

# Betrachtungen über das System der niederen Pflanzen.

Von **Bruno Schussnig.**

(Eingelaufen am 1. X. 1920.)

Der Plan zu der vorliegenden kritischen Studie geht auf das Jahr 1916 zurück. Der Krieg, die Druckschwierigkeiten nach demselben sowie andere Ursachen verhinderten bis jetzt die Drucklegung, lauter Umstände jedoch, die die sachliche Durcharbeitung des Stoffes, durch Berücksichtigung der inzwischen eingelaufenen Literatur sowie eigener Befunde, nur zu vertiefen vermochten. Gerade einige Neuerscheinungen in der Fachliteratur brachten mich schließlich zu dem Entschlusse, das lange Zeit liegengelassene Manuskript durchzusehen und es in neuerer Bearbeitung für den Druck fertig zu stellen. Ich übergebe es also der Öffentlichkeit mit dem Wunsche, es möge dem Aus-, bezw. Aufbau dieses Gebietes der Botanik dienen.

Ohne auf eine genauere historische Darstellung von der Entwicklung dieser Disziplin einzugehen, muß hervorgehoben werden, daß die Rolle, welche die niederen Pflanzen in der wissenschaftlichen Botanik spielen, zwischen Liebling und Stiefkind schwankt. Nach der Begründung der natürlichen Pflanzensystematik durch Hofmeister wurde das Interesse für die niederen Gruppen des Pflanzenreiches entfacht und es setzte alsbald eine sehr fruchtbare Periode der Proto-phytenforschung ein, der wir die grundlegendsten Kenntnisse auf diesem Gebiete verdanken. Vielfach wurde jedoch nur aus ganz speziellen Gründen zu solchen Objekten gegriffen, so daß der Zusammenhang innerhalb der niederen Pflanzen wie auch mit den höheren Gewächsen nicht immer genügend berücksichtigt wurde. Erst Sachs lenkte durch seine Betrachtungen das Proto-phytenproblem in die richtigen Bahnen und Wettstein gab schließlich dem System der niederen Pflanzen jene Form, die für den Überblick dieses Stoffes ebenso nötig wie fruchtbringend gewesen ist. Die nächste Aufgabe wird daher darin bestehen, das nun bereits bestehende Gebäude weiter auszubauen, unter Berücksichtigung aller jener Kriterien, die die phylogenetische Botanik heute fordert und anwendet. Von Wichtigkeit wird es dabei sein, das in Frage stehende Gebiet in seiner Gesamtheit zu erfassen, denn nur eine gleichmäßige Berücksichtigung aller in Betracht kommenden Proto-phytengruppen kann den Überblick und den angestrebten Fortschritt gewährleisten. Mithin dürfte der Zweck der nachfolgenden Zeilen gekennzeichnet<sup>o</sup> sein; zur Recht-

fertigung möchte ich noch hinzufügen, daß gerade die Behandlung des vorliegenden Stoffes nach phylogenetischen Gesichtspunkten in hohem Grade geeignet erscheint, um eine große Anzahl von Teilfragen der verschiedensten Art wenn schon nicht zu beantworten, so doch wenigstens anzuschneiden oder anzuregen. Und schließlich noch ein paar Worte nomenklatorischer Art. Ich wende hier das Wort „*Proto-phyta*“ in demselben Sinne wie M. Hartmann an, wobei mich zwei Überlegungen in dem Festhalten an diese Bezeichnung bestärken. Die eine ist sachlicher Natur und darin begründet, daß zwischen allen Gruppen der niederen Pflanzen, von den Flagellaten angefangen bis zu den Landthallophyten, ein phylogenetisches Band besteht, dem die späteren Auseinandersetzungen gewidmet sind. Die zweite ist eine sprachliche Überlegung, derzufolge mir die Anwendung des Wortes „*Thallophyta*“ bei Organismen mit dem Formwert eines „Einzellers“, und daher es noch nicht bis zur Thallusbildung gebracht haben, nicht angezeigt erscheint. Man kann daher das Wort „*Protophyten*“ sowohl im allgemeinen als auch in engerem Sinne gebrauchen; gegen eine Anwendung des Terminus „*Thallophyten*“ für jene *Protophyten*, die einen Thallus besitzen, ist natürlich nach wie vor nichts einzuwenden.

Eine selbstverständliche Voraussetzung zur richtigen Erfassung des *Protophyten*problems ist eine genaue Kenntnis der Zelle, denn hier tritt uns die Zelle zum Teil als selbständiges Individuum entgegen und selbst dort, wo ihre Individualität im Dienste einer höheren morphologischen Einheit abgeschwächt erscheint, ist ihre Spezialisierung niemals so weitgehend wie bei den *Metaphyten* und *Metazoen*. Es wird daher notwendig sein, daß wir uns zunächst über die Natur und über die Entwicklungsgeschichte der *Protophytenzelle* genauestens Rechenschaft geben. Der Weg, den ich zu diesem Zweck einschlagen werde, wird von dem bisher begangenen verschieden sein, weil ich den Versuch machen will, den allmählichen Entwicklungsgang der *Protophytenzelle* von unten herauf zu verfolgen und die Verhältnisse, wie sie bei den verschiedenen Zelltypen der *Protophyten* tatsächlich verwirklicht sind, zu einem Gesamtbilde zu vereinigen. Die schematisierende und oft sehr gezwungene Anwendung der cytologischen Befunde an höheren Pflanzen auf niedrigere Organismen ist ein sachlicher Fehler, der unbedingt beseitigt werden muß. Der Schwerpunkt der Zellenlehre, nicht nur bei den *Protophyten*, sondern überhaupt, liegt in der Frage, ob im Verlaufe des evolutiven Fortschreitens der Organismenwelt die phylogenetische Wertigkeit jenes Gebildes, das wir

deskriptiv als Zelle bezeichnen, gleich geblieben ist. Einige Beispiele mögen zur Beantwortung dieser Frage herangezogen werden. Vergleichen wir zu diesem Zweck einige jener vegetativen Vermehrungsorgane, die wir mit dem Sammelbegriff „Sporen“ bezeichnen. Ob es sich um Wasser- oder um Landbewohner handelt, der gemeinsame Charakterzug ist in dem ähnlichen funktionellen Verhalten gegeben und dieser wiederum verleiht allen diesen Organen ein mehr oder weniger ähnliches Aussehen. Bei einer genaueren Prüfung ihrer Entstehungsweise, beziehungsweise Herkunft ergeben sich allerdings wesentliche Unterschiede. So ist die „Dauerspore“ einer Phytomonadine eine zur Ruhe gekommene vegetative Zelle, die sich zum Zwecke des Überdauerns ungünstiger Außenverhältnisse (z. B. Trockenheit) mit einer festen, für Wasser wenig permeablen Membran umgibt. Eine solche Dauerspore enthält einen Kern und alle sonstigen wichtigen Zellbestandteile und füllt sich mit Reservestoffen an. Außerdem verliert sie natürlich ihre Beweglichkeit. Eine solche Phytomonadenspore ist also nichts anderes als eine vegetative Zelle, die infolge veränderter Außenbedingungen eine Zustandsänderung erfahren hat. Entwicklungsmechanisch können wir diesen Vorgang dem Verständnis näher bringen, indem wir annehmen, daß bei Eintreten veränderter Außenfaktoren die Plasmakolloide in Verbindung mit parallel vor sich gehenden zellphysiologischen Prozessen in einen dichteren Zustand übergeht. Die damit verbundene Erhöhung der Oberflächenspannung bei gleichzeitiger Herabsetzung der für die vegetative Zelle formgebenden Leistungen der Zellorgane bewirkt die Abrundung des Zellkörpers, der unter der Einwirkung einer bestimmten Wasserstoffionenkonzentration höchstwahrscheinlich zur Hüllenbildung gebracht wird.<sup>1)</sup> Bei allen diesen äußerlich sichtbaren Veränderungen, die eine solche Zelle vollbringt und die uns ökologisch durchaus verständlich sind, bleibt die innere Konstitution der Dauerspore unverändert, denn wir können daran alle wichtigen Zellorgane nachweisen, und der Unterschied gegenüber der vegetativen, schwimmenden Zelle besteht darin, daß die Funktion der einzelnen Organe herabgesetzt wird. Die Herkunft einer derartigen „Spore“ ist daher in diesem Falle klar.

Als zweites Beispiel sei die Spore der Ascomyceten erwähnt. In den Hymenien dieser Pilze finden wir schlauchförmige Bildungen, die Asci, welche eine größere Anzahl von Sporen einschließen. Betrachten

<sup>1)</sup> Man bedenke, daß beim Eintrocknen eines Tümpels sich die Konzentration der Salzlösungen wesentlich ändert!

wir eine solche Spore von ihrer Entstehung an, so sehen wir, daß zunächst der primäre Ascuskern eine Reduktionsteilung durchmacht, wodurch vier haploïde Kerne entstehen. Durch weitere Teilungsschritte dieser vier Kerne entsteht eine größere Zahl von Ascosporenkernen im Vielfachen von zwei und erst wenn die für jede Art charakteristische Zahl von Kernen entstanden ist, werden die Sporen angelegt. Letzterer Vorgang geht in der Weise vor sich, daß vom Ascosporenkern ein centriolartiger Körper ausgeschieden wird, der eine Strahlung in dem den Kern umgebenden Cytoplasma bewirkt. Diese Kinoplasmastrahlen umschließen einen bestimmten Plasmaraum, der schließlich mit dem darin eingeschlossenen Kern zur Sporenanlage wird und später durch Anlagerung von Membransubstanz aus dem benachbarten Epiplasma die reife Spore hervorgeht. Dieser Vorgang der Sporenbildung ist kolloïdchemisch und ökologisch verschieden von dem der Phytomonaden. Denn im Ascus geht die chemisch-physikalische Beeinflussung des Protoplasmas, die zur Bildung einer Oberflächenmembran der Sporenanlage führt, vom Kern aus, die Sporenbildung geschieht endogen im Ascusplasma. Vom ökologischen Standpunkt aus betrachtet erscheint uns dieser Vorgang vollkommen begreiflich, da es sich um landbewohnende Pilze handelt, bei denen die Sporenbildung außerhalb des Wassers erfolgt, ja die Sporen hier sogar Organe darstellen, die als eine an das Landleben angepasste Vermehrungseinrichtung aufgefaßt werden müssen. Dafür spricht der Bau der Hymenien, wie denn auch die ganze Anordnung der Hymenien am Fruchtkörper als eine anemophile Einrichtung zu verstehen ist. Entwicklungsgeschichtlich läßt sich die Art der Sporenbildung bei den Ascomyceten mit der früher erwähnten bei den Phytomonaden insoferne in Einklang bringen, als, wie ich noch später darlegen werde, die Asci als nur im Zusammenhang mit der terrestrischen Lebensweise der Ascomyceten metamorphosierte Zoosporangien aufgefaßt werden müssen, und dann entspricht natürlich jede Ascospore einer Zoospore, welche ihrerseits wiederum auf freilebende Flagellaten zurückzuführen ist.

Nehmen wir ein weiteres Beispiel zur Hand. Bei den Peronosporaceen kommen als vegetative Vermehrungsorgane sogenannte „Konidien“ oder „Konidiosporen“ vor. Sie entstehen an der Außenfläche der Blätter der Wirtspflanze, wo sie von eigenen Konidienträgern abgeschnürt werden, und fallen bei der Reife ab. Auf den Erdboden angelangt, erfolgt die Auskeimung, indem bei *Phytophthora* z. B. mehrere bewegliche Schwärmer aus der sich öffnenden

Konidie ausschwärmen. Bei *Basidiophora* oder *Peronospora* dagegen unterbleibt die Schwärmerbildung und die Keimung geht durch einen Keimschlauch vor sich. Dieses eigentümliche Verhalten ist ökologisch in der Weise zu verstehen, daß die Konidien dieser Parasiten zwar durch die Luft verbreitet werden, zu ihrer Auskeimung jedoch noch des liquiden Wassers bedürfen. Und das ist wieder nur phylogenetisch zu verstehen, denn das, was wir hier deskriptiv als Konidie bezeichnen, ist einem Zoosporangium homolog, dessen wahre Natur jedoch nur im Momente des Ausschwärmens, bei Anwesenheit von Wasser, agnoszierbar ist. Dort, wo dies Ausschwärmen unterbleibt, kann man, wie z. B. bei *Cystopus*, noch an der Zahl der Kerne und an ihrer charakteristischen Insertion an der Cytoplasmaperipherie die Zoosporangiennatur dieser Konidien erkennen.

Und schließlich noch ein Beispiel aus der Gruppe der Rotalgen. Wir kennen bei den Florideen zwei Arten der Fortpflanzung: eine ungeschlechtliche durch Tetrasporen und eine geschlechtliche vermittelt Carpogonien und Spermatangien. Im Gefolge der Befruchtung kommt jedoch noch eine weitere Art der vegetativen Vermehrung mit Hilfe von sogenannten Carposporen vor, die jedoch nur nach erfolgter Befruchtung entstehen. Da, wie wir später sehen werden, das Tetrasporangium einem aplanosporen Zoosporangium, die Geschlechtsorgane ♀ und ♂ Gametangien homolog sind, so stellen die Carposporen eine für die Florideen charakteristische und hier neu entstandene Art der Sporenbildung dar, die wir mit keiner uns aus dem Reich der Protophyten bekannten Vermehrungsweise homologisieren können. Fragen wir nach einem ökologischen Zusammenhang, so können wir höchstens die Unbeweglichkeit der Spermastien und die hierdurch herabgesetzte Wahrscheinlichkeit einer Befruchtung für die Steigerung der aus der Befruchtung hervorgehenden Sporenbildung verantwortlich machen. Doch müßte diese Annahme vorher noch statistisch erhärtet werden.

Die vergleichende Betrachtung dieser aufs Geratewohl ausgesuchten Beispiele ergibt, daß alle diese Sporen einige gemeinsame Merkmale aufweisen, die durch die ähnliche Funktion bedingt sind. Ihrem Wesen nach jedoch können wir mehr oder weniger bedeutende Unterschiede an ihnen feststellen. In allen solchen und ähnlichen Fällen sind wir aber gewohnt von „Zellen“, Sporenzellen etc. zu reden. Wir erkennen an den angeführten Beispielen, daß die entwicklungsgeschichtliche Wertigkeit solcher Zellen recht verschieden sein kann, daß ihre Funktion und ihre durch sie bedingte Gestalt

zwar analog sind, daß sie sich aber untereinander nicht immer homologisieren lassen.

Die weitere Frage, die sich aus der vorangehenden Betrachtung ergibt, wird die sein, ob sich auch im vegetativen Anteil der Protophyten solche Verschiedenheiten in der Wertigkeit der Zelle konstatieren lassen. Denn, wenn bei den Fortpflanzungsorganen, die ihrer phylogenetischen Herkunft nach im allgemeinen weit einheitlicher sind, solche konstatierbare Verschiedenheiten vorkommen können, so müssen wir a priori schon beim Soma, der den Außenfaktoren unmittelbarer ausgesetzt und daher plastischer ist, eine Verschiedenheit in der Wertigkeit der einzelnen Zelltypen vermuten. Es fragt sich nur, welche Kriterien zur Lösung dieser Frage herangezogen werden können. Die äußere Morphologie allein wird nach dem bisher Gesagten nicht genügen, um die wahre Konstitution der Zelle zu bestimmen. Dafür wird man um so schärfer die Vorgänge bei der Zellvermehrung einerseits und das Verhalten des Zellkernes andererseits ins Auge fassen müssen. Die Bedeutung, die bei dieser Problemstellung dem Zellkern zufällt, liegt in dem Umstande, daß er in seinem Konstitutionsaufbau autonomer ist als die Zelle. Handelt es sich nun um eine „einzellige“ Form, so wird man, falls die äußere Morphologie nichts Sicheres zur Erkenntnis der phylogenetischen Wertigkeit dieser Zelle bietet, zu einer um so subtileren Analyse der Kernvorgänge greifen. Eine solche wird aber nur dann zu einem Ziele führen, wenn wir uns darüber klar sind, daß in den Kernen eine Reihe von verwertbaren Merkmalen enthalten ist und daß zwischen den Kernen der einzelnen Protophytengruppen konstitutionelle Unterschiede bestehen, die nur im Sinne von phylogenetischen Entwicklungsstufen des Zellkernes gedeutet werden können. In demselben Sinne wird man auch die Modalitäten der Zellteilung und Zellvermehrung einer vergleichend-entwicklungsgeschichtlichen Betrachtung unterziehen müssen. Und wenn zwischen diesen beiden Vorgängen eine adäquate Beziehung herrscht, so wird dadurch die Möglichkeit gegeben sein, die innerhalb der Protophyten vertretenen Zelltypen in phylogenetischer Reihenfolge zu betrachten. Ich will daher die Grundzüge einer solchen Betrachtungsweise im folgenden skizzieren.

