denn gerade auf das Verkennen des Ruhekernstadiums gehen die widersprechenden Angaben über das Aussehen der Kerne und besonders der „Nukleolen“ zurück. Und gleichzeitig werde ich Gelegenheit haben, an der Hand eines konkreten Beispiels nachzuweisen, wie wichtig die genaue Kenntnis der modernen Protistenzytologie für das Studium der Protophyten-Kernforschung<sup>1)</sup> ist.

<sup>1)</sup> Ich wende das Wort Protophyten in dem Sinne an, wie schon M. Hartmann vor mir es angedeutet hat und verstehe darunter alle pflanzlichen Organismen, von den Flagellaten (inklusive) angefangen, bis hinauf zu den Pilzen. Das Wort „Thallophyten“ deckt sich nicht ganz damit, weil bei einzelligen Organismen von einem Thallus nicht gut die Rede sein kann. Deshalb glaube ich, daß der Ausdruck Protophyten sowohl sprachlich als auch sachlich richtiger ist, um so mehr, als alle die darunter verstandenen Organismen durch die Art und Weise der Fortpflanzung sich als durchaus zusammengehörig erweisen. Eine genauere Begründung behalte ich mir in einer größeren Arbeit vor.

Die Gestalt des ruhenden Kernes ist mehr oder weniger kugelig (Taf. VIII, Fig. 1, 3, 5), doch erscheint im optischen Durchschnitt die Umrißlinie meistens polygonal, weil der Kern gewöhnlich zwischen Pyrenoiden und sonstigen Inhaltskörpern eingeschlossen liegt. Besonders die dem Kern angepreßten Pyrenoide rufen solche polygonale Zwangsformen hervor. Mitunter sind die Kerne ellipsoidisch oder oval gestaltet (Taf. VIII, Fig. 2 und 4), eine Form, die dann besonders in beginnenden Prophasestadien recht häufig ist (Taf. VIII, Fig. 4, 6), aber durchaus nicht die Regel sein muß. Die ruhenden Kerne liegen im protoplasmatischen Wandbelag, gewöhnlich unterhalb des Chromatophorennetzes, können aber auch durch die Lücken der Netzmaschen weiter peripher verschoben werden, wie dies alles auch Miss Carter schon beschrieben hat. Ist der Wandbelag sehr dünn, dann erscheint er an den Stellen, wo Kerne sich befinden, nach dem Zellsaftraum hin vorgewölbt, so daß also der Kern stets allseitig von Zytoplasma umhüllt ist. Die feinere Struktur des Ruhekernes ist sehr charakteristisch. Im Außenkern findet man ein äußerst feines, zartes Netzwerk, als optischen Ausdruck für eine sehr dichte Alveolarstruktur der Außenkernkolloide. In den Schnittpunkten der Alveolenwände (optisch betrachtet: der „Netzmaschen“) befinden sich kleine punktförmige Ansammlungen von Karyotinsubstanz, wodurch ein punktiertes Aussehen des Außenkernes resultiert. Eine feine Konturlinie schließt den Außenkernraum nach außen, gegen das umgebende Zytoplasma hin ab; es ist das eine zarte Haptogenmembran, die Grenzschicht zwischen den zwei Kolloidphasen von Zellkernen und Zytoplasma. Von einer „Kernmembran“ zu sprechen, möchte ich hier Abstand nehmen, weil damit leicht die Vorstellung einer dem Kern eigenen Bildung konstanter Art verbunden werden kann. Das, was wir optisch als Membran bezeichnen, ist nur eine kolloidale Oberflächenschicht, wie sie ja in einem zweiphasigen System überall entstehen muß. Eine ähnliche Grenzschicht finden wir um das Karyosom herum, um jenes Gebilde also, welches von Strasburger mit dem Namen Zentralkörper, von Némec als Hauptnucleolus bezeichnet wurde. Vermutungsweise wurde dieser Körper schon v. Neuenstein mit einem Karyosom identifiziert, was auch Tischler tat, und es wird sich zeigen, daß diese Bezeichnung durchaus begründet ist. Allerdings ist der Vergleich mit den Erscheinungen bei den Kernen von *Euglena* so ohne weiteres nicht gestattet, doch komme ich auf diesen Punkt später noch zu sprechen.

Das Karyosom liegt im Zentrum des Außenkernraumes oder mehr weniger gegen die Oberfläche desselben verlagert. Je nach der optischen Ansicht des einzelnen Kernes erscheint die Stellung des Karyosoms in demselben mehr oder weniger peripher. Um das Karyosom herum sieht

man eine hellere, strukturlose, ringförmige Zone, die von dem Außenkerngerüst durch eine feine Haptogenhaut abgegrenzt ist. Der Durchmesser dieser, wohl mit Karyolymphe erfüllten perikaryosomalen Zone wechselt sehr, wie man aus den Figuren 1—15 auf Tafel VIII entnehmen kann. Ebenso wechselnd ist die Gestalt des Karyosoms selbst, die hauptsächlich von der Lagerung der Chromatinsubstanz abhängig ist. Diese letztere ist nicht gleichmäßig im Karyosom verteilt, sondern man unterscheidet vier größere Kalotten, welche in ihrer Mitte das Zentriol beherbergen. Das Zentriol nimmt nicht genau das Zentrum des Karyosoms ein, sondern liegt nahe an der Oberfläche, was aus der Betrachtung zahlreicher Kerne in verschiedener Stellung zur optischen Achse einwandfrei nachgewiesen werden konnte. (Vgl. auch Taf. VIII, Fig. 1, 2, 3, 5; Fig. 4 zeigt die dem Zentriol diametral entgegengesetzte Seite des Karyosoms mit den 4 Chromatinkalotten). Außer der Chromatinsubstanz ist noch eine zweite, schwächer tingierbare Substanz im Karyosom enthalten, die man vielleicht mit dem Plastin identifizieren kann. Schon bei den ruhenden Kernen kann man sich von dem Vorhandensein dieser Substanz überzeugen und wir werden später noch sehen, daß sie bei den mitotischen Vorgängen sehr deutlich in Erscheinung tritt.

Aus dieser Beschreibung geht also hervor, daß der Kern von *Cladophora* ein echtes Karyosom mit darin enthaltenem Zentriol besitzt, was besonders bei den später zu beschreibenden Veränderungen während der Mitose klar hervorgehen wird, und daß ferner der ruhende Kern bloß ein solches Karyosom (Nucleolus) führt, im Gegensatz zu älteren Angaben über das Vorkommen mehrerer „Nukleolen“.

Die Vorbereitungen, die der Kern zur Mitose trifft, führen Veränderungen in der soeben beschriebenen Struktur des Ruhekernes mit sich, die sich sowohl am Außenkern als auch im Karyosom verfolgen lassen. Wir wollen diese zwei Erscheinungen getrennt behandeln, obwohl sie in Wirklichkeit natürlich in engsten genetischen Beziehungen stehen. Wir sehen zunächst ein Größerwerden der Außenkernstruktur, die darauf zurückzuführen ist, daß die Karyotinkörnchen an Volumen zunehmen und daher färberisch deutlicher sichtbar werden. Es ist also damit eine Zunahme der färberischen Substanz des Außenkernes gegeben, und zwar auf Kosten der Karyosoms substanz. Ich habe mich bemüht, die Wechselbeziehungen zwischen Karyosom und Außenkernsubstanz morphologisch festzuhalten. So sehen wir in Fig. 5 auf Taf. VIII um das Karyosom herum einen Kranz äußerst feiner Strahlen, die als der morphologische Ausdruck einer substantiellen Wanderung aufzufassen sind, welche am Karyosom in zentrifugaler Richtung erfolgt. Noch deutlicher wird diese Zyklomorphose in späteren Prophasestadien,

wie dies z. B. Fig. 9, 12, 13, 14 und 15 zeigen. Allerdings ist das Festhalten dieses Prozesses auf Grund färberischer Methoden ein viel zu grobes Verfahren und das, was wir mit unseren färbetechnischen und optischen Mitteln sehen, ist offenbar eine schon sehr späte Phase dieses Vorganges. Chemisch gedacht, müssen wir uns die Sache so vorstellen, daß in einem bestimmten Zeitpunkt der morphogenetischen Entwicklung des Kernes die Karyosoms substanz in den Außenkern hinausdiffundiert. Die Ursachen dafür sind uns vorerhand unbekannt, doch die mikroskopische Beobachtung zwingt uns zu diesem Schlusse. Und erst wenn die Menge dieser herausdiffundierenden Substanz ein gewisses Maß erreicht hat, können wir sie bei Anwendung künstlicher Tinktionsmethoden auch für unser Auge sichtbar machen. Ich habe derartige Erscheinungen bei verschiedenen Kernen beobachtet, so u. a. bei Konjugaten, Rhodo-, Phaeophyceen, Pilzen, und halte diesen Umstand für wichtig. Der Streit, ob bei gewissen Kernen von Protophyten die Chromosomen aus dem Außenkern oder aus dem Karyosom hervorgehen, wurzelt oft in der Nichtbeachtung der Wechselbeziehungen zwischen diesen beiden Kernkomponenten.