Was zunächst den Zellkern betrifft, so liegt seine Bedeutung als Faktor phylogenetischer Studien in zwei Umständen. Zunächst ist es für die Systematik wichtig, die Zahl der Kerne in den Zellen des Somas wie auch der fertilen Teile festzustellen. Denn gerade in bestimmten Organen, wie z. B. in den vegetativen Sporangien oder

in den Geschlechtsorganen, gibt die Zahl der Kerne wichtige Aufschlüsse über die Herkunft dieser Organe selbst sowie auch, unter Umständen, des betreffenden Organismus. Ebenso wichtig ist es, die Kernzahl in Keimlingen zu ermitteln, wie überhaupt auf die Zahlenverhältnisse in den verschiedenen Zellen während der Ontogenese einer bestimmten Art geachtet werden muß. Ferner werden auch die spezifischen Funktionen des Zellkernes und die hiedurch bedingte Form und Struktur desselben berücksichtigt werden müssen u. dgl. m. Neben diesen morphologisch-physiologischen Merkmalen spielt für den Protophytensystematiker die Kernkonstitution die allergrößte Rolle, die jedoch nur auf Grund einer morphogenetischen Analyse während der Mitose ermittelt werden kann. Die Konstitution eines bestimmten Kerntypus stellt gewissermaßen den Genotypus desselben dar und wenn von verschiedenen Kerntypen die Rede ist, so sind darunter immer Konstitutionstypen, als der Ausdruck phylogenetischer Entwicklungsstufen des Zellkernes, zu verstehen. Auf die Einzelheiten, die sich aus den Kernuntersuchungen ergeben und zur Aufstellung solcher Kerntypen geführt haben, brauche ich mich an dieser Stelle nicht einzulassen<sup>1)</sup>; im Rahmen dieser Darstellung wird es genügen, wenn ich die wichtigsten Gesichtspunkte, soweit sie für unsere Betrachtung von Belang sind, hervorheben werde. Derzeit lassen sich folgende Grundsätze aufstellen:

1. Die Konstitution des Zellkernes ist bei den verschiedenen Gruppen der Protophyten verschieden hoch entwickelt.

2. Die Entwicklungshöhe der Kernkonstitution stimmt im allgemeinen mit der Organisationshöhe einer bestimmten systematischen Einheit überein, wobei allerdings auch Diskrepanzen zwischen der genotypischen Konstitution des Kernes und dem Phänotypus der betreffenden Organismen, beziehungsweise Organismengruppen, vorkommen können.

3. Der primitivste derzeit bekannte Kerntypus ist das „Amphikaryon“, welches im Karyosom (Amphinucleolus) die lokomotorische und die generative Komponente enthält. Der Amphinucleolus muß als die Grundeinheit, „Karyoenergide“, aufgefaßt werden, von der die übrigen Kerntypen, mit höherer Konstitution, abzuleiten sind.

4. Die höhere Konstitution der Protophytenkerne wird durch Integration mehrerer Karyoenergiden zu einem zellphysiologisch einheitlich erscheinenden Kernindividuum höherer Ordnung erreicht. Die

<sup>1)</sup> Vgl. Hartmann, Schussnig.

Natur solcher Polykaryen ergibt sich aus dem Verhalten der darin enthaltenen Energiden während der Mitose; das Vorkommen in einem bestimmten Organismus (beziehungsweise Organismengruppe) ist phylogenetisch bedingt.

Zu Punkt 2 ist folgendes noch zu bemerken: Die ursprünglichsten Kerntypen finden wir derzeit bei den Flagellaten und denjenigen Protophyten, die in naher Beziehung zu jenen stehen; dagegen wird mit zunehmender Organisationshöhe die Konstitution des Zellkernes bei den am stärksten abgeleiteten Thallophytengruppen immer komplexer. Natürlich besitzen die hochorganisierten Flagellaten (wie beispielsweise die Polymastigiden) auch schon hochkonstituierte Zellkerne, ein Umstand, der für den polyphyletischen Entwicklungslauf der Protistenkerne spricht und der für die Ableitung der höheren Thallophyten in Betracht kommen wird. Weiters können wir aus dem Gesagten schließen, daß, gleichviel wie die jeweilige Organisationshöhe der einzelnen Flagellatengruppen beschaffen ist und abgesehen von einzelnen extrem abgeleiteten Klassen, sie in ihrer Gesamtheit betrachtet als die relativ am tiefsten stehenden Organismen angesprochen werden können. Eine wesentliche Stütze für diese These haben wir in dem konstitutionellen Verhalten der Zellkerne sowie in ihrer weiteren Entwicklung in den Zellen der höher- und höchststehenden Protophyten. Also nicht nur die morphologische Betrachtung, sondern auch die cytologischen Verhältnisse zwingen uns zu dem logischen Schluß, daß in den Flagellaten der Ursprung der höheren Protophyten (und Protozoen) zu suchen ist.<sup>1)</sup> Wenn wir die höheren Protophyten von den Flagellaten ableiten, so sind damit zwei Gedankengänge verknüpft. Den ersten können wir in der Weise formulieren, daß wir sagen: die Schwärmer, welche als Fortpflanzungszellen in Erscheinung treten, sind den freilebenden Flagellaten homolog, wobei dieser Satz in der allgemeinsten Form zu verstehen ist, denn für viele Thallophyten können wir heute noch nicht bestimmte Flagellatenahnen angeben. Der zweite Gedanke ist der, daß wir den Zelltypus der algen- und pilzähnlichen Protophyten vom Zelltypus der Flagellaten ableiten. Ob und in welcher Weise dies geschehen darf, bedarf noch einer Erläuterung und zu diesem Zwecke wird man auf die Flagellaten zurückgreifen müssen.

<sup>1)</sup> Die in jüngster Zeit von C. Mez vertretene entgegengesetzte Ansicht, wonach die Flagellaten von freigewordenen Algen- und Pilzschwärmern abzuleiten wären, widerspricht allen bisher ermittelten Tatsachen und ist als vollkommen mißglückt zu bezeichnen.

Die charakteristischen Züge der Flagellatenorganisation sind: Einzelligkeit, die durch Geißeln (Flagellen) bewerkstelligte Beweglichkeit und die vegetative Vermehrungsweise durch Zellteilung, welche stets eine Längsteilung ist. Sexuelle Vorgänge konnten bei einer größeren Anzahl von Gruppen nicht nachgewiesen werden (wie z. B. bei den Chrysomonadinen, Cryptomonadinen u. a.), bei anderen dagegen ist eine Sexualität deutlich ausgeprägt (Phytomonaden, Eugleniden) oder zumindest sehr wahrscheinlich (z. B. bei den Dinoflagellaten). Meines Erachtens ist in diesem Punkte Vorsicht geboten, denn gerade die niederen Formen unter den Flagellaten entziehen sich durch die Schwierigkeit in der Beschaffung des nötigen Materials und durch die geringen Dimensionen noch immer einer ergiebigen Beobachtung. Es ist daher nicht ausgeschlossen, daß auch die jetzt für asexuell gehaltenen Gruppen eine geschlechtliche Fortpflanzung besitzen, die sich vielleicht anders abspielt als wir es erwarten.

Wir müssen also die Charakteristik der Flagellaten, unter Heranziehung unserer derzeitigen Kenntnisse, erweitern. Die Flagellaten sind einzellige,<sup>1)</sup> freibewegliche Organismen, deren Vermehrung durch Längsteilung geschieht und außerdem sowohl eine vegetative Fortpflanzung durch Agameten als auch in einigen Fällen eine geschlechtliche Fortpflanzung besitzen, welche letztere alle Übergänge von Isogamie—Anisogamie bis zur Oogamie aufweist. Trotz den sexuellen Vorgängen ist ein Generationswechsel nirgends ausgebildet. Ferner zeichnen sich die Flagellaten durch eine ihnen eigene Zellorganisation aus, die namentlich in der Konstitution des Kernes, in der Ausbildung von mit dem Kern in genetischer Beziehung stehenden Strukturen (wie Geißelapparat, Blepharoplasten, Stützfibrillen etc.), in der Ausbildung kontraktiler Strukturen, Metabolie etc. gelegen ist. Fast alle die erwähnten Merkmale fehlen bei den somatischen Zellen der höheren Protophyten, treten dagegen in mehr oder minder ausgeprägter Form bei den Fortpflanzungszellen derselben zum Vorschein.

Damit ist der Komplex von Organisationsmerkmalen der Flagellaten noch nicht erschöpft. Wohl trifft die soeben skizzierte Organisation bei der großen Mehrzahl der Mastigophoren zu; es gibt aber auch Typen unter ihnen (die übrigens den verschiedensten Verwandtschaftskreisen zugehören können), bei welchen ein Organisations-

---

<sup>1)</sup> Hier ist der Begriff „einzellig“ natürlich bloß in morphologisch-deskriptivem Sinne gebraucht. Wir wissen, daß die Flagellatenzelle in vielen Fällen virtuell die absolute Einzelligkeit überschritten hat.

wechsel vor sich gegangen ist. Diese Erscheinung hat vorerst ein entwicklungsmechanisches Interesse und, soweit sich dies heute überblicken läßt, sind es hauptsächlich vier Entwicklungstendenzen, die sowohl für die morphologische Ausgestaltung als auch für die Systematik in Betracht gezogen werden müssen. Ich meine damit jene Organisationsrichtungen, die man kurz als die rhizopodiale, die palmelloïde, die coenobiale und die blastoïde bezeichnen kann. Damit ist vorderhand bloß die Tatsache eines solchen Organisationswechsels hervorgehoben, ohne irgendwelche systematische Vorstellungen daran zu knüpfen.

Unsere Kenntnisse von der Umwandlung der monadoïden in die rhizopodiale Organisation erfuhren durch die zahlreichen Untersuchungen A. Paschers eine wesentliche Vertiefung. Wir wissen heute (besonders häufig spielt sich dieser Vorgang bei den Chrysoomonaden ab), daß die Flagellatenzelle entweder vorübergehend oder mehr weniger dauernd eine amöboïde Gestalt annimmt, Pseudo-, beziehungsweise Rhizopodien aussendet, mit deren Hilfe sie eine Ortsveränderung ausführen und feste Nahrungskörper nach tierischer Art aufnehmen kann. Diese Erscheinung ist fürs erste recht bemerkenswert, besonders, weil sie bei gefärbten autotrophen Formen auftritt. Doch haben gerade die Untersuchungen der letzten Zeit auf dem Gebiete der Ernährungsphysiologie der niederen Protophyten gezeigt, daß es mit der rein autotrophen Ernährung dieser Organismen seine Bewandnis hat, insoferne, als sie auch am normalen Standorte neben anorganischer auch organische Nahrung aufzunehmen vermögen. Die rhizopodiale Organisation wäre also mithin nichts anderes als der sichtbare morphologische Ausdruck einer allmählich vor sich gegangenen und schon weit vorgeschrittenen Anpassung autotropher Organismen an die heterotrophe Lebensweise.

Die palmelloïde Organisation beruht auf der Erscheinung, daß die ursprünglich freibeweglichen Flagellatenzellen durch Verlust der Geißeln, beziehungsweise durch Außerfunktionssetzung derselben die Beweglichkeit einbüßen; dabei umhüllen sie sich entweder einzeln oder zu mehreren zusammen mit einer von den Zellen selber ausgeschiedenen, mehr weniger mächtigen Gallertsubstanz. Der palmelloïde Zustand kann entweder vorübergehend sein, in welchem Falle er lediglich den ökologischen Wert eines Ruhestadiums hat, oder aber er kann ein morphologisch fixierter, dauernder sein. Solche palmelloïden Zustände sind, mit Ausnahme der Chloromonaden und Euglenoidinen, bisher in allen Flagellatenreihen gefunden worden.

Auch die Coenobienbildung ist eine in den verschiedensten Verwandtschaftskreisen der Flagellaten nicht seltene Erscheinung. Es sei z. B. nur an Formen wie *Synura*, *Uroglena* unter den Chrysoomonaden, an die Volvocinen unter den Phytomonaden u. a. erinnert. Die Gallertbildung spielt auch bei solchen Gebilden als Verbindungsmittel eine nicht unwesentliche Rolle; doch besteht der Unterschied gegenüber den Palmellen darin, daß bei den Coenobien die Beweglichkeit der Einzelindividuen nicht verloren geht, sondern durch Erlangung einer komplizierteren Mechanik in den Dienst der Bewegung des ganzen Coenobiums tritt.<sup>1)</sup> Für die abgeleiteten Coenobientypen ist es ferner charakteristisch, daß unter den Einzelindividuen des Verbandes eine mehr weniger weitgehende physiologische Differenzierung stattfindet.

Als den „blastoïden“ Typus möchte ich jene Art der Umbildung der Flagellatenzelle bezeichnen, wie sie z. B. bei den Klebsschen Phytodinieen unter den Dinoflagellaten verwirklicht ist. Es handelt sich hier um Formen, die dauernd in einen cystenähnlichen Zustand übergegangen sind, dementsprechend eine Membranhülle besitzen und das Schwärmstadium nur zu Vermehrungszwecken ausbilden. Ein solcher Zustand dürfte nicht nur bei den Dinoflagellaten allein vorkommen, wie ich einer mündlichen Mitteilung Prof. Paschers entnehme.

Fassen wir nun diese vier Organisationstypen näher ins Auge und fragen wir uns, welche Gesichtspunkte für die Systematik der Protophyten im allgemeinen und der Flagellaten im besonderen daraus gewonnen werden können. Der rhizopodiale Organisationswechsel gibt uns eine Vorstellung über die Herkunft der sogenannten Rhizopoden. Das kommt jedoch für uns nicht in Betracht und es sei daher auf die Ausführungen von A. Pascher, F. Doflein, E. Jahn u. a. verwiesen. Wichtig für unsere Darstellungen ist dagegen die Feststellung, daß die Flagellaten in bezug auf die Rhizopoden als die ursprünglicheren Organismen zu gelten haben, wodurch die phyletische Stellung der ersteren nunmehr eine genaue Präzisierung erfährt. Für den Protophyten-Systematiker im besonderen ist der rhizopodiale Organisationswechsel für die systematische Stellung der Myxomyceten wichtig. Da sich in der Ontogenese eines Myxomyceten dieselben Organisationsetappen, nämlich die Umwandlung der mona-

<sup>1)</sup> Jene coenobialen Vereinigungen von festsitzenden Flagellaten, die man besser als „Stöcke“ bezeichnen kann, kommen für unsere Darlegungen nicht weiter in Betracht. Sie stellen einen besonderen Typus dar.

doïden Zoospore in die rhizopodiale Myxamöbe, wiederholen, wie wir es bei den freilebenden Flagellaten gesehen haben, so ist die abgeleitete Natur der Myxomyceten in bezug auf die Flagellaten eindeutig erwiesen. Dasselbe dürfte mutatis mutandis für gewisse Phycomyeten Gültigkeit haben. Schließlich möchte ich noch, mit Rücksicht auf spätere Erörterungen, betonen, daß es sich beim rhizopodialen Organisationswechsel tatsächlich um eine direkte Umwandlung einer monadoïden in eine amöboïde Zelle handelt.

Die Palmellastadien haben im allgemeinen die ökologische Bedeutung von Ruhezuständen. Die monadoïde Zellorganisation bleibt dabei in ihren Hauptzügen unverändert, wengleich die auffälligste Funktion, nämlich die Geißelbewegung, zeitweise oder für immer eingestellt wird. Daß die palmelloïd gewordenen Flagellatenzellen sich weiter teilen und auf diese Weise unter Umständen ansehnliche Lager erzeugen können, ist kein Wunder, denn die Lebensfähigkeit ist nicht erloschen, sondern sie befindet sich bloß in einem latenten Zustand. Letztere Erscheinung wird besonders bei jenen Formen prädominierend, bei denen das Palmellastadium die Hauptphase in der ontogenetischen Entwicklung darstellt, wo also die monadoïde Phase so weit unterdrückt ist, daß sie bloß zu Vermehrungszwecken in Erscheinung tritt. Ein solcher Fall ist in der Reihe der Tetrasporiinen verwirklicht. In der letzten Zeit hat A. Pascher auch bei anderen Flagellatengruppen palmelloïde Reihen gefunden, beziehungsweise ergänzt, so die *Chrysocapsinae* unter den Chrysomonaden, die *Phaeocapsinae* bei den Cryptomonaden und die *Phytodinieae* unter den Dinoflagellaten, was Pascher dazu führte, diese Reihen als Fortsetzungen der betreffenden Flagellatengruppen zu systematischen Einheiten des Typus „Algen“ zu machen. Das ist aber meines Erachtens ebenso wie für die Tetrasporineen nicht berechtigt, denn bei den palmelloïden Flagellatenreihen bleibt, wie schon oben gesagt wurde, die spezifische monadoïde Zellorganisation, wenn auch mit gewissen Reduktionen, weiter erhalten. Bei den Tetrasporalen z. B. ist die cytologische Übereinstimmung mit den monadoïden Phytonaden, wie ich bei der Gattung *Tetraspora* nachweisen konnte, deutlich vorhanden.<sup>1)</sup> Somit ist es viel natürlicher, wenn man die Tetrasporalen als eine palmelloïde Entwicklungsreihe von Phytonaden-ähnlichen Organismen auffaßt und sie mit letzteren in nahe

---

<sup>1)</sup> Gemeint sind natürlich die Formen, welche bestimmt zu den Tetrasporalen gehören.

Beziehung bringt.<sup>1)</sup> Die thalloïde Ausbildung der Gallertlager, welche gerade bei den Tetrasporiinen so hoch entwickelt sind, kann nicht als Kriterium für die Einordnung dieser Organismen in das Algensystem sein, denn erstens können wir im Reiche der Flagellaten die allmähliche Entstehung solcher Bildungen schrittweise verfolgen und andererseits sind bestimmt geformte Gallertlager von geradezu spezifischer Ausbildung ökologisch bedingte Bildungen, die an den verschiedensten Stellen des Protophytensystems ganz unabhängig voneinander entstanden sind. Ich erinnere z. B. nur an die Gallertschläuche und Gallertstiele gewisser Benthosbacillarien (*Schizonema*, *Licmophora* u. a. m.).

Die dritte Organisationsmöglichkeit, der coenobiale Verband, ist ebenfalls eine unter den Flagellaten häufige Erscheinung und an keine bestimmte Verwandtschaft gebunden. Auch hier gibt es Abstufungen von der gelegentlichen, mehr weniger vorübergehenden, bis zur erblich stabilisierten Assoziierung. Das Coenobium, als ökologisch bedingte morphologische Einheit höherer Ordnung, ist kein spezifisches Merkmal der Flagellaten, denn wir finden es auch bei den sonstigen Protophyten nicht selten; wohl stellt es aber im Reiche der Mastigophoren die höchste Stufe der morphologischen Ausgestaltung dar, über die hinaus es die „Flagellaten“ nicht gebracht haben. Unter den Phytomonaden sind es die Volvocinen, die in dieser Richtung das Höchste erreicht haben, insoferne, als zwischen den einzelnen Zellindividuen des Coenobiums eine weitgehende gegenseitige Abhängigkeit und eine fortschreitende physiologische Differenzierung Platz gegriffen hat. Sie sind aber trotzdem Flagellaten geblieben und keine „Algen“ geworden, wie das aus der Prüfung ihrer Zellorganisation deutlich genug hervorgeht (s. Entz G., Zimmermann W., Janet A., Hartmann M.).

Und was schließlich die blastoïde Organisationstendenz betrifft, möchte ich nur eines hervorheben: daß nämlich auch in diesem Falle der Flagellatencharakter bis zu einem gewissen Grade erhalten bleibt. Die äußere Ähnlichkeit solcher Bildungen mit Zellen von Algen z. B. berechtigt uns nicht, die blastoïden Typen der Flagellaten als direkte Übergangsformen zu den echten Algen anzunehmen. Auch hier handelt es sich um Konvergenzen, die im Bereich der heute lebenden Flagellaten in Sackgassen der Entwicklung geführt haben.

---

<sup>1)</sup> In der 3. Auflage des Oltmannsschen Algenbuches fand ich eine ganz ähnliche Auffassung.

Alle die erwähnten Organisationsmerkmale der Flagellaten sind aus der empirischen Betrachtung der vegetativen Stadien entnommen und dienen daher zur allgemeinen Charakterisierung dieser Organismen, allerdings eben nur im vegetativen Zustand. Zur Ergänzung muß noch ein sehr wichtiger Umstand Erwähnung finden, d. i. das Vorkommen sogenannter „Cysten“. Die Cystenbildung, die rein morphologisch betrachtet darin besteht, daß ein Flagellatenindividuum die Beweglichkeit aufgibt, sich abrundet und mit einer festen Hülle umgibt, gehört zu den wesentlichsten Organisationsmerkmalen des Flagellatenreiches. Nach alledem, was bis jetzt bekannt ist, wissen wir, daß eine vegetative Cystenbildung und eine solche vorkommt, bei der Sexualvorgänge im Spiele sind. Der wesentliche Unterschied zwischen diesen zwei Arten der Cystenbildung scheint darin zu bestehen, daß nach der vegetativen Encystierung das encystierte Individuum sich seiner Hülle entledigt und, ohne irgendwelche Teilungen vorzunehmen, in der Einzahl die Cystenhülle verläßt. Für die sexuelle Cystenbildung scheint dagegen die Regel zu sein, daß bei der Auskeimung der Cyste der Inhalt derselben in mehrere Tochterindividuen zerfällt und diese als Schwärmer, die sofort wieder das spezifische Aussehen erlangen, ausschlüpfen. Letztere verhalten sich wie normale vegetative Individuen, vermehren sich durch Längsteilung, bis wieder eine Encystierungsperiode kommt. Die Hauptphase der ontogenetischen Entwicklung liegt natürlich im monadoïden Abschnitt. Die Cyste repräsentiert einen Dauerzustand, der ökologisch bedingt ist und der Erhaltung der Art dient. Der Sexualcyste müssen wir in noch höherem Maße die Funktion eines Dauerorganes zusprechen, denn sie ist, nach allem was bisher bekannt wurde, diploïd. In diesem Zusammenhang möge nochmals auf die weiter oben angeführten Phytodinieen unter den Dinoflagellaten hingewiesen werden, die dauernd in den Cysten-zustand eingegangen sind, so ähnlich wie früher für den Palmella-zustand erwähnt wurde. In diesem Falle kommt die monadoïde Phase solcher Organismen nur für kurze Zeit zum Vorschein und dient dann, funktionell, zur Vermehrung. Cytologische Beobachtungen liegen über diese Einzelfälle nicht vor, doch wird man wohl annehmen müssen, daß es sich hiebei um vegetative Cysten handelt; denn bisher wurde kein wie immer gearteter Vorgang bekannt, der auf die Interpolierung eines Sexualaktes schließen ließe, der die Bildung dieser Cysten bedingen würde.

Fassen wir die Sexualcyste nochmals ins Auge, so läßt sich zu ihrer Charakterisierung folgendes sagen: Sie entsteht in unmittelbarer

Folge eines Sexualaktes (Isogamie oder Autogamie), besitzt eine feste Membran, die eine geringe Permeabilität aufweist; der Inhalt verleiht ihr infolge der reichen darin aufgestapelten Nahrungsstoffe den Charakter eines Reserveorganes und die spezifisch monadoïden Zellorgane (Geißelapparate etc.) werden abgestoßen oder resorbiert. Bei der Auskeimung teilt sich dieser im latenten Zustand befindliche Cysteninhalte und liefert wiederum monadoïde Individuen in wechselnder Zahl. Dabei werden vom Kern aus die für die Flagellatenorganisation notwendigen Organellen frisch gebildet, wie überhaupt der Kern in diesem Falle als Reservoir für die weitere ontogenetische Entwicklung funktioniert. Er birgt in sich das „genotypische Potential“, wie ich die Summe aller, zunächst für das angeführte Beispiel, spezifischen Konstitutionsmerkmale der Zelle bezeichnen möchte. Der Phänotypus der Cyste ist ein ganz anderer, wir kennen auch die Ursachen davon, und so wechselt in der Ontogenie der Flagellaten immer eine Phase mit allen den erwähnten Merkmalen für den monadoïden Typus mit einer Phase ab, die etwas ganz anderes vorstellt. Ich möchte diesen Vorgang als den „konstitutionellen Phasenwechsel“ bezeichnen. Die Bedeutung desselben liegt einerseits darin, daß er in erster Linie durch einen rhythmischen Wechsel in der Kernkonstitution dieser beiden Phasen gekennzeichnet ist, und andererseits, daß er mit dem Kernphasenwechsel parallel laufen kann.

Wenn wir nun an eine Fortentwicklung des Protophytenreiches, mit den Flagellaten als Ausgangspunkt, denken, so müssen wir zunächst die Konstitution der Zelle der höheren Protophyten betrachten. Auch hier wird uns die ontogenetische Analyse gute Dienste erweisen; und wenn wir, die Gesamtheit überblickend, die ontogenetischen Vorgänge zu einem Normaltypus abstrahieren, so kommen wir zu folgenden Ergebnissen:

1. In der vegetativen Phase der Ontogenese finden wir die „Zelle“, die ein physiologisch präzis gekennzeichnetes und für jede Art auch morphologisch bestimmt erkennbares Individuum darstellt. Dieses Gebilde, das wir deskriptiv auch als „Zelle“ bezeichnen, teilt sich zum Zwecke der Vermehrung (bei einzelligen) oder zum Aufbau des Thallus (bei mehrzelligen Protophyten), u. zw. immer (besondere Fälle bei Organdifferenzierung ausgenommen) quer zu ihrer morphologischen Längsachse.

2. Bei der Fortpflanzung kann sich, prospektiv, jede so geartete Zelle in ein sogenanntes Sporangium, beziehungsweise Gametangium

umwandeln, wobei eine mehr minder große Anzahl von Fortpflanzungs-„Zellen“ erzeugt werden, die, zum Unterschiede von der sie erzeugenden Mutterzelle, monadoïden Charakter bis in die letzten Konsequenzen besitzen. Mithin verleiht das „genotypische Potential“ einer solchen Zelle (der Algen und Pilze) den Anwert eines Sporangiums (Gametangiums).

3. Wenn eine solche Zelle der Algen und Pilze, die ich von nun an als „Phycoblast“ bezeichnen will, monocytoenergид und monokaryoenergид zugleich ist, so stellt sie, phylogenetisch betrachtet, einen ganz ähnlichen Fall dar wie die Sexualcyste der Flagellaten; sie wandelt sich durch sukzedane Teilungen des Kernes in ein Sporangium um, welches eine größere Anzahl von Schwärmern liefert, die „monadocyt“ sind, d. h. sie besitzen den Charakter von Flagellatenzellen. Das sporangiale Potential einer solchen Zelle entwickelt sich in der Ontogenese sozusagen vor unseren Augen, als eine Wiederholung der phylogenetischen Herkunft von den Flagellaten. Ist der Zellkern eines Phycoblasten polyenergид, so ist das Potential der Zelle in das Polykarion verlegt; dieses letztere stellt gewissermaßen die latent ständig in der Zelle vorhandene Anlage des Sporangiums (beziehungsweise Gametangiums) dar.

So betrachtet erscheint uns die fortschreitende Entwicklung der Protophyten, deren eine Kardinalpunkt beim Übergang vom monadoïden zum phycoiden Zustand liegt, als eine Verschiebung im konstitutionellen Phasenwechsel unter starker Betonung der Cystenphase, die sich allmählich, als diploïde Phase, zu einem physiologisch selbständigen und teilungsfähigen Organismus emanzipiert hat. Den Phycoblast, der bei den höheren Protophyten zum Baustein der Entwicklung wurde, müssen wir mithin auf eine Sexualcyste der Flagellaten zurückführen.

Die wesentlichsten Stützen dieser Annahmen sind:

1. Die Unabhängigkeit der Kernteilung von der Plasmaspaltung und darauffolgender Bildung einer Trennungswand bei den ursprünglichen Protophyten des Phycoblastentypus. Die Zellteilung läßt sich, wie auch Pascher kürzlich darlegte, auf eine Endosporenbildung zurückführen.

2. Der komplizierte Membranbau bei ursprünglichen Typen, die durchaus an die Cystenbildungen der Flagellaten noch erinnern (z. B. *Heterocontae*, *Bacillarieae*, manche *Chlorophyceae*).

3. Die Richtung der ersten Kernspindel bei der Bildung der Fortpflanzungszellen in den Sporangien und Gametangien, die immer

quer zur morphologischen Längsachse des betreffenden Phycoblasten ist, daher die Trennungsfläche parallel mit der Längsachse liegt, wie bei den Flagellaten. Ausgenommen davon sind die Protophyten mit Polykaryon, wo die Polarisierung der Kernspindel, infolge der komplexen Zusammensetzung der Kerne, eine andere geworden ist (z. B. Tetrasporangien der Rhodophyten).

4. Die morphogenetischen Vorgänge im Zellkern sowohl bei der vegetativen Teilung, als auch bei den die Zoosporen einleitenden Mitosen, bei denen die vom Kern ausgehende Rekonstruktion des lokomotorischen Apparates erfolgt.

5. Die Chromatinreduktion vor der Verschmelzung der Gameten, beziehungsweise Gametenkerne. Davon mögen zwei besonders deutliche Beispiele erwähnt werden: *Olpidium Viciae*, bei welchem die noch getrennten Kerne der Zygote vor ihrer Verschmelzung Chromatin ausscheiden (s. S. Kusano); und *Spirogyra neglecta*, bei der A. Tröndle in den beiden noch nicht verschmolzenen Kernen der Zygospore die Synopsis und alle weiteren Stadien der Reduktionsteilung nachwies. Aus diesen Befunden läßt sich noch ein wichtiger Gesichtspunkt erschließen, daß nämlich der Phycoblast in bezug auf den Monadoblast diploider Herkunft ist (denn nur dann ist er der Sexualcyste der Flagellaten homolog) und außerdem bisexueller Natur, wofür u. a. die Versuche von F. Wettstein an *Vaucheria* einen Beleg lieferten (vgl. auch M. Hartmann).

Wir können nach dem Gesagten die Protophyten in zwei zellmorphologische Haupttypen einteilen, in die Monadophyta (Flagellaten und deren direkte Abkömmlinge) und in die Blastophyta, welche natürlich nicht als systematische Einheiten gedacht sind. Meine Ansicht geht nun dahin, daß zwischen Monadophyten und Blastophyten ein konstitutioneller Unterschied besteht, der nur auf dem oben angezeigten Wege zu überbrücken ist. Daher kann ich nicht der üblichen Auffassung einer direkten Ableitung der Algen und Pilze von den Flagellaten, wie sie gerade von A. Pascher, F. Oltmanns u. a. bis in die letzte Zeit vertreten wird, beistimmen. Und wenn auch die von mir angeführten Kriterien noch nicht in ausreichendem Maße durch entsprechend zahlreiche Beobachtungen bekräftigt erscheinen, sie sind einmal da und sprechen genug für sich. Die weitere Aufgabe wird daher darin bestehen müssen, solche Beobachtungen zu vermehren, anstatt wie bisher sie zu ignorieren.

Diese Ausführungen, die ich meinem eigentlichen, im Titel festgesetzten Thema vorausschicken mußte, werden in dieser ganz allgemeinen Form, in der sie gehalten sind, immerhin genügen, um eine scharfe Grenze zwischen Flagellaten und Algen zu ziehen. Wenn ich mich im folgenden noch mit zwei Flagellatengruppen speziell befasse, so geschieht dies aus dem Grunde, weil bis in die jüngste Zeit ihre systematische Stellung umstritten ist (vgl. F. Oltmanns II. Auflage, R. Wettstein III. Auflage).