Ganz anders sind die Veränderungen im Karyosom, die sich während der frühesten Prophasen abspielen. Das erste Anzeichen der beginnenden Mitose ist die Teilung des Zentriols. Im ruhenden Kern ist das Zentriol ein ziemlich stattliches, ovales Körperchen, welches gewöhnlich im Karyosom so liegt, daß seine Längsachse parallel mit der Oberfläche des Karyosoms verläuft. Bei der Teilung zerfällt es in zwei Hälften, die sich ihrerseits unmittelbar darauf noch einmal teilen, so daß in dem von den Chromatinkalotten freigelassenen Raum vier kleine, längliche Körperchen an Stelle des Zentriols liegen. Zwei davon nehmen so ziemlich die Mitte ein, das zweite Paar dagegen ist peripher gelegen (Taf. VIII, Fig. 6). Als bald wandert dieses periphere Tochterpaar aus dem Karyosom heraus und liegt dann im Außenkern an irgendeiner beliebigen Stelle, jedoch in der Regel immer in der Nähe der Peripherie. In Fig. 7 ist ein Stadium festgehalten, in welchem das Tochterzentriol soeben das Karyosom verlassen hat und es befindet sich noch in der hellen perikaryosomalen Ringzone. Ein späteres Stadium versinnbildlicht die Fig. 8, in der dieses Körperchen außerhalb der hellen Zone, also schon im Außenkern selbst liegt und die folgenden Abbildungen geben eine Vorstellung von der Lage des Tochterzentriols im allgemeinen während der Prophase. Es kommt auch vor, daß man in Kernen, die sich im Prophasestadium befinden, bei denen mithin das Tochterzentriol schon ausgetreten sein muß, dieses letztere trotzdem nicht sieht, weil es vom Karyosom verdeckt ist. Die Karyosoms substanz ist sehr dicht und man kann daher selbst bei Anwendung

stärkster Lichtquellen (wie die Zeißsche Halbwatt-Mikroskopierlampe) nicht durch sie durchsehen. Einen solchen Fall zeigt Fig. 13. Dieses Gebilde ist offenbar dasselbe, wie wir es in der Arbeit von Némec dargestellt finden und welches hier, wie in ähnlichen Fällen, mit dem farblosen Ausdruck „Nebenkörperchen“ belegt wird. Weder Némec jedoch, noch Miss Carter scheinen diesem Gebilde eine Bedeutung beigemessen zu haben. Wir werden aber im folgenden sehen, daß das Zentriol ganz besonders wichtig ist, weshalb eine genauere Beschreibung desselben nötig ist.

Bei Anwendung sehr starker Vergrößerungen (Reichert Hartapochromat 2 mm, Kompensationsokular 12) und einer entsprechend intensiven Lichtquelle (Zeißsche Mikrolampe) gewahrt man, daß die Stäbchenpaare, welche aus der Teilung des Zentrosoms hervorgegangen sind, nicht eine einheitliche Struktur besitzen, sondern daß die Paarlinge aus zwei Teilen zusammengesetzt sind. Im mikroskopischen Bilde kommt diese Erscheinung in der Weise zum Ausdruck, daß an den beiden Enden der Stäbchen je ein dunkel gefärbter Punkt und dazwischen eine heller gefärbte Zone liegt. Das ist nicht etwa eine bloße optische Erscheinung, die auf eine Krümmung der Stäbchen zurückzuführen ist, denn man kann sich durch wiederholtes, langsames Auf- und Abschrauben der Mikrometerschraube überzeugen, daß die Stäbchen gerade-gestreckt sind. Die Doppelnatur dieser Körperchen kann man in jedem Kern mehr oder weniger deutlich erkennen. Natürlich hängt bei so winzigen Strukturen die Deutlichkeit der Wahrnehmung von dem jeweiligen färberischen Differenzierungsgrad ab. Diese Erscheinung scheint mir nicht unwesentlich zu sein, um so mehr, als wir ihr noch bei anderen Strukturen der *Cladophora*-Kerne begegnen werden; ich will daher zunächst die Aufmerksamkeit darauf lenken und komme dann auf diesen Punkt noch zu sprechen.

Unterdessen hat die Färbbarkeit des Außenkerns immer mehr zugenommen und wir sehen, wie die Körnchen immer zahlreicher, größer und intensiver gefärbt erscheinen. Mitunter gelingt es, einen Rhythmus in der Diffusion der Chromatinsubstanz vom Karyosom aus zu beobachten; in diesen Fällen entstehen um das letztere herum konzentrische Ringe von stärker entwickelten Körnchen. Die Abbildungen 9 und 12 auf Taf. VIII geben eine ungefähre Vorstellung dieser Art von Zyklomorphose. Hand in Hand mit der Verdichtung der Außenkernsubstanz geht eine Auflockerung der Karyosommasse. Das Volumen derselben nimmt beträchtlich zu und man nimmt eine große Anzahl von Chromatinbrocken wahr, die in einer schwächer färbbaren Masse (Plastin) eingebettet sind (vgl. Taf. VIII, Fig. 13—15). Es kann gar kein Zweifel sein, daß die Chromatinsubstanz des Karyosoms bei der Speisung des Außenkernes



gänzlich aufgebraucht wird. Nur ein ziemlich großes Körperchen bleibt übrig, welches deutlich eine Zusammensetzung aus zwei Hälften aufweist. Es ist dies das Mutterzentriol, welches nun, der umhüllenden Karyosomsubstanz entledigt, nackt dasteht (s. Fig. 16, 19, Taf. VIII). Über das weitere Schicksal des Mutterzentriols später; wir wenden uns jetzt der Betrachtung des Außenkernes zu.

Wir haben gehört, daß die Zahl der Chromatinkörnchen in demselben immer mehr zunimmt, so daß die Struktur immer schärfer ausgeprägt wird. In einem späteren Stadium fällt ein merkwürdiges Verhalten dieser Körnchen auf. Sie treten zunächst zu Paaren zusammen, die Paare vereinigen sich wiederum mit anderen Paarlingen, es entstehen somit Körnchentetraden und die Tetraden treten ihrerseits mit anderen Paaren oder Tetraden in Verbindung, so daß schließlich längere Chromatinstreifen entstehen. Charakteristisch für diese letzteren ist es, daß sie aus einzelnen Körnchen zusammengesetzt sind, die die paarige Anordnung bis in ziemlich vorgeschrittene Prophasestadien erkennen lassen. Die Folge dieser binären Anordnung ist die Bildung von Chromatinschleifen, welche der Länge nach einen Spalt zwischen den in Doppelreihen angeordneten Chromatinkörnchen freilassen. Man sieht ferner, daß außer der stärker tingierbaren Chromatinsubstanz der Körnchen eine schwächer färbende Substanz vorhanden ist, die die chromatischen Elemente sozusagen untereinander verkittet. Später dann können sich die Chromatinkörnchen etwas in die Länge strecken, und zwar in der Richtung der Längsausdehnung der Chromatinschleifen, so daß es zu einem mehr oder minder weitgehenden Ineinanderschmelzen der hintereinander liegenden Chromatinkörnchen kommt (s. Taf. VIII, Fig. 13—18).

In späten Prophasen sowie in beginnender Metaphase verschwimmt diese soeben beschriebene Struktur der Chromatinschleifen, weil die Körnchen sich immer mehr auflösen und außerdem der Längsspalt immer undeutlicher wird, bis er vollständig verschwindet. Es ist nahelegend, hier an eine longitudinale Verschmelzung der Schleifenhälften zu denken, und die vielen Hunderte von Stadien, die ich untersuchte, riefen in mir direkt spontan diese Vorstellung hervor (vgl. auch Fig. 19 und 20 auf Taf. VIII). Wir wollen daher für den Augenblick daran festhalten, daß in der Metaphase die Längshälften der Chromatinschleifen eine vorübergehende Verschmelzung (Konjugation) eingehen.