Die Dinoflagellaten wurden und werden, einer übernommenen Tradition zufolge, zu den „Algen“ gerechnet, und zwar lag ursprünglich die Ursache dazu, wie F. Oltmanns ganz richtig bemerkt, ausschließlich in dem Bau des Panzers, dessen Gliederung in zwei mehr weniger deutliche Hälften eine Verwandtschaft zu den Bacillarieen möglich erscheinen ließ. Es klingt paradox, daß dieses einzige, nach Ansicht vieler Autoren „übereinstimmende“ Merkmal Jahrzehnte hindurch zur Richtschnur für die Systematik der Dinoflagellaten wurde. Der Anstoß war gegeben und ungeachtet aller übrigen Divergenzen wurden sie in die Zwangsjacke des Algensystems gesteckt. Heute ist man mit den Kenntnissen der Organisation, der Morphologie und Entwicklungsgeschichte dieser Organismen weiter gekommen, so daß, trotz einiger Lücken, besonders in den Erscheinungen der Fortpflanzung, eine Verwandtschaft mit den Bacillarieen und gar den Konjugaten kaum ernstlich verteidigt werden kann. In ihrer eigensten Organisation sind die Dinoflagellaten Monaden, wenn auch sehr hochentwickelte. Der Besitz von der Lokomotion dienenden Geißeln, die karyogene Entstehungsweise derselben, die Kernkonstitution, das komplizierte Vakuolensystem, das Vorkommen von Myonemfibrillen, rhizopodialen und palmelloïden Typen usw. sprechen eine deutliche Sprache zugunsten ihrer unmittelbaren Zugehörigkeit zu den Flagellaten. Aber die Panzerhülle! Was diese anbelangt, so verrät ihr Bau, ausgenommen die übrigens unsymmetrische Zweigliederung durch die Quersfurche, keine einzige Ähnlichkeit mit dem Panzer der Bacillarieen, welche uns zu einer Homologisierung der beiden Bildungen berechtigen würde. Quer- und Längsfurche sind autonome Bildungen, die mit dem Bewegungsmechanismus der Dinoflagellatenzelle im Zusammenhang stehen und mit dem Gürtelband der unbeweglichen oder ihre Fortbewegung auf ganz andere Weise bewerkstelligenden Bacillarieen absolut nichts zu tun haben. Die Panzerung, die Alveolierung, die Auflagerung der Membransculpturen durch extramembranöses Plasma, die wir bei Peridineen und Bacillarieen beobachten,

sind sehr interessante Konvergenzerscheinungen, aber eine phylogenetische Bedeutung kommt allen diesen Erscheinungen nicht zu.

Was die geschlechtliche Fortpflanzung der Dinoflagellaten anlangt, so sind die Angaben darüber sehr lückenhaft. Sehr wahrscheinlich ist eine Kopulation von Gameten, welche durch Vielfachteilung aus einer Mutterzelle entstehen dürften, ähnlich wie bei den Phytomonaden. Leider sind die Angaben von V. Dogiel, V. Jollos und A. Pascher darüber noch unvollständig. Dagegen scheinen mir die Angaben von E. Zederbauer und G. Entz, welche bei *Ceratium hirundinella* eine Kopulation ganzer Individuen gefunden haben wollen, recht problematischer Natur zu sein, schon aus dem Grunde, weil die Befunde zum Teil bloß an fixiertem Material gemacht sind. Ich habe jahrelang sowohl den marinen als auch Süßwasser-Ceratiene meine Aufmerksamkeit geschenkt, niemals ist es mir gelungen, auch nur ähnliche Erscheinungen zu sehen. Den Anhängern der Zygothengruppe waren die Zederbauerschen Abbildungen wegen ihrer äußerlichen Ähnlichkeit mit Kopulationsstadien bei Bacillarien und Konjugaten sehr willkommen und sie haben auf diese Weise zur Festigung der Ansicht von den verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen Peridineen und den übrigen zwei Gruppen der Zygothyten sehr viel beigetragen. Solange es aber nicht gelingt, den von Zederbauer beschriebenen Kopulationsakt bei *Ceratium hirundinella* und anderen Peridiniaceen im Leben lückenlos zu beobachten, wird es zweckmäßiger sein, diesem Vorgang keine allzu große Bedeutung beizumessen, umsomehr als Nipkow und Huber einwandfrei nachwiesen, daß die nach Zederbauer infolge der Kopulation entstandenen Cysten rein vegetativ entstehen und gewöhnliche Ruheorgane darstellen. Der entwicklungsgeschichtliche Abstand zwischen den einfacher organisierten Gymnodiniaceen und den höher stehenden Peridiniaceen ist unzweifelhaft ziemlich groß, so daß es denkbar wäre, daß bei letzteren die Gametenbildung rückgebildet ist und die Kopulation durch Verschmelzung der Zelleiber zweier Konjuganten vor sich geht. Wir hätten dann innerhalb der Dinoflagellaten einen ähnlichen Reduktionsvorgang in dem Fortpflanzungsakt zu verzeichnen, wie wir ihn in so vielen anderen Fällen beobachten, z. B. sehr schön bei den Bacillarien. Diese Ähnlichkeit als Stütze einer phylogenetischen Beziehung zwischen beiden Gruppen anzusehen, wäre jedoch trotzdem verfehlt, da wir genau wissen, daß die geschlechtliche Fortpflanzung bei den verschiedensten Organismenreihen zwar einen homologen Ursprung hat, später aber unabhängig davon in jedem einzelnen Falle einen eigenen

Weg einschlägt. Das Wesen dieser Umwandlungen in der geschlechtlichen Fortpflanzung ist immer dasselbe, die äußere Gestaltung jedoch, die in der Morphologie der Fortpflanzungsorgane und des Sexualaktes zum Ausdruck kommt, braucht nicht immer Gleichwertiges zu sein; sondern wir haben es meistens mit konvergenten Erscheinungen zu tun. Darauf wird bei der Besprechung der Bacillarieen noch näher eingegangen werden.

A. Pascher hat in der letzten Zeit eine Flagellatenreihe aufgestellt, die er mit dem Namen *Heterochloridales* belegte. Sie sind dadurch ausgezeichnet, daß die zwei Geißeln ungleich lang sind, die Chromatophoren eine gelbgrüne Farbe besitzen und als Assimilationsprodukt nicht Stärke, sondern Leucosin und Öl verarbeitet wird. Wenn auch die hiehergehörigen Formen im einzelnen noch nicht genügend bekannt und auf die Stichhaltigkeit der erwähnten Merkmale noch nicht genau geprüft sind, so scheint mir doch, daß sie sich von den übrigen gefärbten, besonders von den grünen Flagellaten genügend unterscheiden lassen, weshalb der Aufstellung einer besonderen Gruppe durch A. Pascher beigestimmt werden darf. Eine endgültige Entscheidung könnte allerdings nur durch vergleichende Untersuchungen des Geißelapparates herbeigeführt werden, eine Methode, die überhaupt, auch bei den übrigen Flagellaten- und Protophytenschwärmern, bisher fast gar keine Beachtung gefunden hat.

Indem im vorangehenden die Flagellatennatur der Peridineen betont und mithin diesen Organismen ihr Platz im System der Flagellaten zugewiesen wurde, ersteht die Frage, ob verwandtschaftliche Beziehungen der Dinoflagellaten zu sonstigen Protophyten vorhanden sind. Diese Frage müssen wir vor allem aus dem Grunde aufwerfen, weil vielfach die Peridineen mit Bacillarieen und Konjugaten in Zusammenhang gebracht werden (vgl. R. Wettstein, F. Oltmanns, Engler-Gilg u. a.). Zunächst muß ganz besonders betont werden, daß die Dinoflagellaten echte Monadophyten von stark abgeleitetem Charakter sind, deren Ursprung heute mit ziemlicher Sicherheit in den Cryptomonaden zu suchen ist. Dies wurde wiederholt behauptet; Pascher beschrieb sehr interessante Cryptomonaden mit seitlicher Geißelinsertion. Auch Oltmanns scheint ebenerwähnter Ansicht nicht ganz abgeneigt zu sein. Merkwürdigerweise blieb die Angabe V. Jollos, der bei *Gymnodinium fucorum* im Verlaufe der Ontogenie cryptomonadenartige Schwärmerstadien auftreten sah, bisher unberücksichtigt, obzwar mir gerade dieser Befund, Reinheit der Kulturen vorausgesetzt, ein wichtiger Beweis für die Abstammung der Dino-

flagellaten von Cryptomonaden erscheint. Denn wir gehen auch bei den anderen Protophyten in der Weise vor, daß wir die in der Ontogenie auftretenden monadoïden Schwärmerstadien als Grundlage für die verwandtschaftlichen Beziehungen zu freilebenden Flagellaten nehmen. Allerdings liegen die Verhältnisse bei den Dinoflagellaten etwas komplizierter vor als für gewöhnlich angenommen wird. So weit die Dinge heute überblickbar sind, hätten wir in dieser Flagellatenklasse drei Entwicklungsreihen vor uns. Die Gymnodinieen mit Cryptomonaden-Schwärmern als die ursprünglichste, die Peridinieen mit komplizierterer Organisation und *Gymnodinium*-Schwärmern und die Dinophysieen, deren Schwärmer bis heute unbekannt sind, die aber, ihrem Schalenbaue nach, auf die Prorocentrineen zurückgehen und als gesonderte Reihe aufgefaßt werden müssen. Dagegen kann ich mich mit der Ansicht Paschers, der die *Dinocapsales*, *Dinococcales* und *Dinotrichales* als direkte Abkömmlinge von den Dinoflagellaten zum „Algentypus“ auffaßt, nicht befreunden. Der Eindruck, den ich von diesen Organismen gewonnen habe, ist der, daß es sich entweder um dauernd in den Palmellazustand übergegangene Formentypen oder um solche, die ihre Hauptphase der Entwicklung im Zustand der Encystierung (vegetativ!) durchmachen, handelt. Die morphologische Ähnlichkeit mit gewissen Formenreihen der Chlorophyceen, die daraus resultiert, kann noch nicht als ausschlaggebendes Kriterium für das Ansprechen jener Dinoflagellatenreihen als Algentypen, also morphologisch gesprochen als Phycoblasten gelten. Zumindest so lange nicht, bis wir nicht in der Cytologie die erforderlichen Belege gefunden haben werden. Meiner Meinung nach sind die drei oben erwähnten Gruppen spezielle Entwicklungsreihen innerhalb des Dinoflagellatenkomplexes, die blind enden und nur eine bemerkenswerte Annäherung (keine Homologie!) an die Blastophyten zeigen.

Wie steht es nun mit den Beziehungen der Dinoflagellaten zu den Bacillarieen? Zunächst sei an einige allbekannte Dinge angeknüpft: Die *Bacillarieae centricae* vermehren sich vegetativ durch Zellteilung, wobei die Teilungsebene stets senkrecht zur Längsachse der Zelle gestellt ist. Wir haben weiter oben dargelegt, daß die Querteilung die Regel für alle Protophyten vom Phycoblastentypus ist. Der Grund ist offenbar der, daß in der Cyste, von der wir die Phycoblasten ableiten, die erste Trennungsebene in der Meridianebene liegt, wenn die Cyste (respektive Phycoblastenzelle) kugelig ist. Wird eine solche Zelle zweiachsig, so muß die Teilungsebene senkrecht

zur Längsachse orientiert sein. Das ist eine bekannte Regel. Von den Anhängern der direkten Ableitung der Algen von den Flagellaten wird nun geltend gemacht, daß sowohl bei den Peridineen als auch bei einigen Volvocineen die Teilungsebene bereits schief liege und diese schiefe Lage wird als ein Übergang zur Querteilung der Algenzelle aufgefaßt. Ich glaube, daß dies eine Täuschung ist. Die schiefe Richtung der Teilungsebene bei den Peridineen hängt offenbar mit der Orientierung des Zellkerns und seiner Teilungsspindel zusammen, und diese wiederum steht in Zusammenhang mit dem asymmetrischen Bau des Panzers überhaupt. Warum die Teilungsebene bei Chlamydomonaden schief steht, wissen wir nicht. Jedenfalls möge nicht außer acht gelassen werden, daß die Sexualcyste, von der wir die Phycoblasten abgeleitet haben, ein konstitutionell ganz verschiedenes Gebilde ist, und, wenn darin die Teilungsebene quer liegt, so ist das einfach mechanisch zu erklären. Phylogenetisch wichtig ist bloß der Umstand, daß bei den Protophyten des Phycoblastentypus die erste Teilungsebene bei der Bildung der Schwärmer längs, also senkrecht zur Teilungsebene der vegetativen Zellen, liegt. Das ist ein Verhalten, welches mit zu jenen Merkmalen gehört, die den Rückschlag in der Entwicklung bei der Ausbildung der Fortpflanzungsorgane kennzeichnen. Doch kehren wir zu den Bacillarieen zurück.

Die Längsachse bei den Bacillarieen ist immer die, welche durch den Mittelpunkt der beiden Valven durchgeht, ganz unabhängig von der Längsausdehnung der Bacillarieenzelle. Da diese letztere Dimension im allgemeinen von der Einschaltung von Zwischenbändern abhängt, so kann die Längsachse verschieden lang ausfallen. Bei den centrisch gebauten Bacillarieen ist die Längsachse tatsächlich (im allgemeinen wenigstens) die längste, bei den pennaten Formen die kürzeste oder eine der kürzesten. Durch die Lage der Teilungsebene und die Richtung der Längsachse ist die räumliche Orientierung der Bacillarieenzelle ein für allemal fixiert.

Der Zellkern der *Bacillarieae centricae* ist ein typischer Karyosomkern, wie uns J. Ikari kürzlich an *Coscinodiscus subbuliens* gezeigt hat. Das Chromatin ist offenbar der Hauptmasse nach im Karyosom lokalisiert, zeigt aber auch eine starke diffuse Verteilung im Außenkern. Im Karyosom befindet sich das Teilungszentrum, welches bei der Prophase, in der das Karyosom verschwunden, die Chromatinfäden aber spiralartig ausgebildet sind, eine intranukleäre Spindel liefert. Diese läßt zwei deutlich differenzierbare Bestandteile erkennen, indem sie aus Spindelfasern, die einen ellipsoidischen Raum ein-

nehmen, und aus dem eigentlichen Centriol besteht, welches zwischen sich eine faserige Centrodeseose spannt, die gemeinsam mit den früher erwähnten Spindelfasern die Gesamtspindel liefert. Bei der telophasischen Rekonstruktion verklumpen die Chromatinfäden zum Tochterkaryosom, wobei sicherlich auch das Centrosom einbezogen wird. Die Spindel liegt genau parallel mit der Längsachse der Zelle, die Teilungsebene also ist quer orientiert. Wie die Neubildung der Membran an den freien Flächen der Tochterzellen vor sich geht, hat uns am besten P. Bergon bei *Biddulphia mobiliensis* gezeigt.

Außer dieser vegetativen Vermehrung durch Zweiteilung kommt eine sexuelle Fortpflanzung mittels Gameten (Mikrosporen) vor. Die Angaben darüber sind bis auf den heutigen Tag etwas unsicher; doch wird man nicht weit fehl gehen, wenn man diese Fortpflanzungszellen als Gameten anspricht. Sowohl Wettstein als auch Oltmanns scheinen diese Deutung akzeptiert zu haben. Wenigstens sind die Angaben Karstens für *Corethron Valdiviae* dieser Auffassung äußerst günstig. Ob es sich um Isogameten oder um Anisogameten oder um beides handelt, läßt sich zur Stunde nicht mit Sicherheit feststellen, doch sprechen die Befunde (vgl. u. a. P. Schmidt) entschieden für die Annahme, daß beide Arten der Gametenbildung vertreten sind. Herrscht über diesen Punkt noch Unklarheit, so sind wir über den feineren Bau der Schwärmer sowie der Bildungsvorgänge derselben, schon gar nicht informiert. Denn nur der äußere und innere Bau der Gameten kann uns eine Auskunft über den Anschluß an eine bestimmte Flagellatengruppe geben. Die Annahme Paschers, der die Bacillarieen von Chrysomonaden abgeleitet wissen möchte, basiert hauptsächlich auf gewissen Ähnlichkeiten im Membranbau der Bacillarieen einerseits und der Chrysomonadencysten andererseits (zusammengesetzter Membranbau, Verkieselung u. a.). Die Auseinandersetzungen Paschers haben sicherlich sehr viel Bestechendes und es will mir scheinen, daß dieser Autor vielleicht nicht gar weit vom Ziel geschossen hat. Doch besteht bei der bloßen morphologischen Betrachtung einzelliger Organismen immer die Gefahr, daß man konvergente Typen vor sich hat. Maßgebend ist für mich in diesen wie in allen ähnlichen Fällen stets nur die Morphologie und Cytologie der Schwärmer, denn hier hat man homologe Vergleichsobjekte in der Hand.

Es ist nun äußerst interessant, daß bei der Gametenbildung zunächst eine normale Zweiteilung der Mutterzelle erfolgt, wie wir das am besten bei *Biddulphia mobiliensis* sehen. Erst in diesen zwei

Tochterzellen setzen die Teilungen für die Gametenbildung ein, und diese sind, zum Unterschied der ersteren, der Hauptsache nach längs gerichtet in bezug auf die Längsachse der Zelle. Das kann man aus der Lage der Zellkerne und aus der Aufeinanderfolge der Teilungsflächen aus den Bergonschen Abbildungen herauslesen. Noch deutlicher ist die longitudinale Orientierung der Teilungsebenen in der Abbildung A J. Pavillards, die sich auf die Gametenbildung von *Coscinodiscus oculus-Iridis* bezieht. Die Zweiteilung der Mutterzelle, die der eigentlichen Gametenbildung vorangeht, ist wohl nur im Sinne J. Schillers zu verstehen, der die Mikrosporenbildung mit den sogenannten „Dauersporen“ in Zusammenhang bringt. Wir hätten mithin in einer „Zelle“ der centriscen Bacillarieen zwei Einheiten zu einem Individuum vereinigt, wobei diese zwei Einheiten auf zwei Cysten (Dauersporen) zurückführbar sind. Der Phänotypus der centriscen Diatomeenzelle ist also auch abgeleitet, phylogenetisch verhältnismäßig jung, daher wiederholt sich bei der Gametenbildung zuerst die Ausbildung je zweier Cysten, als phylogenetisch ältere Komponenten der Zelle, und dann erst erfolgt die Gametenbildung, wie sie in einer Cyste eben nichts Neues ist. So betrachtet erscheint uns die Zelle der centriscen Diatomeen in einem ganz anderen Lichte und wir werden darauf noch zurückkommen.

Eine weitere Konsequenz, mit der uns G. Karsten bekannt gemacht hat, ist die, daß die vegetative Zelle dieser Bacillarieengruppe haploid erscheint, denn er konnte an *Corethron* nachweisen, daß nur die Zygote diploid ist. Es ist sicherlich nicht gewagt, dasselbe auch für die übrigen centriscen Diatomeen anzunehmen, umso mehr, wenn man den soeben skizzierten konstitutionellen Zellaufbau der Betrachtung zugrundelegt.

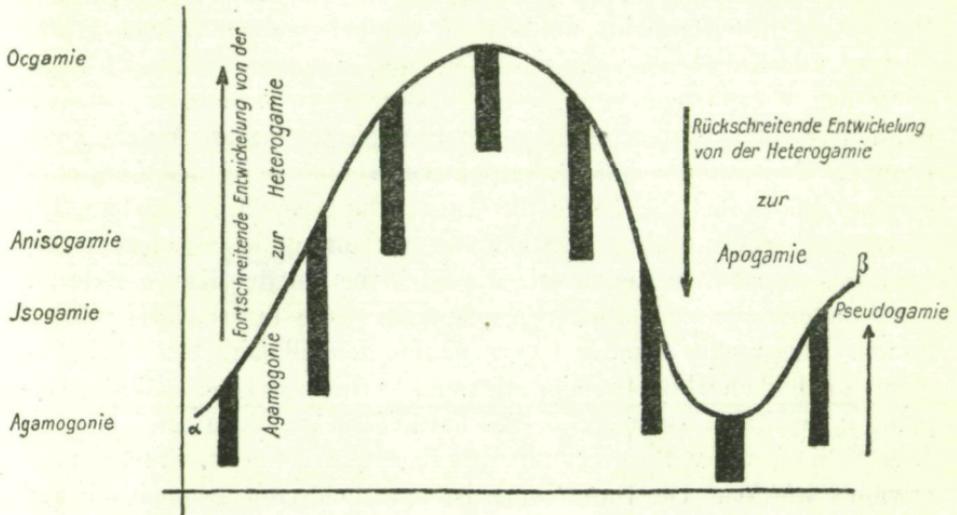
Wenden wir uns nun zu den *Bacillarieae pennatae*. Im Gesamtbau der Zelle, vor allem ihrer Membran, läßt sich kein prinzipieller Unterschied gegenüber den Centriscen feststellen. Entsprechend ihrer dominierend benthonischen Lebensweise weisen sie eine starke Abkürzung der Längsachse auf, und als Novum, als Neuerwerbung, tritt der Raphenapparat hinzu, der mit einer sekundär erworbenen Lokomotion in kausalem Zusammenhang steht. Außerdem wird in letzter Zeit mit Recht auf den Umstand hingewiesen, daß die vegetative Zelle der pennaten Diatomaceen diploid ist, was einen wesentlichen Unterschied gegenüber den centriscen Bacillarieen bedeutet. Man erblickt darin eine tiefe Kluft zwischen diesen beiden Reihen und ist geneigt, den Unterschied noch stärker zu akzentuieren als er es in

Wirklichkeit verdient. Wollen wir daher prüfen, wie der genetische Zusammenhang zwischen centrischen und pennaten Bacillarieen zu denken ist.

Zunächst sei darauf hingewiesen, daß der Zellkern der pennaten Diatomeen, zum Unterschied von den centrischen, polyenergidem Aufbau ist, was aus den glänzenden Untersuchungen R. Lauterborns wohl deutlich genug hervorgeht. Dieses Faktum steht im Einklang mit der sexuellen Fortpflanzung, die hier besprochen werden soll. Der ursprünglichste Fall, der bisher gut bekannt ist, findet sich bei *Rhopalodia gibba*. Hier treten zwei Kopulanten zusammen und der Inhalt derselben macht eine Längsteilung durch, aus der je zwei „Gameten“ resultieren. Wir wissen auch, daß diesem Vorgang Kernteilungen vorangehen, so daß jeder Gamet einen Groß- und einen Kleinkern enthält. Beim Kopulationsakt fließen die vier Gameten paarweise zusammen, woraus zwei Zygoten (Auxosporen) hervorgehen. Die übrigen Fälle der „Auxosporenbildung“, die auch im Algenbuch von Oltmanns besprochen sind, können wir vernachlässigen, zumal es sich um abgeleitete, z. T. um auto-, respektive apogame Vorgänge handelt, die unsere Betrachtung nicht weiter beeinträchtigen. Meine Auffassung geht nun dahin, daß wir es im Falle von *Rhopalodia* mit einem extrem abgeleiteten Vorgang zu tun haben, der phylogenetisch auf die Gameten-(Mikrosporen-)bildung der *Centricae* zurückzuführen ist. Da der Kern polyenergid ist, so stellt der „Gamet“ ein reduziertes Gametangium dar. Die Zweiteilung vor der Befruchtung muß auf die Zweiteilung des Inhaltes bei *Biddulphia* zurückgeführt werden, nur mit dem Unterschied, daß bei *Rhopalodia* diese Zweiteilung längs gerichtet ist. Die für die Flagellaten typische Längsteilung wurde auf das ganze Gametangium (= Cyste) übertragen, die Bildung zahlreicher freibeweglicher Gameten ging im Laufe der phylogenetischen Entwicklung verloren, ihr morphologischer Exponent ist im Potential des Polykaryons enthalten. Das, was wir also bei *Rhopalodia* (und dasselbe gilt für die übrigen pennaten Diatomaceen) deskriptiv als Gamet bezeichnen, ist, phylogenetisch betrachtet, einem ganzen Gametangium homolog. Die Ausscheidung von Kleinkernen zeigt übrigens die polyenergide Natur dieses Gametangiums noch an. Damit läßt sich der Abstand zwischen centrischen und pennaten Bacillarieen leicht überbrücken. Eine weitere Komplikation tritt allerdings in dem Umstande hinzu, daß mit dem Sexualakt auch die Auxosporenbildung verkoppelt ist, während der gleichnamige Vorgang bei den centrischen ganz unabhängig davon, nur ein vegetativer

Regulationsprozeß ist, bedingt durch den für beide Gruppen spezifischen Mechanismus der Zellteilung.

Man wird einwenden können, daß man gerade die so formulierte Deutung des Kopulationsvorganges der Bacillarien mit den, wenngleich noch fraglichen, Fortpflanzungsverhältnissen der Peridineen in Einklang bringen könnte. Wir haben schon bei der Besprechung der Dinoflagellaten auf die Möglichkeit hingewiesen, daß von der zu erwartenden Gametenkopulation der Gymnodiniaceen zur allerdings noch fraglicheren Kopulation ganzer Zellen bei den Peridiniaceen (*Ceratium*) ein ähnlicher Reduktionsvorgang denkbar wäre, wie wir



ihn soeben für die Bacillarien beschrieben haben. Demgegenüber muß ich jedoch betonen, daß, ganz abgesehen von allen andern spezifischen Merkmalen dieser beiden Gruppen, welche eine verwandtschaftliche Beziehung von vornherein ausschließen, eine Ähnlichkeit in der Morphologie des Fortpflanzungsprozesses allein nicht genügt, um derartige Beziehungen aufzustellen. Wir dürfen nicht den Umstand außer acht lassen, daß der somatische und der generative Anteil eines Protophyten zwei verschiedene Phasen in der Ontogenie darstellen, die ziemlich unabhängig voneinander ihre eigenen Wege gehen. Während das Soma als die plastischere Phase den äußeren Einflüssen direkt unterworfen ist, zeigt sich die generative Phase konservativer in ihren von der Phylogenie übernommenen Organisationsmerkmalen einerseits und in ihrer Beeinflussung durch äußere Faktoren andererseits. Die Umwandlungen, die wir im Bereiche der Fort-

pflanzung verfolgen können, spielen sich stets nach einem sozusagen vorgezeichneten Schema ab, d. h. von der Agamogonie zur Gamogonie und innerhalb dieser letzteren über die Stufen der Isogamie — Anisogamie zur Oogamie und von dieser durch Reduktion in die Apogamie übergehend. Diesen Weg legt die Fortpflanzung bei den verschiedensten Gruppen der Protophyten zurück, weshalb es nicht wunderzunehmen braucht, wenn in den verschiedenen Verwandtschaftskreisen eine ähnliche Erscheinungsform der Fortpflanzung auftritt. Damit soll gesagt sein, daß nicht immer eine Ähnlichkeit im Sexualvorgang eine Verwandtschaft anzuzeigen braucht, sondern man wird auch hier stets unterscheiden müssen, was homolog und was konvergent ist. Zur Illustration dieser Gesichtspunkte möge das beigegebene Schema S. 221 dienen. Die Kurve  $\alpha\beta$  veranschaulicht den autonomen Entwicklungsgang des Fortpflanzungsprozesses, dessen Entwicklungsetappen wir bei den verschiedensten Gruppen der Protophyten fixiert finden. Diese Etappen sind auf der linken, respektive rechten Seite der Abbildung eingetragen, wobei die Pfeile die Entwicklungsrichtung angeben. Die vollausgezogenen senkrechten Stämme versinnbildlichen einzelne Organismengruppen, in denen wir die nach der an der Kurve fixierten Lage ohneweiters ersichtliche Fortpflanzungsstufe in der Natur wiederfinden. Der rechte Ast der Kurve deutet den allmählichen Rückgang einer deutlichen Heterogamie, bis zum Verluste der Sexualität (Apogamie); der kurze aufsteigende Ast hat auf die pseudogamen Vorgänge Bezug, die bei der Besprechung der Basidiomyceten (s. S. 243) noch erwähnt werden. Die Darstellung ist natürlich grob schematisch und dient bloß zur Erleichterung des Verständnisses für den hier entwickelten Gedankengang.

Da im Vorangehenden die Gruppe der Conjugaten öfters erwähnt werden mußte, so wird es am zweckmäßigsten sein, wenn ihre Besprechung hier schon erfolgt. Ich will von vornherein bemerken, daß ich mit der fast allgemein anerkannten Einfügung dieser Organismen in den Verwandtschaftskreis der Dinoflagellaten — Bacillarieen nicht einverstanden bin. Die Zusammensetzung der Zellmembran aus zwei mehr weniger deutlich differenzierten Hälften, die übrigens bei den Zygnemaceen fehlt, kann meines Erachtens nicht als phylogenetisches Band angesehen werden. Diese so oft auftretende Erscheinung müssen wir als einen Spezialfall des Teilungsmechanismus der Zelle ansehen, der mit gewissen Vorteilen verbunden ist (Schutz der jungen Tochterzellohlfte, Ersparnis von Material etc.). Wenn aber ein solcher Vorgang in der Ökologie und Ökonomie begründet ist, so

kann er öfters, u. zw. an den verschiedensten Stellen des Systems auftreten; denn, der einzelnen Zelle stehen verhältnismäßig wenige Ausgestaltungsmöglichkeiten zur Verfügung, und, wenn diese durch ähnliche Faktoren bedingt sind, so wird sie auch immer wieder in mehr oder weniger ähnlicher Weise darauf reagieren. Bezüglich des Kopulationsaktes wird uns nach den obigen Ausführungen über den Entwicklungslauf der Fortpflanzung die äußerliche Ähnlichkeit desselben mit dem der *Bacillarieae pennatae* nicht irreführen dürfen. Ich halte die Kopulation der Conjugaten, im Gegensatz zur üblichen Ansicht und entgegen der Auffassung M. Hartmanns in seiner sonst so übersichtlichen Darstellung der Fortpflanzungsverhältnisse bei Protisten, nicht für einen ursprünglichen, sondern im Gegenteil für einen stark abgeleiteten Sexualvorgang. Von der Beurteilung dieses Vorganges hängt auch die Art der Zuweisung der Conjugaten in das Protophytensystem ab. Zu diesem Zweck ist es nötig hervorzuheben, daß die Zellkerne der Conjugaten nach den zahlreichen Untersuchungen verschiedener Autoren sowie nach eigenen Beobachtungen durchwegs eine polyenergide Konstitution (vgl. M. Hartmann) besitzen.<sup>1)</sup> Dieser Umstand geht ganz besonders klar aus den cytologischen Untersuchungen von Berghs hervor. Nun sind die polyenergiden Kerne, wie ich in meiner Arbeit über die Cytologie von *Tuber* dargetan habe, der Ausdruck einer virtuell höheren Potenz der Zelle, die phylogenetisch auf eine Polyenergide im Sinne Sachs' zurückgeht. Fassen wir daher die Konstitution der Kerne der Conjugaten als den Ausdruck einer höheren Wertigkeit der Zellen auf, so erscheint uns der Befruchtungsvorgang der Conjugaten, bei dem die Kerne die Hauptrollen spielen, nicht als eine einfache Isogamie, sondern als einen Vorgang, der von einer „Gametangienkopulation“ entwicklungsgeschichtlich abzuleiten ist. So wie bei den Gametangien der Landpilze die Gameten durch die Anzahl der Kerne repräsentiert sind, so stellen die „Karyoenergiden“ in den Kernen der kopulierenden Conjugatenzellen den letzten Rest von Gametenkernen dar, die früher eine tiefere Organisation besessen haben dürften und individualisiert auftraten. Die Einfachheit des Kopulationsvorganges ist hiemit bloß äußerlich; bei Berücksichtigung der Kernkonstitution erscheint dieser Vorgang als sehr

<sup>1)</sup> Ich muß hier die Angabe in meiner Publikation über die „Kerne der Protophyten“ insofern berichtigen, als ich jetzt der Überzeugung bin, daß bei allen Conjugaten der Typus des polyenergiden Kernes vertreten ist, während ich damals anzunehmen glaubte, daß innerhalb dieser Gruppe Übergangsstufen vorkommen.

stark abgeleitet, was übrigens schon bei äußerlicher Betrachtung dieses Verhaltens hätte auffallen sollen, da die einfachsten Kopulationsvorgänge sich immer zwischen beweglichen, freien Gameten abspielen. Nimmt man diese Deutung des Kopulationsaktes bei den Conjugaten als Grundlage, so fällt damit auch die „isolierte Stellung“ dieser Organismen weg. Denn es wurde früher schon hervorgehoben, daß die verschiedensten Erscheinungsformen der Befruchtung infolge der relikartigen Natur der Protophytentypen, die uns heute erhalten geblieben sind, innerhalb einer bestimmten verwandtschaftlichen Gruppe realisiert sein können, ohne daß die Kontinuität dieser Erscheinungsformen streng durchgeführt sein müsse. Denn der allgemeine Entwicklungslauf der sexuellen Fortpflanzung läßt sich nur auf Grund eines Vergleiches **aller** Gruppen der Protophyten entwerfen. Es ist daher leicht möglich, daß bei der einen oder der anderen Gruppe, die wir als eine in sich geschlossene systematische Einheit ansehen, die eine oder die andere Phase dieses Entwicklungslaufes nicht vertreten ist. Dieser Fall wird vor allem dann eintreten, wenn eine solche systematische Einheit entwicklungsgeschichtlich heterogene Reihen umfaßt, wie dies z. B. bei den Chlorophyceen der Fall ist, bei denen in erster Linie das Vorhandensein von Chlorophyll-führenden Chromatophoren das gemeinsame und äußerlich leicht erkennbare Merkmal darstellt. Dieser letzteren Forderung entsprechen aber die Conjugaten durchaus, weshalb, nach der Klärung des sexuellen Vorganges, nichts im Wege steht, sie ebenfalls zu den Chlorophyceen zu rechnen. Stellen wir uns z. B. einen Organismus ungefähr von dem Typus der Gattung *Sphaeroplea* vor, bei dem die Gametenzellen nicht mehr individualisiert in Erscheinung treten, so müßte daraus eine Form entstehen, bei der der Kopulationsakt in der Weise vonstatten ginge, daß der mit zahlreichen Gametenkernen ausgestattete Inhalt der einen Zelle sich in die ebenfalls mehrkernige Zelle eines Nachbarfadens ergösse. Geht die Reduktion noch weiter, so daß man diese „Mehrkernigkeit“ nur mehr in der polyenergiden Natur des in der Einzahl vorhandenen Polykaryons feststellen kann, so resultiert schließlich eine Form, die dem Typus der heute lebenden Conjugaten entspricht. Dieses Beispiel ist bloß eines der vielen, die man zur theoretischen Ableitung des Vorganges heranziehen könnte, und darf selbstverständlich nicht im Sinne einer phylogenetischen Ableitung der Conjugaten von *Sphaeroplea* aufgefaßt werden.