Während sich diese Erscheinungen abspielen, gehen am Kern Gestaltsveränderungen vor sich, die wir noch kurz besprechen müssen. Zunächst sehen wir, daß die ursprünglich mehr oder weniger rundliche Gestalt verloren geht, der Kern nimmt, unter gleichzeitiger Volumzunahme, eine ovale Gestalt an. Alle im Außenkern sichtbaren

Strukturen entfernen sich ein wenig von der Peripherie desselben, wodurch die Grenzschicht zwischen Zellkern und Zytoplasma nun deutlich in Erscheinung tritt. In Fig. 20, die eine Metaphase darstellt, sehen wir, daß der Unterschied im Volumen des Außenkerns und des von den Chromatinelementen eingenommenen Raumes ein ziemlich beträchtlicher sein kann. Allerdings gehören solche Bilder, soviel ich gesehen habe, zu den Ausnahmen. An den beiden Polen, an denen zu Beginn und während der Metaphase die Pole der Spindelfigur ansetzen, zeigt der Kern je eine spitze Vorwölbung von wechselnder Höhe (Fig. 20). Diese Zipfel können relativ früh auftreten, um dann später wieder zu verschwinden. Ich möchte auch ferner bemerken, daß nicht alle Vorgänge im Außenkern und Karyosom, die ich bisher beschrieben habe und die ich noch schildern werde, gleichen Schritt halten, weshalb eine genaue Präzisierung der einzelnen mitotischen Phasen mitunter gar nicht oder zumindest nicht leicht möglich ist. So sehen wir z. B. in Fig. 17, welche eine späte Prophase darstellt, das Mutterzentriol in Längsstreckung begriffen, wie es sonst in den späten Metaphasen, respektive in den Ana- und Telophasen der Fall ist.

Wir wollen uns daher jetzt diesen letzteren zwei Phasen zuwenden. In der Anaphase schnürt sich der Außenkern in der Äquatorialebene allmählich ein, u. zw. kann man immer wieder beobachten, daß je jünger die Anaphase ist, desto stärker im Verhältnis die Einschnürung erfolgt. Später dann streckt sich die Teilungsfigur in die Länge, wodurch die Konkavität der Einschnürung ebenfalls ausgedehnt, flacher wird. Doch das ist nur vorübergehend. In den späten Anaphasen, resp. in den Telophasen schnürt sich das Verbindungsstück zwischen den beiden Tochterkernen immer mehr ein, so daß der Durchmesser der Durchschnürungsstelle im Vergleich zu den Anfangsstadien rapid abnimmt. Alles das spielt sich innerhalb der „Kernmembran“ ab, die natürlich an der Einschnürungsstelle, die fast frei von tinktionsfähigen Bestandteilen ist, am schönsten sichtbar ist (vgl. Fig. 21—24 auf Taf. VIII).

Während der Ana- und Telophase streckt sich das Mutterzentriol in die Länge, wobei die Doppelnatur sehr deutlich zutage tritt. Anfangs sehen wir, daß die beiden Hälften in ihrer ganzen Ausdehnung stark gefärbt erscheinen (Fig. 17, Taf. VIII). Bei zunehmender Längsstreckung jedoch sammelt sich die färbbare Substanz an den beiden Enden und dazwischen liegt ein blaß gefärbtes Band, an dem man jedoch noch immer, wenn auch schwach, die Doppelstruktur erkennt. Dieses Verbindungsband wird mit zunehmender Streckung der Teilungsfigur immer mehr ausgezogen, wodurch es in der Mitte äußerst dünn wird (vgl. Fig. 23 und 24). Nur ausnahmsweise kann es eine abweichende

Gestalt haben und vorzeitig in der Mitte durchreißen, wie dies Fig. 22 auf Taf. VIII zeigt. Während des Ausziehens des schwächer färbbaren Mittelstückes lösen sich die chromatischen Endknöpfe von ihm los, sie liegen an den Polen der Teilungsfigur oder in unmittelbarer Nähe davon. Sie zeigen jetzt wieder die Doppelnatur (Fig. 23), nachdem diese letztere Erscheinung vorübergehend unsichtbar war. Ähnlich wie bei den Chromatinschleifen fand auch hier eine Verschmelzung der beiden Teilhälften statt (vgl. Fig. 21 und 22, Taf. VIII).

Unterdessen haben sich die konjugierten Teilhälften der Chromatinschleifen wieder getrennt, und wir sehen an den beiden Polen der Kernteilungsfigur zahlreiche perlschnurartig geformte Chromatinschleifen, welche so angeordnet sind, daß sie gegen die Pole konvergieren. Die Einschnürungsstelle bleibt frei davon und wir sehen darin nur ganz zarte Fäden, die sich zwischen den Chromatinschleifen ausspinnen. Mit dem Fortschreiten der Anaphase werden jedoch diese Fäden immer zarter, immer undeutlicher, bis sie sich ganz der Wahrnehmung entziehen. Im langausgezogenen Verbindungsstück bleibt nur die Desmose des Zentriols übrig. Je mehr sich die Mitose der Telophase nähert, desto unregelmäßiger wird der Verlauf der Chromatinschleifen. Wir können deutlich verfolgen, wie sich die die Schleifen aufbauende Chromatinsubstanz allmählich auflöst. Es entstehen größere chromatische Bezirke von fein punktiertem Aussehen, die außerdem von der schwächer färbbaren Plastinsubstanz begleitet werden (Fig. 24 und 25, Taf. VIII). Zunächst lassen diese chromatischen Bezirke den ursprünglichen Verlauf der Chromatinschleifen erkennen; später verschwindet auch dieses und der Außenkern nimmt nach und nach jene, durch die Verteilung der Substanz bedingte Struktur an, die ich eingangs für den ruhenden Kern geschildert habe. Manchmal, wie in Fig. 25 auf Taf. VIII sieht man, daß die beiden Tochterkerne in ihrer telophasischen Rekonstruktion nicht gleichen Schritt halten; denn während die obere Tochterhälfte noch die chromatischen Zonen erkennen läßt, zeigt die untere eine Struktur, die fast völlig der eines ruhenden Kernes gleicht. Ferner sehen wir, daß die Umgrenzung der Kerne in der Telophase zunächst an der Polseite beginnt und von dort gegen die Zentrodeseose zuschreitet. Hier bleiben die Kerne noch eine Weile „offen“, das heißt, die Grenzschicht wird noch von der Desmose und von den Reihen der ausgezogenen „Membran“ des Mutterkernes unterbrochen. Sobald aber auch diese verschwinden, weisen die Tochterkerne eine ringsum geschlossene Konturlinie auf. Desmose und Kernmembran fallen der Auflösung anheim, was ziemlich lange Zeit in Anspruch nimmt, denn man sieht oft schon rekonstruierte Kerne, die noch mittels der kaum sichtbaren Masse des Verbindungsstückes in Verbindung stehen. Dieser

Umstand ist wertvoll beim Unterscheiden von Ruhekerne von den soeben in Ruhe übergegangenen Telophasekernen.

Bevor ich die Schilderung der Mitose zum Abschluß bringe, muß ich noch zwei Strukturen beschreiben; nämlich das Tochterzentriol und die „Kernspindel“. Wir haben schon früher gesehen, daß das Tochterzentriol nach seinem Austritt aus dem Karyosom eine Teilung im Außenkernraum durchmacht, und daß diese Teilung mit den ersten Prophasestadien zeitlich zusammenfällt (vgl. Fig. 14, Taf. VIII). Während der folgenden Veränderungen des Kernes treffen wir immer wieder diese beiden Körperchen, die keine bestimmte Lage innehaben. Das charakteristischste Verhalten dieser beiden Tochterzentriolhälften ist ihre Verteilung auf die beiden Tochterkerne: jeder bekommt eine Hälfte mit während der Anaphase. Daß in allen diesen Fällen die Doppelstruktur auch dieser Gebilde deutlich zu erkennen ist, möchte ich noch ergänzend hinzufügen.