Unter jene Protophytenreihen, die mit bestimmten Flagellatentypen in genetische Beziehungen gebracht werden können, gehören

auch die *Heterocontae*, u. zw. sind es unter den Flagellaten die *Heterochloridales*, welche mit den Schwärmern dieser Algengruppe weitgehende Übereinstimmungen zeigen. Luther, Chodat, Oltmanns, Pascher u. a. treten für die Aufstellung dieser Algenreihe ein und besonders letzterer hat in neuerer Zeit versucht, das System der Heterokonten zu erweitern und zu vervollständigen. Ebensovienig wie mit einer direkten Ableitung der anderen Algengruppen von den Flagellaten kann ich mich mit diesem Vorgehen bei den Heterokonten einverstanden erklären. Die Heterokonten stimmen mit den Heterochloridalen in einigen Punkten überein, u. zw. besitzen die Schwärmer der ersteren zwei ungleichlange Geißeln, ferner sind die Chromatophoren, sowohl der Schwärmer als auch der vegetativen Zellen, nicht rein grün, sondern mehr gelbgrün gefärbt (ob immer?) und schließlich soll als Assimilationsprodukt meistens Leucosin, bezw. Öl vorkommen. Dazu kommen ferner bei den einzelligen Heterokonten vielfach Cysten vor, deren verkieselte Membranen aus zwei Hälften bestehen. Alle diese Merkmale verleiten zu einer Trennung der Heterokonten von den übrigen Algen, speziell von den Chlorophyceen. Trotzdem zögern namhafte Forscher, wie N. Wille und R. Wettstein, die Heterokonten als gesonderte systematische Einheit in ihre Systeme aufzunehmen. Nun hat A. Pascher versucht, innerhalb der Heterokonten ähnliche Entwicklungsreihen aufzustellen, wie sie bei den Chlorophyceen bekannt sind, und hat sie als *Heterococcales*, *Heterotrichales* und *Heterosiphonales* bezeichnet, womit die Analogie in der morphologischen Gestaltung zu den Protococcalen, Ulotrichalen und Siphonalen unter den Chlorophyceen zum Ausdruck gebracht werden sollte. Dies ist durchaus diskutabel, wenngleich nicht immer klar zu entnehmen ist, inwieweit die Merkmale, welche dieser Gruppierung zugrunde gelegt wurden, eine allgemeine Gültigkeit für die hier zu betrachtenden Organismen haben. Einige Punkte harren noch einer endgültigen Lösung, so z. B. ob überall die Schwärmer, bezw. ihre ungleich langen Geißeln beobachtet worden sind, ob die Stoffwechselprodukte auf ihre chemische Identität mit Leucosin oder Öl überall genau untersucht sind und schließlich, ob die verschiedenen bisher bekannt gewordenen Cysten wirklich homologe Bildungen darstellen, so daß sie als ein integrierendes Merkmal dieser Gruppe zu gelten hätten. Ich muß gestehen, daß mir einerseits diese Cysten untereinander nicht immer einen gleichwertigen Eindruck machen und daß anderseits der Hinweis auf die Ähnlichkeit zwischen dem Membranbau solcher Cysten mit dem der Confervaceen und Ophiocytiaceen genauer geprüft werden

muß. Bis zur endgültigen Lösung aller dieser Fragen wird man die Gruppe der Heterokonten in ihrer heute verfochtenen Abgrenzung mit einer gewissen Reserve aufnehmen müssen. Da aber andererseits die hieher gehörigen Formen doch in wesentlichen Punkten von den Chlorophyceen abweichen, wird es zweckmäßig sein, die Heterokonten als provisorische Gruppe getrennt zu behandeln.

Die systematische Abgrenzung der *Chlorophyceae* gewinnt nach Lostrennung der Phytomonaden und Heterokonten und nach Zuweisung der Conjugaten im Sinne der vorangehenden Betrachtungen ein einheitliches Gewand. Trotzdem muß hervorgehoben werden, daß sie eine Anzahl von recht verschiedenen Entwicklungsreihen einschließen, die mitunter durch einen nicht gering einzuschätzenden entwicklungsgeschichtlichen Abstand getrennt erscheinen. Auf diesen Umstand ist schon von verschiedenen Seiten aufmerksam gemacht worden, doch halte ich es für wichtig, dies hier ebenfalls zu betonen; denn ganz abgesehen von dem wesentlichen Unterschied zwischen Siphonalen und Ulotrichalen, die durch ihren spezifischen Zellbau geschieden sind, kommen auch innerhalb dieser beiden Klassen recht heterogene Familien vor. Die Oedogoniaceen mit den polyciliaten Schwärmern z. B. dürften in ihrer Zell-, bezw. Kernorganisation einen besonderen Fall darstellen unter den Ulotricheen; dasselbe gilt, auf die Siphoneen übertragen, von den Derbesiaceen, die ebenfalls stephantokont sind. Die Vaucheriaceen nehmen wiederum in anderer Hinsicht eine besondere Stellung ein und auch die Frage der Einteilung in *Siphonales* und *Siphonocladiales* erscheint mir ein wenig reformbedürftig. Doch nur sehr subtile cytologische Untersuchungen und damit verbunden eine Klärung der phylogenetischen Wertigkeit der vegetativen und generativen Zellen können hier helfen, weil die bloße Morphologie dieser Organe nicht genügend Anhaltspunkte für die Systematik bietet. So sei nur nebenbei erwähnt, daß der Zellkern der ursprünglicheren Ulotricheen ein sehr primitiv gebauter, einwertiger Karyosomkern ist, daß aber mit steigender Entwicklungshöhe der stärker abgeleiteten Chlorophyceentypen die Kernkonstitution höchst wahrscheinlich ebenfalls eine kompliziertere wird. Polykaryen dürften nach den mehr als spärlichen Literaturangaben zu urteilen selten sein, wenn man von den Conjugaten und vielleicht auch von den Oedogoniaceen absieht. In der Reihe der *Siphonales* dürften die Dinge noch einfacher vorliegen; denn mit Ausnahme der Zellkerne in den Zoosporen von *Derbesia* kenne ich keinen einzigen Fall, der eine höhere Kernkonstitution vermuten ließe. Die Übereinstimmung in

den cytologischen Verhältnissen der Schwärmer mit der entsprechenden Zellorganisation der freilebenden Phytomonaden dürfte wenigstens für die tieferstehenden Glieder der Ulotrichalen eine weitgehende sein. Doch fehlen auch hier sichere Beobachtungen. Eine vergleichende Untersuchung der Schwärmerentwicklung und ihrer Cytologie wäre eine der notwendigsten Aufgaben in der Chlorophyceensystematik, weil dadurch eine feste Basis für den Vergleich der einzelnen Formentypen und daher ihrer gegenseitigen verwandtschaftlichen Stellung geschaffen würde. Bis dahin sind wir gezwungen, die alte Einteilung beizubehalten, wenngleich man sich nicht des Eindruckes erwehren kann, daß die jetzige Gruppierung noch etliches zu wünschen übrig läßt.

Die *Phaeophyceae* verdienen eine besondere Beachtung, weil die Fortpflanzung hier besonders instruktive Beispiele für ihre Verwertung zu systematischen Studien bietet und durch neuere Arbeiten von Sauvageau und Kylin unsere Vorstellungen über diese Organismen wesentlich erweitert und korrigiert worden sind. Die Fortpflanzung geschieht zunächst, bei den Phaeosporen, geschlechtlich durch Kopulation von freischwärmenden Gameten, ungeschlechtlich durch Zoosporen, die in den sogenannten unilokulären Sporangien entstehen. Die sexuelle Fortpflanzung ist isogam; aber schon innerhalb der eigentlichen Phaeosporen kann man allmähliche Übergänge zur Anisogamie verfolgen und die Steigerung dieses Vorganges bis zur Oogamie gibt uns eine sehr wichtige Handhabe zur Unterscheidung der einzelnen Hauptgruppen des Phaeophyceenstammes überhaupt. Dazu kommt noch der Generationswechsel, der so schön, wie sonst nirgends, Schritt für Schritt zu verfolgen ist. Unter Berücksichtigung dieser beiden Probleme wollen wir die einzelnen Hauptgruppen der Braunalgen, der Fassung Kylin's folgend, rasch durchgehen.

Bei den Phaeosporeen finden wir bei den ursprünglichsten Typen eine klar ausgeprägte Isogamie. Aber schon frühzeitig, wie z. B. bei *Ectocarpus (Giffordia) secundus* oder *Nemoderma tingitana*, begegnen wir einer Anisogamie, die nicht nur in Gestalt von morphologisch distinkten Anisogameten zum Ausdruck kommt, sondern bereits auch in der morphologischen Differenzierung der Gametangien zu erkennen ist. Die Generationswechselverhältnisse scheinen, nach den Untersuchungen von Margery Knight an *Pylaiella litoralis*, bei den ursprünglichen Phaeosporeen noch nicht streng fixiert zu sein. Miss Knight hat grundsätzlich einen antithetischen Generationswechsel festgestellt mit zwei morphologisch gleichen Generationen, wodurch die weitsichtigen Annahmen Kylin's auf das glänzendste bestätigt

wurden. Allerdings kommen hierbei Unregelmäßigkeiten vor, die uns einerseits die relativ tiefe Stellung der Phaeosporeen anzeigen, andererseits die labile Differenzierung von Zoosporen und Gameten erklären. Es ist aber nicht ausgeschlossen, daß uns die Erforschung des Generationswechsels bei den niedersten Braunalgen noch manche Überraschung bringen wird, so daß wir eine lückenlose Brücke zu den Cutleriaceen werden schlagen können. Nach den Untersuchungen von Yamanouchi ist bei dieser Familie ein Generationswechsel in einer Form bekannt, die gegenüber den morphologisch höher differenzierten Dictyotalen, vorgeschrittener erscheint (Dimorphismus der beiden Generationen!). Dieser Dimorphismus hat jedoch für weitere Betrachtungen keine Bedeutung; denn die Cutleriaceen stellen einen Seitenast innerhalb der Phaeosporeenreihe dar und das eigentümliche Aussehen der *Aglaozonia*-Generation darf uns nicht weiter wundern, weil die Fähigkeit, „Sohlen“-artige Zustände zu bilden, nicht nur unter den Cutleriaceen, sondern auch unter den Phaeosporeen überhaupt eine nicht seltene Erscheinung ist. Auch die Embryologie zeigt, daß der Cutleriaceen-Thallus aus der Vereinigung mehrerer Fadenelemente des Ectocarpeentypus entsteht, so daß auch morphologisch diese Familie eine recht komplexe Natur aufweist. Es ist wichtig, meines Erachtens, auf diese morphologische Eigentümlichkeit hinzuweisen im Hinblick auf die Sphacelariaceen, die wir bisher außer acht ließen. Die Organismen, die wir in diese Familie vereinigen, weisen einen sehr typischen Habituscharakter auf, der einerseits auf das streng durchgeführte Scheitelzellwachstum (im Gegensatz zu den Ectocarpeen!), andererseits auf den durch Tangentialwände bedingten parenchymatischen Aufbau der Sprosse zurückzuführen ist. In bezug auf die Fortpflanzungsverhältnisse jedoch stehen die Sphacelariaceen erheblich tiefer als die Cutleriaceen und dasselbe dürfte auch vom Generationswechsel gelten, obzwar wir, vorderhand wenigstens, hierfür gar keine sicheren Anhaltspunkte besitzen.

Die *Tilopteridales* stellen einen stark spezialisierten Seitenzweig der Phaeosporeen dar, so daß eine gänzliche Trennung, wie sie bisher üblich war, eigentlich nicht zu befürworten ist. Kylin hat sicherlich das richtigste getroffen, wenn er sie unmittelbar den Phaeosporeen folgen läßt. Denn als wichtigste Besonderheit der *Tilopteridales*, als Typus betrachtet, ist die weitgehende Spezialisierung der Sexualorgane bis zur Oogamie (Tilopterideen) und sogar weiter bis zur Apogamie (Akinetosporen) hervorzuheben. Nun wissen wir von unseren Beobachtungen her, daß dies der immer wiederkehrende Lauf der sexuellen

Fortpflanzung ist, der uns ein sehr wichtiges Unterscheidungsmittel in die Hand gibt, welches jedoch kein Trennungsmittel werden darf. Denn morphologisch und cytologisch stimmen die *Tilopteridales* vollständig mit den Phaeosporeen überein und in der Fortpflanzung haben sie jene höchste Stufe erreicht, die bereits vielfach in der Phaeosporeenreihe angedeutet ist, so daß es meinem Empfinden nach das richtige ist, wenn man die *Tilopteridales* als vierte Gruppe zu den Phaeosporeen zählt, u. zw. mit Einschluß der Akinetosporeen, die Kylin von den Tilopterideen getrennt wissen will; denn erstere stellen; wie Reinke und Kuckuck ganz richtig beurteilt haben, apogame Formen dar, da die „Monosporen“ apogam gewordene Oogonien sind, eine Ansicht, der ich auf Grund eigener cytologischer Beobachtungen an *Heterospora Vidovichii* beistimmen möchte. Die Berechtigung der Ansicht Sauvageaus, daß die Monosporen der Akinetosporeen und die Brutkörper der Sphacelariaceen homologe Organe seien, hat nie große Wahrscheinlichkeit gehabt. Oltmanns hat sie erwähnt und versucht, sie mit Zuhilfenahme von *Choristocarpus* plausibel zu machen. Ich muß jedoch Kylin unbedingt recht geben, wenn er diese Art in die Verwandtschaft der Sphacelariaceen stellt und sie von den *Tilopteridales* trennt.

Nicht zu verwechseln sind die „Monosporen“ der Akinetosporeen mit den „Monosporangien“ der Tilopterideen, denn während erstere apogame Oogonien sind, lassen sich die Monosporangien von den unilokulären Sporangien der Ectocarpeen ableiten, wie dies auch Kylin annimmt. Diese Monosporangien sind vierkernig, z. B. bei *Haplospora*, von welcher Form Kylin annimmt, daß sie einen Generationswechsel besitzt, u. zw. so, daß *Haplospora* der Sporophyt und *Scaphospora* den Gametophyt darstellt. Diese Ansicht hat durch die Beobachtungen Nienburgs große Wahrscheinlichkeit gewonnen. Dadurch wird die Ähnlichkeit zwischen Tilopterideen und *Dictyotales*, auf die schon Reinke aufmerksam machte, in bezug auf Fortpflanzung und Generationswechsel sehr groß. Kylin geht sogar weiter und betont, „daß die Monospore der Tilopterideen mit den vier Tetrasporen der Dictyotaceen homolog ist, und, ist diese Vermutung richtig, würden große Ähnlichkeiten in den Fortpflanzungsverhältnissen dieser Ordnungen bestehen, so große sogar, daß hauptsächlich nur die Verschiedenheiten im vegetativen Aufbau uns verhindern, die Tilopterideen den Dictyotaceen zuzuzählen“. Hier kann ich allerdings Kylin nicht mehr folgen; denn selbst wenn die vier Kerne im Monosporangium von *Haplospora* durch Reduktionsteilung entstehen sollten, wo-

durch die Ähnlichkeit mit dem Tetrasporangium von *Dictyota* vollständig wäre, ist kein Grund vorhanden, eine direkte Verwandtschaft zwischen diesen beiden Gruppen anzunehmen. Denn genau so wie das „Oogonium“ mehrmals entstanden ist, so kann der Typus des „Tetrasporangiums“ ebenfalls öfters entstanden sein, ganz unabhängig voneinander, weil der Ausgangspunkt homolog ist!

*Tilopteridales* und *Dyctioteles* stellen immerhin im gesamten Entwicklungslauf der Phaeophyten zwei phylogenetisch sehr ähnliche Entwicklungsreihen dar. Die Ähnlichkeiten bestehen in der sexuellen Fortpflanzung (Oogamie) und im Generationswechsel mit morphologisch gleichen Generationen. Es ist daher sehr interessant, daß dieser Typus bei zwei Gruppen der Braunalgen, die sich gar nicht so besonders nahestehen, beide Male in ganz ähnlicher Weise sich herausgebildet hat. Ungeachtet dieser Übereinstimmungen stellen die *Dictyoteles* einen Seitenzweig im Entwicklungsgang der Braunalgen dar. Man denke nur an den morphologischen Aufbau des Thallus, der schon in den Jugendstadien sich als höher organisiert zeigt.

Dies ist bei den *Laminariales*, trotz ihrer Mächtigkeit, nicht der Fall; denn die Keimstadien erinnern stark noch an die Verhältnisse der Phaeosporeen, besonders wenn man, wie Kylin meines Erachtens mit Recht tut, die Gattung *Chorda* ebenfalls in diese Gruppe rechnet. Die Entdeckung des Gametophyten durch Sauvageau und Kylin gestattet uns, die systematische Stellung dieser Gruppe auch sonst schärfer zu präzisieren. Die mikroskopische Kleinheit der geschlechtlichen Generation ist sicherlich gegenüber den *Tilopteridales* und *Dyctioteles* ein Rückschritt und daher ein stärker abgeleitetes Verhalten. Andererseits spielt sich in den unilokulären Sporangien die Reduktionsteilung ab, wobei hervorzuheben ist, daß diese Sporangien eine größere Zahl von Schwärmsporen erzeugen. In diesem Punkte zeigen die *Laminariales* ein ursprünglicheres Verhalten als die beiden vorangehenden Gruppen, denn bei diesen ist die Zahl der Sporen 4 (Zellen, bzw. Kerne). Außerdem sind die Zellen des Tetrasporangiums bei den *Dictyoteles* aplanospor. Ich glaube daher, daß Oltmanns Recht hat, wenn er die Laminarien in die Verwandtschaftsgruppe der Phaeosporeen s. l. stellt, denn sie stehen diesen doch recht nahe, jedenfalls näher als die *Dictyoteles*. Was sie von den Phaeosporeen, selbst von deren abgeleiteten Typen, wie z. B. den Cutleriaceen unterscheidet, ist die Vergrößerung der Sporophytengeneration, ein Umstand, der wiederum eine neue wichtige Phase in der Entwicklungsgeschichte der Braunalgen repräsentiert.

Das Prädominieren des Sporophyten findet seine schärfste Ausprägung bei den *Fucales*, bei denen der Gametophyt bis auf die Geschlechtsorgane reduziert, ein Generationswechsel nicht mehr vorhanden ist und ungeschlechtliche Fortpflanzungsorgane fehlen. Dieser Fall ist recht interessant, weil er gewissermaßen an die Verhältnisse bei den Pilzen, bezw. bei den höheren Pflanzen erinnert. Es kann gar keine Frage sein, daß die Geschlechtsorgane den Anisogametangien; bezw. Oogonien und Antheridien der übrigen Phaeophyceen homolog sind. Von „Oogonien“ bei den Fucaceen zu sprechen scheint mir nicht in allen Fällen richtig zu sein, weil unter einem Oogonium ein weibliches Gametangium zu verstehen ist, dessen Gametenzahl bis auf eins reduziert wurde. Bei den *Fucales* haben wir also z. T. weibliche Gametangien, mit einer wechselnden Zahl von weiblichen Aplanogameten (Eiern), wie z. B. bei *Fucus*, *Ascophyllum*, *Hormosira*, aber auch richtige Oogonien, und dies bei der überwiegenden Mehrzahl der Gattungen. Der Übergang ist bekannt und durch die ausgeschiedenen Schwesterkerne gekennzeichnet. Die Antheridien sind ebenfalls den gleichnamigen Oogonien der übrigen Braunalgen homolog, obzwar die Scheidewandbildungen zwischen den einzelnen männlichen Zellen des Gametangiums fehlen. Dies scheint mir ein abgeleitetes Verhalten zu sein; man ist jedoch nicht berechtigt, die Antheridien mit den unilokulären Sporangien zu homologisieren. Man müßte dazu annehmen, daß die eigentlichen männlichen Gametangien verloren gegangen sind und an ihrer Stelle die unilokulären Sporangien geschlechtlich differenziert wurden, eine Annahme, die äußerst gezwungen wäre und die durchaus den Erfahrungstatsachen widerspricht. Denn überall, wo wir unilokuläre Sporangien, bezw. deren homologe Derivate finden, stehen sie ausschließlich im Dienste der ungeschlechtlichen Fortpflanzung. Wir müssen daher annehmen, daß der Fucaceentypus dadurch entstanden ist, daß der Sporophyt mächtig entwickelt wurde, der Gametophyt, der bei dem Laminarien-Typus noch als winzig kleine, aber doch freilebende Generation auftritt, die Selbständigkeit verloren hat und im Verbands mit der diploiden Generation verblieben ist. Die Reduktionsteilung geht im jungen weiblichen Gametangium, resp. in der Antheridienanlage vor sich. Deshalb, weil bei den Laminarien die Reduktionsteilung im ungeschlechtlichen Sporangium erfolgt, die Sexualorgane der Fucaceen mit diesem homologisieren zu wollen, hieße die Tatsachen verkennen und eine zu nahe Verwandtschaft zwischen diesen beiden Braunalgengruppen konstruieren. Wir müssen feststellen, daß der Ort, an welchem sich die Reduktions-

teilung abspielt, verschieden sein kann. (Vgl. z. B. dieses Verhalten bei den Bacillarien!) In Bezug auf die Kerne der Phaeosporeen möchte ich noch folgendes hervorheben. Für die niederen Phaeosporeen scheint das Vorkommen von Centriolen im Außenkern charakteristisch zu sein. Ich fand sie bei *Ectocarpus*-Arten und *Heterospora Vidovichii*. In den Gametangienzellen liegen zwei Centriole im Außenkern, die offenbar mit der Geißelbildung im Zusammenhang stehen. Für die Sphacelariaceen wurde das Vorkommen zahlreicher extranukleärer Centriole festgestellt und ähnliches findet sich gelegentlich auch bei den Fucaceen. Letzteres Verhalten deutet auf ein abgeleitetes Verhalten dieser Kerne, was gut mit der höheren Organisationsstufe dieser Reihen in Einklang zu bringen ist. Die Mitosen spielen sich durchgehends innerhalb der Kernmembran ab.

Auf Grund der vorangegangenen Betrachtungen erscheinen die Phaeophyten als eine natürliche in sich geschlossene Gruppe. Dasselbe gilt im großen und ganzen auch für die Rhodophyten, sofern man von einer Vereinigung der *Bangiiales* mit den übrigen Florideen absieht. Über die systematische Stellung der Bangiaceen wurden bereits die verschiedensten Ansichten laut (vgl. Schmitz, Oltmanns u. a.). Man einigte sich schließlich zur Zusammenfassung dieser Formengruppe mit den echten Rhodophyten, wobei möglicherweise zuerst die gleiche rote Färbung dazu Veranlassung gegeben haben mag; sicherlich muß die große Schwierigkeit zugegeben werden, für diese Gruppe einen passenden Platz im System zu finden.

Es möge aber gestattet sein, die Frage nach der systematischen Stellung der Bangiaceen etwas näher zu prüfen. Ich erinnere zuerst daran, daß bei den Bangiaceen in keinem einzigen Falle die für die echten Rhodophyceen so charakteristischen „Tüpfel“ zwischen den Zellen beobachtet wurden. Diese eigenartigen Verbindungseinrichtungen zwischen den Zellen sind für die Florideen ein nicht zu vernachlässigendes Merkmal und ihr Fehlen bei den Bangiaceen muß zunächst mindestens als Unterscheidungsmoment hingestellt werden. Was die angebliche Ähnlichkeit im Geschlechtsapparat betrifft, so sei folgendes bemerkt: Das Carpogon der Rhodophyten ist ein reduziertes weibliches Gametangium. Die Gametenbildung ist auf zwei Kerne reduziert, von denen einer als Eikern, der zweite als Trichogynkern funktioniert. Die weiblichen Geschlechtszellen der Bangiaceen sind allerdings auch „Oogonien“, d. h. bis auf eine funktionstüchtige Gametenzelle reduzierte weibliche Gametangien; sie sind jedoch parallel entstanden und haben, wenn man schon vergleichen will, eher eine Ähnlichkeit mit

den weiblichen Zellen der Coleochaetaceen als mit den Carpogonien der Rhodophyten. Das Auftreten von trichogynartigen Fortsätzen an den Oogonien der Bangieen darf man daher nicht als Homologa zu den Trichogynen der Rotalgen auffassen. In beiden Fällen handelt es sich um Organe, die im Dienste einer gleichen Funktion stehen, d. h. zum Auffangen von männlichen Befruchtungszellen dienen; sie sind aber durch funktionelle Konvergenz entstanden, wie wir das so oft im Protophytenreich beobachten können. Dazu kommt noch der Umstand, daß im „trichogynartigen“ Fortsatz der Bangieen niemals ein Kern nachgewiesen wurde. Die männlichen Befruchtungszellen der Rhodophyceen sind gleichfalls stark reduzierte männliche Gametangien, die ihre Herkunft von einem solchen Organe gelegentlich nur in der mehr minder wohlausgeprägten Zweikernigkeit noch verraten. Die „Spermatien“ der Bangiaceen sind dagegen aus einer Gametangienzelle in großer Anzahl entstehende Aplanogameten. Das ganze Gametangium der Bangiaceen ist dem Spermatangium der Rhodophyten homolog, weshalb ein Vergleich zwischen den Spermatien der Bangiaceen und denjenigen der Florideen nicht möglich ist.

Die „Aplanosporie“ der Bangiaceen-Spermatien erinnert gewissermaßen an die Verhältnisse bei den Prasiolaceen, die bloß unbewegliche (bezw. passiv bewegliche) Fortpflanzungszellen produzieren. Die Erscheinung der Aplanosporie ist uns phylogenetisch verständlich. Denn genau so wie die Schwärmer gewisser Algen (z. B. von *Draparnaldia* nach A. Pascher, *Ectocarpus* nach eigenen Beobachtungen) rhizopodial werden können, so ist es auch möglich, daß die Schwärmer eine der palmelloiden Organisation der freilebenden Flagellaten entsprechende Umgestaltung erfahren. Wir sprechen in letzterem Falle von „Aplanosporen“<sup>1)</sup> (bei *Prasiola* z. B.) und von „Aplanogameten“, wie ich vorschlagen möchte, bei den Bangiaceen. Wenn ich die Gattung *Prasiola* in diesem Zusammenhange erwähnt habe, geschah es nicht um daran die Vorstellung einer eventuellen Verwandtschaft der Bangiaceen zu dieser Gattung zu knüpfen, obzwar an eine solche Möglichkeit bereits von anderer Seite gedacht worden ist. Jedenfalls haben die Bangiaceen als Typus genommen mit gewissen Chlorophyceen weit größere Ähnlichkeiten als mit irgendeiner Familie der Rhodophyceen. Auch die Embryologie gibt uns dafür wichtige Anhaltspunkte. Kylin konnte auf Grund eigener Beobachtungen und durch Vergleich der

---

<sup>1)</sup> Nach der einheitlichen Nomenklatur, welche M. Hartmann eingeführt hat, wäre es richtiger, von „Aplanoagameten“ zu sprechen.

Angaben anderer Autoren, wie Reinke, Yendo u. a., feststellen, daß bei der Keimung der sogenannten Karyosporen (Zygoten) diese zunächst Keimschläuche entwickeln und erst eine Zeitlang später sich teilen. Aus der Teilung gehen Aplanosporen hervor, die erst die Keimpflänzchen erzeugen, die genau denjenigen gleichen, die sich aus den Aplanosporen der Mutterpflanze entwickeln. Kylin vermutet daher ganz mit Recht, daß die Reduktionsteilung in der Zygote vor sich geht und das Produkt dieser Teilung wäre die Bildung von (vier?) Aplanosporen. Dieses Verhalten erinnert uns durchaus an die Keimung so vieler Chlorophyceen-Zygoten (z. B. *Oedogonium*), nur mit dem Unterschiede, daß bei den Bangieen die Keimzellen eben aplanospor sind. Die Keimschläuche fasse ich als Ernährungs-, bzw. Befestigungsorgane, denn nach den Angaben Yendos machen die Zygoten eine ziemlich lange Ruhepause durch und außerdem kommen die Bangieen in einer Zone vor, wo sie dem Anprall der Brandungswogen ausgesetzt sind, so daß eine solche Befestigung ganz gut denkbar wäre. Ferner möchte ich auch noch bemerken, daß der Bau und die Organisation des Zellkernes der Bangieen durchaus an die Kerne gewisser Chlorophyceen erinnert, während die Kerne der Rhodophyten viel höher organisiert sind (vgl. Neuenstein). Auch der Farbstoff darf uns nicht beirren, da nach H. Kylin das Phycocyan der Schizophyceen auch bei gewissen Rhodophyceen und umgekehrt der Phycerythrin auch bei Cyanophyceen vorkommen kann, also bei zwei Gruppen, die in gar keiner wie immer gearteten Beziehung zueinander stehen. Außerdem wissen wir seit den Untersuchungen Th. W. Engclmanns und E. Stahls u. a., daß die spezifische Färbung der Algen höchstwahrscheinlich als eine Anpassung an bestimmte Lichtstrahlen des Sonnenspektrums zu gelten hat. Wir werden uns daher besser der alten Auffassung Schmitz' anschließen und die Bangiaceen, als Anhang, den Chlorophyceen folgen lassen, wo sie zwar durch ihre rote Farbe hervorstechen werden, aber, was ihre sonstigen, schwerwiegenderen Merkmale betrifft, doch besser untergebracht werden können. Auch die echten Rhodophyten erscheinen dadurch einheitlicher.

---

Zu der biologischen Gruppe der Algen gehören auch die Schizophyceen oder Cyanophyceen und man könnte ihre Besprechung an dieser Stelle einschalten. Aus Gründen der Übersichtlichkeit möge dies jedoch erst im Zusammenhange mit den Schizomyceten geschehen und wir wenden uns jetzt den heterotrophen Protophyten, den Pilzen s. l., zu.