In den Telophasekernen geht eine Rückwanderung der Chromatin-substanz, die während der mitotischen Vorgänge im ganzen Außenkern verteilt war, in das Karyosom vor sich. Oder besser gesagt: die diffus verteilte Chromatinsubstanz sammelt sich um das Mutterzentriol herum, bis ein deutliches Karyosom entsteht. Es ist also eine rückläufige Zyklomorphose. Dieser Rückwanderung schließt sich auch das Tochterzentriol an und wir sehen in Fig. 25 und 26 einige Stadien dieser Wanderung dargestellt. Der Eintritt des Tochterzentriols findet relativ spät statt, wie aus den Bildern ohne weiteres hervorgeht. Aber nicht nur das Tochterzentriol verhält sich in dieser Weise, sondern es können mitunter auch Chromatinzentren verspätet eintreffen. Vergleicht man z. B. in Fig. 26 den oberen mit dem unteren Kern, so sieht man, daß im oberen Kern mit Ausnahme des Tochterzentriols, alle Substanz im Karyosom schon vereinigt ist, während im unteren Kern noch eine Chromatinpartie gerade im Begriffe ist, sich mit der Karyosomanlage zu vereinigen. Dementsprechend ist auch das Volumen der beiden Karyosomen wesentlich verschieden. Einen Fall, bei dem mehrere solche Nachzügler im Außenkern auf der Wanderung zum Karyosom begriffen sind, zeigt Fig. 27 auf Taf. VIII, welche nach dem Gesagten ohne Kommentar verständlich ist. Ich möchte noch hinzufügen, daß dieser in Fig. 27 wiedergegebene Kern mit einem Tochterkern mittels einer verschrumpften Zentrodese verbunden war, wodurch mit Sicherheit der Charakter eines telophasischen Kernes festzustellen war. Diese Fälle eines verspäteten Rückwanderns der chromatischen Substanz sowie die ebenfalls verzögerte Vereinigung des Tochterzentriols mit dem Karyosom gaben Veranlassung zur Annahme von mehreren „Nucleolen“. Ich

glaube, daß sich eine Kritik dieser Angaben in der Literatur nach der Schilderung des wahren Tatbestandes ohneweiters erübrigt.

Und nun noch ein paar Worte über die „Spindel“. Zum Unterschiede von Némec und Miss Carter war ich nicht imstande, eine achromatische Spindel festzustellen. Ob eine Spindel vorhanden ist oder nicht, d. h. ob man sie sieht oder nicht, ist meines Erachtens von nebensächlicher Bedeutung. Die fest eingewurzelte Anschauung, daß es sich bei der Spindel sozusagen um einen integrierenden Bestandteil der mitotischen Teilungsfigur handle, führt oft und oft zu einer unbewußten Schematisierung der bildlichen Darstellungen. Für mich ist die „achromatische Spindel“ bei den Protistenkernen eine selbstverständliche Folgeerscheinung jener polar orientierten Spannungen, wie sie in einem zähflüssigen Kolloid, als welches man den Kern auffassen muß, während der Verschiebung der darin enthaltenen Strukturen entstehen müssen. Jenen Gebilden, die wir mit unseren färbetechnischen und optischen Mitteln als Spindelfasern, Desmosen etc. bezeichnen, eine konstitutionelle oder kinetische Bedeutung beizumessen, halte ich für verfehlt. Es ist das eine anthropomorphistische Interpretierung dieser Vorgänge, die zu einer Zeit, als man über die Eigenschaften der Kolloide noch nichts wußte, begreiflich war, heute aber doch etwas kritischer angepackt werden müßte. Ich kenne wenigstens keinen Fall, der nicht mit meiner Auffassung in Einklang zu bringen wäre.

In diesem Sinne kann man die feinen Linien, die ich in meine Abbildungen eingetragen habe, wenn man will, als Spindelfasern bezeichnen. Deskriptiv ist die Bezeichnung korrekt, und mehr habe ich nicht gesehen.

Noch in einem Punkte bin ich Rechenschaft schuldig. Ich habe in der ganzen bisherigen Darstellung der mitotischen Vorgänge das Wort „Chromosomen“ vermieden. Dies aus mehrfachen Gründen. Zunächst möchte ich hervorheben, daß es mir genau so wie meinen Vorgängern ergangen ist bei dem Versuch, die Zahl der während der Kernteilung auftretenden Chromatinfäden zu ermitteln. Ich konnte nämlich dieselben auch nicht zählen, was vielleicht auch darauf zurückzuführen ist, daß meine Präparate in toto gefärbt und präpariert waren. Doch war die Differenzierung dieser Präparate so fein, daß ich eher der Ansicht bin, es wäre bei *Cladophora* keine bestimmte Zahl von Chromatinelementen vorhanden. Die Schwierigkeit bei der Zählung besteht in erster Linie darin, daß die Chromatinschleifen nicht scharf genug voneinander differenziert sind, und man hat den Eindruck einer dichten Masse von Fäden, die den Kernraum dicht ausfüllen. In meinen Abbildungen habe ich versucht, diesem Umstande Rechnung zu tragen; trotzdem sind die Zeichnungen nicht vollständig, was jedoch in diesem Falle unwesentlich

ist. Daher habe ich auch davon Abstand genommen, eine ungefähre Zahl anzugeben, in der Überzeugung, daß diese beiläufige Feststellung nur verwirrend wirken kann.

Doch nicht dieser Umstand allein führte mich zur Vermeidung des Wortes Chromosomen. Bestimmte theoretische Erwägungen bestimmen mich dazu, den Ausdruck „Chromosomen“ für die Kerne der Cormophyten allein zu reservieren, ohne bei dieser Gelegenheit mich in die Begründung dieser Behauptung einlassen zu können. Ich werde bald Gelegenheit haben, in einer anderen Arbeit diese Annahme ausführlicher zu behandeln. Ich möchte für diesmal bloß noch hinzufügen, daß ich für solche chromatische Gebilde, wie sie im vorliegenden und in ähnlichen Fällen vorkommen, das Wort „Chromomiten“ einzuführen gedenke.

Fassen wir kurz die Tatsachen der vorliegenden Untersuchung zusammen, so resultiert folgender Tatbestand:

1. Der ruhende Kern hat einen fein strukturierten Außenkern und ein in der Einzahl vorhandenes, echtes Karyosom.

2. Im Karyosom befindet sich ein peripher gelegenes, deutliches Zentriol.

3. Zu Beginn der Kernteilung scheidet das Zentriol durch äquipolare Teilung ein Tochterzentriol in den Außenkern aus.

4. Mutter- und Tochterzentrosom sind binär und außerdem weist jede Hälfte eine Zusammensetzung aus zwei kleineren Elementen auf.

5. Durch zyklischen Abbau des Karyosoms wandert die Chromatinsubstanz in den Außenkern, woselbst sie den Raum in Form zahlloser, stark färbbarer Körnchen ausfüllt.

6. Durch Vereinigung dieser Körnchen zu Paaren, Tetraden und Kombinationen beider entstehen längere Doppelschleifen, Chromomiten genannt.

7. In der Metaphase verschmelzen die zwei Körnchenreihen der Chromomiten untereinander (Konjugation der Chromomitenhälften), um sich dann in der Anaphase wieder zu trennen. Die Tochterkerne erhalten nur einfache Chromomiten.

8. Das Mutterzentriol, welches nach Abbau des Karyosoms freizutage tritt, teilt sich in der Anaphase und bildet eine Zentrodese, die lange Zeit erhalten bleibt.

9. Das Tochterzentriol teilt sich schon in der Prophase und jede Tochterkernhälfte bekommt eine Hälfte des Tochterzentriols mit.

10. Auch bei der Teilung des Mutter- und Tochterzentriols geht eine vorübergehende Konjugation der binären Chromatinelemente vor sich.

11. Bei der telophasischen Rekonstruktion der Tochterkerne sammelt sich infolge rückläufiger Zyklomorphose die im Außenkern verdichtete Chromatinsubstanz um das Mutterzentriol herum und liefert somit das Karyosom.

12. Das Tochterzentriol, sowie eventuelle verspätete Chromatinzentren wandern später in das Karyosom hinein („Nucleolen“ der Autoren).

13. Alle Vorgänge der Mitose spielen sich innerhalb der sogenannten „Kernmembran“ ab, also intranuklear.

14. Spindelfasern sind angedeutet. Eine bestimmte Zahl der Chromomiten ließ sich nicht ermitteln.

### Theoretisches.

Die im vorangehenden geschilderten Vorgänge bei der Kernteilung von *Cladophora* bieten in manchen Punkten Besonderheiten, die nicht nur deshalb von dem bisher Bekannten abweichen, weil ich in der Lage war, den Prozeß der Mitose eingehender zu beobachten, sondern auch deshalb, weil die hier niedergelegten Befunde ganz neue Ausblicke in die Konstitution und in die Mechanik dieser Kerne gewähren.

Versuchen wir vorerst, die *Cladophora*-Kerne nach ihrer Konstitution hin zu prüfen, so unterliegt es wohl keinem Zweifel, daß es sich hier um typische Karyosomkerne handelt. Die Ähnlichkeiten mit den Kernen von höheren Pflanzen, wie sie v. Neuenstein seinerzeit postulierte, existieren einfach nicht und meine Untersuchungen haben gezeigt, daß eine solche Annahme nunmehr gänzlich illusorisch geworden ist. Schon in einer kurzen Notiz über die Protophytenkerne im Jahre 1919<sup>1)</sup> äußerte ich die Vermutung, daß die *Cladophora*-Kerne zu diesem Typus gehören, u. zw. zu jenen Karyosomkernen, die dauernd einen deutlich strukturierten Außenkern besitzen. Außer *Cladophora* führte ich in der erwähnten Publikation noch die Beispiele von *Gymnodinium fucorum*, *Peranema trichophorum*, *Euglena viridis* und *Chaetophora*. Damals standen mir, mit Ausnahme von *Chaetophora*, keine eigenen Beobachtungen zur Verfügung und bezüglich *Cladophora* stützte ich mich auf die Angaben von Němec. Unterdessen war es mir möglich, sowohl *Cladophora* als auch *Chaetophora* und verschiedene Peridinien nachzuprüfen und ich kann im wesentlichen meine damaligen Behauptungen aufrechterhalten. Alle diese Objekte sind gute Beispiele für Karyosomkerne, nur stellen sie verschiedene Ver vollkommnungstypen dar, die in fortschreitender Richtung angeordnet, ungefähr folgende Reihenfolge haben: *Chaetophora*, *Peranema*, *Euglena*, *Gymnodinium*,

<sup>1)</sup> Ber. d. D. Bot. Ges.

*Cladophora*, *Ceratium*. Der Unterschied zwischen den Kernen von *Chaetophora*<sup>1)</sup> und *Cladophora* besteht, abgesehen von der Größendifferenz, darin, daß der Außenkern bei letzterer viel stärker entwickelt ist und daß daher die Vorgänge der Chromatinverteilung auf die beiden Tochterkerne während der Mitose topographisch in den Außenkern verlegt sind. Mithin stellt der *Cladophora*-Kern ein Bindeglied zu den massigen Kernen von *Ceratium* dar. Allerdings dies alles rein morphologisch betrachtet.

Doch das Hauptinteresse für die *Cladophora*-Kerne richtet sich nicht so sehr auf die morphologische Konstitution, sondern auf jene Prozesse, die sich in den frühen Prophasen und Metaphasen abspielen. Doch bevor ich zur Besprechung dieses Gegenstandes übergehe, muß ich ein paar Worte über die zytologische Forschungsmethodik einschalten. Es ist eine Erscheinung in der Fachliteratur, die man immer wieder konstatieren kann, daß, wenn jemand sich die Kernteilung irgend eines Objektes anschauen will, seine Aufmerksamkeit in erster Linie auf die Stadien der Meta- und Anaphase gelenkt wird, also jene mitotischen Stadien, in denen die „Chromosomen“ am schönsten zu sehen und zu zählen sind. Nur bei der heterotypischen Teilung erfreuen sich die Vorbereitungsstadien dazu einer eingehenderen Beachtung, weil man erkannt hat, daß sich gerade hier prinzipiell wichtige Vorgänge abspielen. Bei der somatischen Karyokinese dagegen begnügt man sich mit der Darstellung und Zählung der Chromosomen, und handelt es sich um Protophyten, so wird allenfalls noch getrachtet, die Ähnlichkeit mit den mitotischen Teilungsfiguren bei höheren Pflanzen um jeden Preis zu konstatieren.

Daß die Meta- und Anaphasen fast überall „ähnlich ausschauen“, besonders bei voluminöseren Kernen, ist nicht zu verwundern. Die Mechanik bei der Verteilung der Chromatinsubstanz auf die beiden Kernhälften ist im Wesen immer ziemlich gleich und es können solche Stadien daher nicht anders als ähnlich ausfallen. Das ist reine Konvergenz! Würde man aber einen Teil jener, mitunter bewunderungswürdigen Mühe, die zur Zählung der Chromosomen verwendet wird, einer genaueren Beobachtung der frühen Prophasestadien, also jener Vorgänge, die sich zwischen dem Stadium der „Ruhe“ und den ersten Vorbereitungen zur Kernteilung einschalten, zuwenden, so wäre man in der Beurteilung der Kerne schon um einen großen Schritt weitergekommen. Damit will ich sagen, daß die Erscheinung der Mitose nur dann richtig und erschöpfend in ihrer Gänze erfaßt werden kann, wenn man Schritt für Schritt jede noch so kleine Veränderung verfolgt, die sich in den

<sup>1)</sup> Über die Mitose der *Chaetophora*-Kerne ist eine Arbeit in Vorbereitung.



Kernen, angefangen vom „Ruhestadium“ bis zum nächsten Ruhedern abspielt. Ich habe absichtlich das Wort „Ruhestadium“ unter Anführungszeichen gesetzt, weil dieser Ausdruck nur eine vorübergehende Erscheinung in der Flucht aller zyklisch wiederkehrenden mitotischen Prozesse bezeichnet und es ist viel schwieriger, einen „sicheren“ Ruhedern festzustellen als sonst ein mitotisches Stadium. Kurz gesagt, die frühen Prophasestadien bei der somatischen Mitose sind mindestens ebenso wichtig, wie die prosynaptischen bei der heterotypen Teilung, und es wäre daher im Interesse des Gedeihens der Protophytenzytologie nur zu wünschen, daß sich diese Ansicht endlich Bahn bricht; denn nur dann kann sie sich zu einer verlässlichen Hilfswissenschaft entfalten.

Zum Beweise dessen wollen wir also zu einer feineren Analyse des bei den *Cladophora*-Kernen Gesehenen schreiten. Was uns zunächst auffällt, ist das Austreten des Tochterzentrions und sein ferneres Verhalten während der Mitose. Wir haben gesehen, daß sich das Tochterzentrion eigentlich ganz passiv verhält und daß es sich in den Telophasen wieder mit dem Mutterzentrion vereinigt. Als Attraktionszentrum für die Spindelfigur kommt es nicht in Betracht, denn, wenn überhaupt davon die Rede sein kann, so übernimmt diese Funktion das Mutterzentrion. Welchen Zweck hat dann also das Auftreten des Tochterzentrions? Eben keinen, die Sache ist anders zu verstehen. Wir wissen heute, daß bei Flagellaten die Geißeln durch die Tätigkeit eines sogenannten Basalkornes entstehen und daß dieses Basalkorn aus einer polaren Teilung des Zentrions im Karyosom hervorgeht. Das steht heute auch schon für pflanzliche Flagellaten fest, so für *Polytoma uella* auf Grund der Untersuchungen von Entz (3), für *Volvox* von Zimmermann (25) und Janet (10) und für *Gymnodinium* von Jollos (11). Der Gedanke liegt daher nahe, bei der Bildung der „Schwärmer“ der Algen, die auch schon morphologisch so weitgehende Übereinstimmungen mit freilebenden Flagellaten aufweisen, einen homologen Ursprung der Geißeln anzunehmen. Leider besitzen wir darüber noch keine ausführlichen Belege. Hie und da findet man in den Abbildungen Andeutungen davon, hauptsächlich bei Pilzschwärmern; doch auf Grund meiner eigenen Beobachtungen, die noch im Gange sind, kann ich jetzt schon sagen, daß die Annahme durchaus berechtigt ist. Am schönsten glückte es mir bis jetzt, das Vorhandensein von Geißelzentrionen in den Kernen der Gameten von *Ectocarpus*-Arten zu konstatieren. Ganz ähnlich verhält sich die Sache bei *Cladophora*. Ich fasse daher die Tochterzentrione als jene Kernbestandteile auf, die im Momente der Zoosporenbildung die Geißeln liefern müssen. Leider ist es mir bisher nicht gelungen, den Nachweis dafür bei *Cladophora* selbst zu erbringen. Ich

möchte nur auf die Fig. 29 auf Taf. VIII aufmerksam machen. Sie stellt eine Aplanospore dar und wir sehen in dem Kern derselben, der offenbar in Ruhe sich befindet, ein mächtiges Zentriol. Aplanosporen sind aus irgendeinem Grunde unbeweglich gewordene Zoosporen; daher sehen wir das, allerdings inaktive Zentriol sozusagen in seiner Tätigkeit gehemmt. Später, beim Auskeimen der Aplanospore, sieht der Kern wieder normal aus (Fig. 28).

Aber noch ein sehr wichtiges Kriterium können wir aus dem Auftreten des Zentriols während der somatischen Kernteilung gewinnen. Daß das Stadium der Schwärmerbildung bei den Protophyten vom Algen-Pilz-Typus sozusagen einen stammesgeschichtlichen Rückschlag bedeutet, das ist eine feststehende Tatsache, die auch schon sehr früh intuitiv erkannt wurde. Nun ist bei den Algen (um zunächst bei diesem Beispiel zu bleiben) ohne besondere Organdifferenzierung jede Zelle befähigt, Schwärmer zu bilden. Da der Rückschlag zur Flagellatenorganisation aber mit der Kernkonstitution innig verknüpft ist, so ist es selbstverständlich, daß gerade bei solchen Organismen die Kerne während ihrer Teilung sozusagen in voller Ausrüstung auftreten. Woraus für die phylogenetische Erforschung der Protophyten der wichtige Satz resultiert, daß bei der Kernteilung ancestrale Merkmale in Erscheinung treten, die man sonst an dem ruhenden Kern nicht konstatieren kann. Daß die wahre Konstitution eines Protistenkernes nur während der mitotischen Prozesse richtig zu beurteilen ist, hat schon Hartmann (7) hervorgehoben. Nun ist die zuletzt besprochene Erkenntnis gerade für so einfach organisierte Organismen wie die Protophyten von weittragender Bedeutung, umso mehr, als gerade die Vorgänge in den Kernen ein verlässliches Indizium liefern, weil der Kern weit weniger von den Außenfaktoren beeinflussbar ist. Wenn ich diese Erscheinungen mit analogen Verhältnissen bei höheren Pflanzen vergleiche, so möchte ich z. B. die zytologischen Vorgänge im Pollenkorn der Gymnospermen heranziehen. Was dort aber Zellen, respektive als deren Exponent Kerne tun, besorgen hier bloß einzelne Bestandteile des Kernes, also z. B. in unserem Falle das Zentriol. Der Fall von *Cladophora* gibt uns ein Mittel in die Hand, andere ähnliche Erscheinungen ins richtige Licht zu setzen. Ich erinnere z. B. an das Vorkommen eines sogenannten „Nebenkörperchens“ in den Zellkernen von *Spirogyra setiformis*, welches Czurda (2) erst kürzlich beschrieb. Dieser Fall ist noch mehr von phylogenetischer Wichtigkeit, weil bei den Konjugaten die Geißeln nicht mehr entwickelt werden. Einen Parallelfall dazu bieten die Tetrasporangien der Rhodophyten. In den Kernen der Tetrasporangienmutterzellen von *Wrangellia penicillata* konnte ich typische Zentriole nachweisen, die sich ganz wie solche

verhalten. In den vegetativen Zellen dagegen vermisste ich ein solches. Es ist daher die Annahme berechtigt, die Tetrasporangien als Abkömmlinge von Zoosporangien aufzufassen, bei denen einmal diese Zentriole als Geißelbildner funktionierten. Heute stellen sie natürlich bloß ein phylogenetisches Relikt dar.

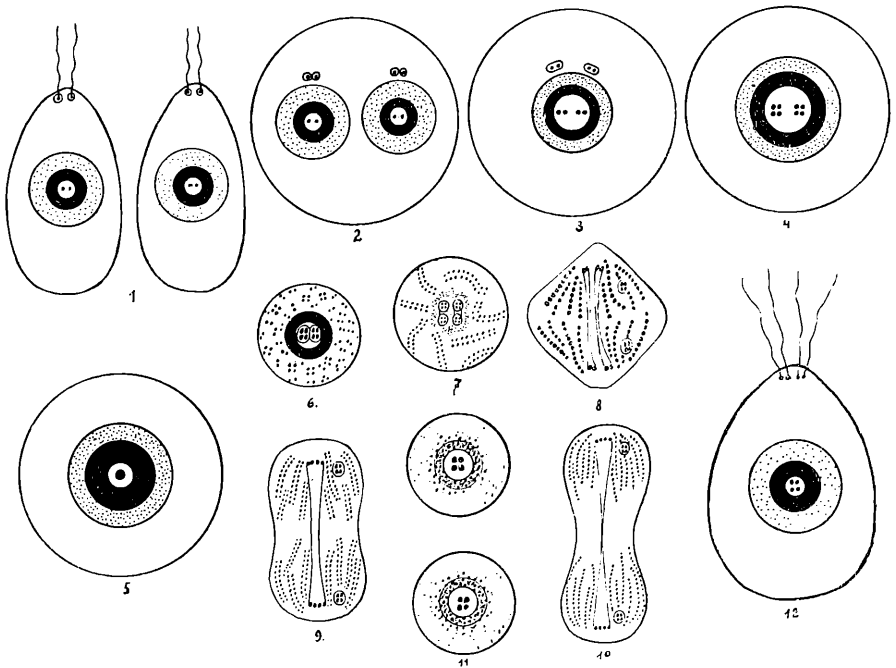
Wir können aber noch tiefer in die Phylogenie der Protophyten hineinblicken, wenn wir uns über jedes sichtbare Detail in den Kernen genaue Rechenschaft geben. Dies um so mehr, als wir soeben gesehen haben, daß der Zellkern tatsächlich als Kriterium für phylogenetische Fragen sehr wesentlich in Betracht kommt. So kann die binäre Struktur der Zentriole sowie die binäre Zusammensetzung der beiden Teilhälften kein Zufall sein und gibt daher zu denken. Ich will deshalb im folgenden einen Erklärungsversuch für diese eigentümliche Erscheinung vorbringen, und hoffe, daß dieser einen Ansporn für weitere detailliertere Studien geben wird.

Bei der Gattung *Cladophora* ist außer der vegetativen Fortpflanzung durch Zoosporen noch eine Gametenkopulation bekannt. Die Begeißelung dieser zwei Arten von Fortpflanzungszellen ist verschieden, nämlich die Zoosporen besitzen vier, die Gameten zwei Geißeln. Nach dem früher über die Genese der Geißeln Gesagten müssen wir auch für die Basalkörner dieselben Zahlenverhältnisse annehmen. Von diesem Gesichtspunkte ausgehend, wollen wir an der Hand eines Schemas die Entwicklung einer *Cladophora*-Pflanze, angefangen von den Gameten bis zur Bildung der Zoosporen, verfolgen. Ich schiebe voraus, daß die folgende Darstellung als eine theoretische Schematisierung zu verstehen ist, die lediglich den Zweck verfolgen soll, das Verständnis der oben geschilderten mitotischen Vorgänge zu erleichtern sowie eine Basis für weitere zielstrebige Untersuchungen zu schaffen.

In Figur 1 der Textabbildung sehen wir zwei Isogameten. Nach den Untersuchungen Fr. Wettsteins (22) an *Vaucheria* müssen wir in jeder Gametenzelle beide Geschlechtspotenzen annehmen. Diese Annahme steht mit unseren jetzigen Vorstellungen der Intersexualität von R. Goldschmidt (5, 6) und mit dem Begriffe der relativen Sexualität von M. Hartmann (9) im Einklang. In der schematischen Darstellung wird es also erlaubt sein, den Sitz dieser zwei gegensätzlichen Geschlechtspotenzen in die beiden Zentriole zu lokalisieren. Textfigur 2 soll ein Zygotenstadium darstellen, in welchem die beiden bivalenten Kerne, begleitet von den Basalkörperpaaren noch nicht miteinander verschmolzen sind. Ein späteres Stadium der Kopulation ist in Fig. 3 und ein noch späteres in Fig. 4 wiedergegeben. Nach dem Verhalten des Tochterzentriols in den somatischen Kernen ist die Annahme einer Wiedervereinigung der Basalkörner mit den Mutterzentriolen gestattet. In

Fig. 5 wollte ich einen Ruhekern in schematischer Darstellung zeigen, bei welchem, wie dies auch tatsächlich zutrifft, im Zentriol keine feinere Differenzierung sichtbar ist.

Nun erfolgen, nach der Auskeimung der Zygote, die somatischen Kernteilungen, wofür uns empirisch feststehende Tatsachen zur Verfügung stehen. So stellt Fig. 6 die erste Teilung des tetravalenten Zentriols dar, und Fig. 7 gibt uns in schematischer Übertreibung eine Erklärung für die weiter oben geschilderte Struktur aller Zentriolbestandteile. Jetzt erfolgt die „Konjugation“ sowohl der Chromomiten als auch des Mutter- und Tochterzentriols, die in den schematischen Figuren 8



Schematische Darstellung der Gametenkopulation, somatischen Kernteilung und Zoosporenbildung von *Cladophora*. — Nähere Erklärung im Text.

und 9 versinnbildlicht sind. In der Anaphase tritt die tetravalente Struktur der Zentriole wieder in Erscheinung, und Fig. 11 gibt uns eine Vorstellung der rekonstruierten Tochterkerne mit vier bivalenten Zentriolelementen. Die mit solchen Kernen ausgestatteten Zellen können nun bei Eintritt bestimmter Außenfaktoren Zoosporen erzeugen. Eine solche Zoospore in schematischer Darstellung zeigt Fig. 12; wir sehen, daß die Viergeißeligkeit nicht etwa ein Zufall, sondern die logische Konsequenz der tetravalenten Konstitution der somatischen Kerne ist. Ferner

ist es sehr wahrscheinlich, daß bei der Auskeimung der Zoosporen die Basalkörper sich wieder mit den Zentriolen des Karyosoms vereinigen. Dafür sprechen bis zu einem gewissen Grade die Beobachtungen an den Aplanosporen (s. oben Seite 216).

Diese Art der Darstellung des ontogenetischen Entwicklungsverlaufes der Kerne von *Cladophora* darf nicht mit den Erscheinungen des Generationswechsels, resp. des Kernphasenwechsels verwechselt werden. Wir haben, nach Analogie mit *Cladophora* nahestehenden Organismen, allen Grund anzunehmen, daß die Reduktionsteilung sofort nach der Gametenverschmelzung, also in der Zygote vor sich geht, so daß also die *Cladophora*-Pflanze haploid im gewöhnlichen Sinne des Wortes ist. Die Bi-, resp. Tetravalenz der Kernstrukturen geht auf Vorgänge zurück, die sich im Verlaufe der Phylogenie abgespielt haben und die in den Kernen in verkleinertem Maßstab nachklingen. Die geschilderten Erscheinungen sind auf die bisexuelle Anlage aller Organismen zurückzuführen, eine fundamentale Konstitution, die wir auch bei den Flagellaten annehmen müssen. Diese bisexuelle Konstitution der Flagellaten ist natürlich in den Gametenzellen der Algen und Pilze phylogenetisch ebenfalls noch erhalten, und wenn diese Gameten als Sexualzellen funktionieren, so verhalten sie sich wie heterogame Flagellatenzellen. Das Resultat dieses Vorganges ist eine doppelt-bisexuelle Zygote, aus der sich die vegetative Pflanze entwickelt. Und daß diese Vorgänge gerade bei einer Form mit Isogameten wahrzunehmen sind, ist eigentlich selbstverständlich, denn es entspricht dem Wesen der Isogameten, daß die sexuellen Anlagen quantitativ ungefähr gleich groß sein müssen; für das Zustandekommen der Kopulation muß eine Schwächung der entgegengesetzten Sexualpotenzen angenommen werden.

Eine entwicklungsmechanische Erklärung für die Reduktionsteilung in der Zygote bei so vielen haploiden Organismen dürfte gerade in dieser, ich möchte sagen doppelten Befruchtung bei der Gametenkopulation gegeben sein. Die Reduktionsteilung hat aber in erster Linie die Aufspaltung der mitgebrachten Anlagen nach dem Mendelschen Schema zur Folge. Eine Chromatindiminution muß nicht notwendig damit gekoppelt sein. Ein hübsches Beispiel dafür bietet uns das von S. Kusano<sup>1)</sup> untersuchte *Olpidium Viciae*. Wir sehen hier, daß vor der Verschmelzung der beiden Gametenkerne diese Chromatin ausstoßen, während die Reduktionsteilung erst später, nach erfolgter Karyogamie in der Zygote stattfindet. Diese Ausstoßung von Kernsubstanz dürfen wir als den sichtbaren Ausdruck einer Schwächung der einen

<sup>1)</sup> Kusano S. On the Life History and Cytology of a new *Olpidium* with special Reference to the Copulation of motile Isogametes. (Journ. of the College of Agriculture, Imperial University of Tokyo, Vol. IV, 1912.)

sexuellen Anlage im bisexualen Gameten ansehen. Es ist das vielleicht einer der ersten Schritte zur Differenzierung von Isogameten in Anisogameten. Darin liegt der Unterschied gegenüber *Cladophora*, bei der zwar gleichfalls beide Anlagen vorhanden sind, wobei aber die eine jeweils geschwächt oder inaktiviert werden dürfte, ohne daß damit eine sichtbare Ausstoßung verbunden wäre.

Dies vorausgesetzt, lassen sich einige allgemein theoretische Sätze ableiten, die möglicherweise zu einer weiteren Vertiefung in die zytologischen Vorgänge der Organismen führen werden. Wir haben im Kern ein Organ der Zelle, in welchem gewisse, während der Phylogenese des betreffenden Organismus erworbene Eigenschaften im Augenblicke der Mitose wieder in Erscheinung treten. Es ist dies das Seitenstück zu der Erscheinung der Wiederkehr ancestraler Merkmale bei der Bildung der Geschlechtsorgane.

Da die Sexualität eine der fundamentalsten Erscheinungen im Reiche des Organischen ist, so ist es naheliegend, daß gerade solche Prozesse, die sich auf Sexualitätsphänomene beziehen, im Kern festgehalten sind, weil letzterer weit weniger von Außenfaktoren beeinflusbar ist.

Wir erkennen daher bei der Mitose von *Cladophora* das Weiterwirken von Prozessen, die letzten Endes auf die bisexualle Konstitution der Flagellaten zurückgehen. Die Mitose hat also für die Zelle die Funktion einer geordneten Chromatinverteilung, jedoch die Art und Weise dieser Verteilung (das mitotische Bild also) ist mit phylogenetischen Vorgängen verquickt und durch diese bedingt<sup>1)</sup>.

Das Wesen dieser phylogenetischen Prozesse, die in der Mitose wiederholt werden, ist eine ancestrale Autogamie, sodaß die Karyogamie bei der Kopulation nur die erste, phylogenetisch jüngste Phase des Kopulationsprozesses darstellt. Der Anstoß, der durch die Karyogamie gegeben wird, klingt in jeder folgenden Mitose fort und findet einen Abschluß erst in der Reduktionsteilung.

Bei der Reduktionsteilung findet eine mendelistische Aufspaltung der während der zahllosen Kopulationen erfolgten Vermischung der Erbanlagen auf die Sexualzellen, resp. Sexualkerne statt.

Alles dies setzt eine bisexualle Differenzierung aller Kernstrukturen voraus, wie sie auch tatsächlich vorliegt; physikalisch-chemisch gesprochen ist aber diese der Ausdruck einer elektrischen Polarisierung der lebendigen Substanz.

---

<sup>1)</sup> Daraus ergibt sich eine Scheidung zwischen morphologischer und phylogenetischer Konstitution der Protophytenkerne.

Mag vielleicht vieles in diesen theoretischen Erörterungen gewagt erscheinen, das eine ist sicher, daß wir eine weit größere Vertiefung in die feineren Vorgänge der Zelle und des Zellkernes anstreben müssen. Im Mittelpunkt aller biologischen Hauptprobleme steht heute die Sexualität und im Zusammenhang damit der feinere Aufbau des Zellkernes. Genau so wie damals, als man das Wesen der Befruchtung von der Zelle auf den Kern verlegte, müssen wir heute den Schwerpunkt auf die allerfeinsten Strukturen, die uns unsere optischen Mittel zu erschließen vermögen, verlegen. Denn schließlich und endlich ist die lebendige Materie ein chemisch-physikalisches Problem; wir wissen heute schon einiges über den feineren Aufbau dieser Materie, oder besser gesagt, wir ahnen das. Dabei dürfen wir uns keiner Täuschung hingeben, daß jene Strukturen, die wir im Mikroskop sehen, noch immer kolossal sind und daß wir uns daher immer noch auf der Oberfläche, weit entfernt von der richtigen Erkenntnis von dem Aufbau des kolloidalen Protoplasmas befinden. Ich möchte zum Vergleich sagen, daß die moderne Zytologie ungefähr das ist, was die Anatomie vor der Entdeckung der Zelltheorie war. In diesem Sinne möchte ich meine hypothetischen Ausführungen aufgefaßt wissen.

---

#### Literaturverzeichnis.

1. Carter N. The Cytology of the *Cladophoraceae*. (Annals of Botany, Vol. XXXIII, 1919.)
2. Czurda V. Über ein bisher wenig beobachtetes Gebilde und andere Erscheinungen im Kerne von *Spirogyra (setiformis)* Kütz. (Archiv f. Protistenkunde, Bd. 45, 1922.)
3. Entz G. jun. Über die mitotische Teilung von *Polytoma uvella* (Archiv f. Protistenkunde, Bd. XXXVIII, 1918.)
4. Fairchild D. G. Ein Beitrag zur Kenntnis der Kernteilung bei *Valonia utricularis* (Ber. d. D. Bot. Ges., 1894.)
5. Goldschmidt R. Einführung in die Vererbungswissenschaft. 3. Aufl., Leipzig, 1920.
6. — Untersuchungen über Intersexualität (Zeitschr. f. indukt. Abstammungslehre, Bd. XXIII, 1920.)
7. Hartmann M. Die Konstitution der Protistenkerne und ihre Bedeutung für die Zellenlehre. Jena, 1911.
8. — Autogamie bei Protisten und ihre Bedeutung für das Befruchtungsproblem. (Arch. f. Protistenkunde, Bd. XIV, 1909.)
9. — Theoretische Bedeutung und Terminologie der Vererbungserscheinungen bei haploiden Organismen. (Zeitschr. f. indukt. Abstammungslehre, Bd. XX, 1918.)
10. Janet Ch. Le *Volvox*. Deuxième mémoire. Paris 1922.

11. Jollos V. Dinoflagellatenstudien. (Archiv f. Protistenkunde, Bd. XIX, 1910.)
12. Keuten J. Die Kernteilung von *Euglena viridis*. (Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LX, 1895.)
13. Maupas E. Sur quelques protoorganismes animaux et végétaux multinucléés. (C. R. de l'Acad. de Sciences, tome 88, 1879.)
14. Möbius M. Beitrag zur Kenntnis der Algengattung *Pitophora*. (Ber. d. D. Bot. Ges., 1895.)
15. Němec B. Über die Kernteilung bei *Cladophora*. (Bull. intern. de l'Acad. d. sciences de Bohême, 1910.)
16. Neuenstein H. v. Über den Bau des Zellkernes bei den Algen und seine Bedeutung für ihre Systematik. (Archiv f. Zellforschung, Bd. XIII, 1915.)
17. Schmitz F. Über den Bau der Zellen bei den Siphonocladaceen. (Verhandl. d. Naturhist. Vereines d. preuß. Rheinlande u. Westfalens, 1879.)
18. — Beobachtungen über die vielkernigen Zellen der Siphonocladaceen. (Festschrift d. Naturf.-Gesell. in Halle, 1879.)
19. — Über die Zellkerne der Thallophyten. (Verh. d. Naturhist. Vereines d. preuß. Rheinlande und Westfalens, 1880.)
20. Strasburger E. Schwärmsporen, Gameten, pflanzliche Spermatozoïden und das Wesen der Befruchtung. (Histol. Beiträge, Heft 4, 1892.)
21. Tischler G. Allgemeine Pflanzenkaryologie. (In K. Linsbauers Handb. der Pflanzenanatomie, Bd. II, 1921.)
22. Wettstein F. v. Künstliche haploide Parthenogenese bei *Vaucheria* und die geschlechtliche Tendenz ihrer Keimzellen. (Ber. d. D. Bot. Ges., 1920.)
23. Wettstein R. Handbuch der systematischen Botanik. III. Aufl., 1. Bd., Wien, 1923.
24. Wille N. *Chlorophyceae*. (Engler und Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien, Abt. II, Teil I.)
25. Zimmermann W. Zur Entwicklungsgeschichte und Zytologie von *Volvox*. (Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. LX, 1921.)

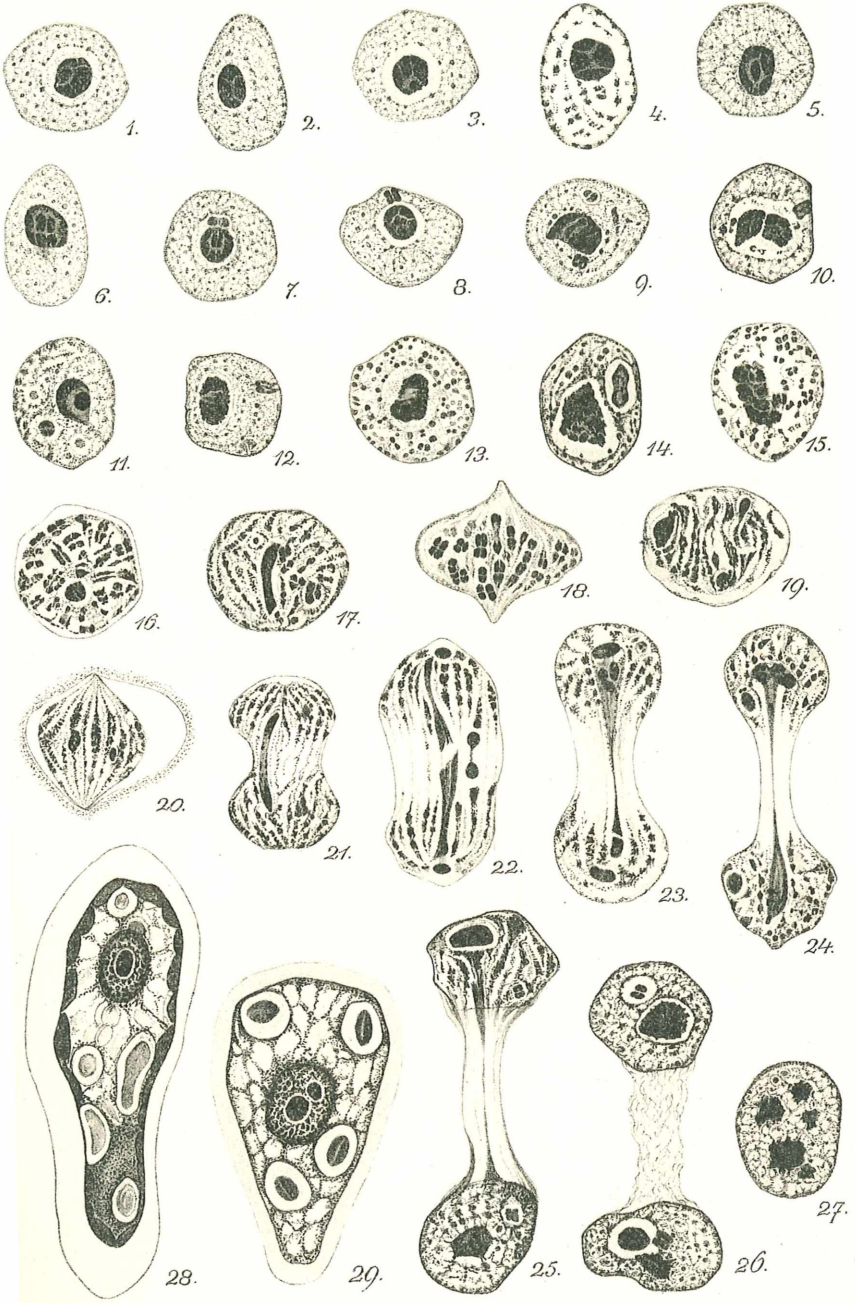
---

Erklärung der Tafel VIII siehe im Text.

Alle Abbildungen sind mit Hilfe des Reichertschen Hartapochromates 2 mm und des Kompensationsokulars 12 angefertigt.

---





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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Österreichische Botanische Zeitschrift = Plant Systematics and Evolution](#)

Jahr/Year: 1923

Band/Volume: [072](#)

Autor(en)/Author(s): Schussnig Bruno

Artikel/Article: [Die Kernteilung bei Cladophora glomerata. 199-222](#)