Bei keiner Gruppe der Protophyten kommt die kritische Beurteilung der Fortpflanzungsverhältnisse so sehr in Betracht wie bei den Pilzen: Ebenso muß alles, wie Generationswechsel, Cytologie, Ernährungsweise, Ökologie usw. von Fall zu Fall genauestens in Erwägung gezogen werden, um ein Gesamtbild über diesen Stamm entwerfen zu können. Denn nur so ist man in der Lage, Organisations- von Anpassungsmerkmalen auseinanderzuhalten, ein Umstand, der, in Anbetracht der kaum übersehbaren Formenfülle, schwer ins Gewicht fällt. Wir wollen daher den Versuch machen, unter Zugrundelegung aller dieser Momente die Pilze durchzugehen, und beginnen zunächst mit den Phycomyceten, bei denen die Verhältnisse am kompliziertesten sind. Wir haben hier eine Unzahl von Formenreihen reliktartiger Natur vor uns, bei denen es schwer fällt, Beziehungen untereinander festzustellen. Das gemeinsame Band ist die heterotrophe Lebensweise und als Aufklärungsmittel dient die Fortpflanzung. Letztere allerdings nur insoferne, als wir aus den Entwicklungsphasen derselben, wie wir sie früher schon skizziert haben, die ungefähre Entwicklungshöhe der hierher gehörigen Organismen schätzen können. Nimmt man eine einfache Olpidiacee her, so spielt sich ihre Entwicklung in ganz einfacher Weise ab; nämlich eine Schwärmzelle schwimmt zu irgendeiner Wirtspflanze hin, die Zoospore wird amöboid, sie dringt ein und in der Wirtszelle vergrößert sie durch parasitäre Nahrungsaufnahme das Volumen, bis sich diese ganze Masse abrundet, mit einer Membran umgibt und nun das liefert, was wir ein Zoosporangium nennen. Betrachten wir diesen Entwicklungsgang als Schema, so erinnert er uns stark an die Flagellaten und wir können mit Recht annehmen, daß dieser Phycomycetentypus aus irgendeinem Flagellatentypus hervorgegangen ist. Die veränderte Lebensweise bedingte einige morphologische Abänderungen, so z. B. den Ausführungskanal für die Zoosporen u. a. Weder diese Ausmündungsschläuche noch die feinen Ausläufer des Sporangiums bei den Rhizidiaceen dürfen wir jedoch als Ausgangspunkt für das „Mycelium“ ansehen. Diese Bildungen stellen vielmehr autonome Organe vor, die als extreme Anpassungen eines besonderen Organismotypus zu gelten haben (vgl. auch Němec). Der Typus der Synchroniaceen würde, von diesem Gesichtspunkte aus betrachtet, als die Verwirklichung einer besonderen Entwicklungstendenz der flagellatenartigen Phycomyceten, und zwar jener Tendenz, die wir bei Besprechung der Flagellaten als coenobiale bezeichneten, anzusehen sein. Allerdings haben die Synchroniaceen eine lange Geschichte hinter sich, die in der parasitären

Lebensweise in Landpflanzen und in den, z. T. wenigstens, polyenergiden Kernen ihren Ausdruck findet. Hinzufügen möchte ich noch, daß es bei den Chytridiaceen vielfach schon gelungen ist, eine Sexualität festzustellen, u. zw. in Gestalt einer isogamen Gametenkopulation oder in einer innerhalb von „Cysten“ sich abspielenden Autogamie (vgl. Němec, Kusano u. a.), Verhältnisse, die sehr gut zu den Flagellaten passen.

Auch die Phytomyxineen können wir in diesem Zusammenhang betrachten, denn der Typus dieser Organismen läßt sich unschwer in der Weise deuten, daß es Phycomyceten vom Flagellatentypus sind, die sich extrem an die endotrophe Lebensweise angepaßt und im Zusammenhang damit ihre Hüllen verloren haben. Auf diese Weise entstehen die Plasmodien-artigen Bildungen. Neu hinzu tritt die „Spore“, die als Anpassung an die terrestrische Lebensweise ungezwungen angesehen werden darf, denn auf diese Weise ist die Schwärmspore bis zu ihrer Auskeimung (Neuinfektion) geschützt; eine Erscheinung, die in ganz analoger Weise auch bei den Synchroniaceen verwirklicht ist. Damit haben wir einen Komplex von Organismen innerhalb der Phycomyceten umgrenzt, die zweifellose Beziehungen zu den Flagellaten besitzen und von diesen in Verfolgung bestimmter Entwicklungstendenzen unschwer abzuleiten sind.

Dieser Gruppe von Phycomyceten stehen die algenähnlichen Typen gegenüber, deren Beziehungen zu den „Algen“ uns mehr minder klar erscheinen. Ganz klar ist die Sache jedoch nicht; denn, wenn auch die Fortpflanzungsverhältnisse äußerlich ziemlich stark an die Erscheinungen der Fortpflanzung der Algen (Chlorophyceen) erinnern, so ist dies eine Ähnlichkeit, welche ganz gut eine bloße Analogie sein kann. Es ist richtig, die sexuelle Fortpflanzung der Monoblepharidineen erinnert im gewissen Sinne an die Oedogoniaceen, die der Saprolegniaceen an die Vaucheriaceen usw. Nun, ganz abgesehen davon, daß sämtliche Phycomyceten (mit Ausnahme einiger weniger abgeleiteter Typen) nach dem Typus der Coeloblasten gebaut sind, die Ähnlichkeit in den Fortpflanzungsorganen muß nicht unbedingt eine direkte Verwandtschaft mit den Algen bedeuten. Denn die Geschlechtsorgane haben alle einen einheitlichen, homologen Ursprung und daher müssen sie bei Organismen mit ähnlicher Lebensweise oder, sagen wir besser, mit ähnlichen Außenbedingungen für das Zustandekommen des Sexualaktes überall einen morphologisch ganz ähnlichen Bau besitzen. Dagegen ist der feinere Bau der Gameten (aber auch Zoosporen) ein sehr wichtiges Kriterium für die

Phylogenie. Es ist nicht gleichgültig, ob eine Schwärmzelle 1, 2, 4 oder mehrere Geißeln besitzt und, solange man die Geißelzahl und die Entstehung der Geißeln (des Geißelapparates) nicht genauestens, sowohl bei den Algen als auch bei den Pilzen, erforscht hat, lassen sich schwer Vergleiche ziehen. Nach dem heutigen Stande unserer Kenntnisse läßt sich bloß das eine mit ziemlicher Sicherheit sagen: daß der Typus der Siphonomyceten von einem oder mehreren, heute schwer feststellbaren Flagellatentypen mit ähnlichem Schwärmer-, bezw. Geißelbau abgezweigt ist, wobei die Interpolierung autotropher Ahnen zwar denkbar, aber nicht unbedingt erforderlich ist, denn die fraglichen Flagellaten, auf die die Siphonomyceten zurückgehen, können ja schon heterotroph gewesen sein. Das ist eine Frage, die erst auf Grund eingehender cytologischer Studien beantwortet werden kann.

Von Interesse ist auch zu verfolgen, wie sich die fadenförmigen Phycomyceten weiter entwickelt haben. Genau so wie bei der zuerst besprochenen Gruppe ein allmählicher Übergang auf das Land zu verzeichnen ist, können wir auch bei den Siphonomyceten ähnliches beobachten. Da ist die Gruppe der Zygomycetes, die uns zunächst interessiert. Infolge des Vorkommens auf relativ trockenen Substraten sehen wir, daß der Sexualvorgang stark beeinflusst ist. Gameten wie bei den Monoblepharideen kommen hier nicht vor; die Befruchtung vollzieht sich zwischen zwei Mycelästen, die sich vom übrigen Mycel durch eine Wand trennen und mehrkernig sind. Wir haben jenen Vorgang vor uns, den man als Gametangienkopulation bezeichnet (s. M. Hartmann). Diese Art der Kopulation können wir nur dann verstehen, wenn wir annehmen, daß infolge der relativen Trockenheit des Substrates freie Schwärmzellen den ihnen zukommenden Aufgaben nicht mehr entsprechen können. In noch viel stärkerem Maße tritt diese Reduktion bei den Organen der ungeschlechtlichen Fortpflanzung in Erscheinung. Die Sporangien sind an die veränderte Lebensweise angepasste Zoosporangien, resp. Zoosporangien-Sori, wobei an Stelle der Schwärmsporen behäutete Sporen treten, die jedoch, zum Unterschied von den Synchytriaceen oder Phytomyxineen, auch bei der Auskeimung keine Schwärmzellen mehr entlassen. Hier ist also die Anpassung noch weiter gegangen. Die Sporangien der Zygomyceten wandeln sich dann allmählich durch Reduktion der Sporenzahl in jene Organe um, die deskriptiv als Konidien bezeichnet werden, wie dies bei der Gattung *Thamnidium* (Brefeld) bekannt ist. Ähnlich spielt sich die Sache bei den Oomyceten ab,

wo wir (bei den Peronosporeen z. B.) den Übergang vom Zoosporangium zur „Konidie“ sehr deutlich verfolgen können, da hier noch Zoosporen gebildet werden. Hier möchte ich noch hinzufügen, daß die Konidien der Oomyceten auch deshalb von großem phylogenetischen Wert sind, weil die Konidien vielfach mehrkernig sind. Bei einem *Albugo* konnte ich nachweisen, daß die vier Kerne der Konidie so angeordnet sind, daß sie mit ihrem spitzen Vorderende, an dem noch deutlich ein stärker tingierbares Korn liegt, gegen die Peripherie gerichtet und an der Plasmahaut aufgehängt sind. Dies scheint mir deshalb wichtig, weil wir auf cytologischem Wege in der Lage sind, die phylogenetische Herkunft festzuhalten, da die Lage der Kerne sowie die Ausbildung eines Basalkornes am vorderen Ende derselben auf die Schwärmsporen-Vergangenheit hindeuten. Wir können also daran festhalten, daß jenes Organ, welches wir deskriptiv bei den Phycomyceten als „Konidie“ bezeichnen, nach unseren heutigen Kenntnissen zweimal entstanden ist, wobei das Schwergewicht dieser Feststellung auf die Ableitung der Konidie von einem Zoosporangium fällt. Wir werden diese Tatsache später noch brauchen.

Ich habe diese Anpassungserscheinungen an das Leben auf trockeneren Substraten einiger Phycomyceten deshalb etwas stärker unterstrichen, weil, wie bekannt, die höheren Pilze diese Tendenz weiter verfolgt haben. Es ist nun wichtig die Frage aufzuwerfen, ob innerhalb der Phycomyceten irgendwelche Typen bekannt sind, die als Vorläufer der Eumyceten angesprochen werden könnten. Ich erinnere zunächst an die Gattung *Endogone* unter den Zygomyceten, die deshalb interessant ist, weil ihre aus der Kopulation zweier geschlechtlich differenzierter Äste hervorgehende Zygote von einem dichten Hyphengeflecht umspinnen wird. Diese Erscheinung wird uns, wenn wir die hypogäische Lebensweise dieses Pilzes bertücksichtigen, ohneweiters klar: es ist ein extremer Fall der terrestrischen Lebensweise unter den Phycomyceten. Sonst kommt diese Form nicht in Betracht; denn man würde dann denselben Fehler begehen, wie wenn man das Oogon der Characeen mit dem Archegon der Bryophyten in irgendwelche nähere Beziehung bringen wollte. Nun gibt es aber noch eine kleine Gruppe von Pilzen, die Endomyceten, die ebenfalls auf relativ trockenen Substraten vorkommen und deren systematische Stellung noch immer nicht ganz klar ist. Im allgemeinen werden sie, als zu den Protascineen (s. E. Fischer) gehörig, als Vorläufer der Ascomyceten aufgefaßt. Bevor wir zur

Beantwortung dieser Frage übergehen, wollen wir die hier in Betracht kommenden Formen mit weniger Worten illustrieren. Bei *Eremascus* bilden zwei benachbarte Hyphenzellen je einen kleinen Fortsatz in der Nähe der Trennungswand. Diese kleinen Fortsätze erhalten je einen Kern und vereinigen sich zu einer Zygote, deren Inhalt schließlich in eine größere Anzahl von Sporen zerfällt. Bei *Endomyces* müssen die kopulierenden Zellen nicht unbedingt von zwei benachbarten Mycelzellen herkommen, außerdem ist der weibliche Ast dicker als der männliche. Auch hier sind die Kopulationsäste einkernig, aus deren Verschmelzung geht ein Gebilde hervor, in dessen Innern vier Sporen erzeugt werden. *Dipodascus* ist im Gegensatz zu den zwei besprochenen Gattungen polyenergisch; auch hier werden zwei benachbarte Fortsätze gebildet, die sich jedoch nur im oberen Teile vereinigen. Das Verschmelzungsprodukt wächst in die Länge und wir finden darin zahlreiche Kerne, die von den mehrkernigen Kopulationsästen herkommen. Nur ein Paar davon jedoch geht eine Verschmelzung ein, es entsteht daher ein großer Kern unter den vielen anderen kleinen. Die langgestreckte Form des Verschmelzungsproduktes rief allgemein eine Ähnlichkeit mit dem Ascus der Ascomyceten hervor. Können diese Formen als Vorläufer der Ascomyceten angesehen werden? Meines Erachtens nicht, u. zw. aus Gründen, die ich sofort auseinandersetzen werde. Es muß zugegeben werden, daß die Entstehung von Sporen unmittelbar nach der Befruchtung, also in der Zygote, bei Phycomyceten eine bemerkenswerte Tatsache ist. Ich erinnere jedoch daran, daß z. B. bei Mucorineen unter Umständen die keimende Zygote nicht sofort ein Mycel entwickelt, sondern daß sie direkt ein gestieltes Sporangium hervorbringt. Die praktischen Vorteile dieses auch experimentell leicht nachzuahmenden Verhaltens liegen auf der Hand. Ich halte daher die Endomyceten für sehr stark abgeleitete Zygomyceten. Die abgeleitete Natur liegt in folgenden Punkten: in der Septierung des vegetativen Mycels mit Reduktion der Kernzahl (Verdünnung) in jedem Septum bis auf 1 (vgl. das analoge Verhalten der *Siphonocladales* unter den Chlorophyceen!), in der morphologisch sichtbaren Differenzierung der Kopulationsäste mit ebenfalls starker Reduktion der Gametenkerne und schließlich in der Verlegung der Sporenbildung in die Zygote, wodurch die von den Zoosporangien ableitbare ungeschlechtliche Fortpflanzung ihre Selbständigkeit verliert und sich mit der sexuellen kombiniert. Die Endomyceten stellen also einen besonderen, sehr stark spezialisierten Ast der Zygomyceten dar.

Fallen die Endomycetaceen aus dem Rahmen der Ascomyceten heraus, so ist damit auch das Schicksal der Saccharomyceten vorgezeichnet. Morphologisch und entwicklungsgeschichtlich stellen sie einen äußerst interessanten Typus dar. Die Kombination von geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Fortpflanzung hat sich hier auf den engsten Raum beschränkt, so daß wir den Typus der Saccharomyceten als durch eine Steigerung der Verhältnisse bei den Endomycetaceen entstanden denken können. Ein weiteres Gepräge gibt dieser Gruppe die sekundär entstandene Einzelligkeit, wodurch die Saccharomyceten trotz der äußerlichen Einfachheit als sehr stark abgeleitet zu betrachten sind. Daß es sich nicht um eine primäre Einzelligkeit handeln kann, geht auch aus dem eigentümlichen Teilungsvorgang (Sprossung) hervor, der nirgends unter den einzelligen Protophyten ein Analogon hat. Die starke Reduktion des vegetativen Anteils dürfte, ähnlich wie dies weiter unten für die Bakterien dargetan wird, mit der Lebensweise in Zusammenhang stehen. Aus dem Gesagten geht also hervor, daß die Saccharomyceten mit den Ascomyceten in keiner näheren Beziehung stehen; ich schließe mich darin vollständig der Ansicht Juels an.

Nachdem, wie oben gesagt wurde, die Endomycetaceen für einen eventuellen Anschluß der Ascomyceten schwerlich in Betracht kommen, wird es die nächste Aufgabe sein, diese letzteren näher ins Auge zu fassen. Alles dreht sich um die Frage: Was ist der Ascus und wovon läßt er sich ableiten? Also dieselbe Frage, die seinerzeit den Gegensatz zwischen de Bary und Brefeld u. a. gekennzeichnet hatte! Aber auch heute ist diese Frage noch nicht bereinigt, wenn man an die Diskrepanz zwischen der französischen (Dangeard) und der deutschen Schule denkt. Killian hat in letzter Zeit versucht, auf Grund eigener Untersuchungen sowie sehr ausführlicher Literaturstudien diesem Problem beizukommen, und hat dabei sehr viel zur Klärung dieser nicht gerade leichten Frage beigetragen. Allein ich kann nicht allem, was Killian schreibt, beipflichten. Erinnern wir uns zunächst daran, daß für die Fortpflanzung aller Landpilze die Reduktion der Gameten auf die Gametenkerne und die daraus folgende Gametangienkopulation charakteristisch ist. Das trifft schon bei den Phycomyceten zu, bei denen wir alle Abstufungen bis zu einer mehr minder akzentuierten Anisogamie sehen konnten. Es scheint mir daher ziemlich sicher zu sein, daß der Typus der sexuellen Fortpflanzung, wie er durch Claussen bei *Pyronema* nachgewiesen wurde, innerhalb der Ascomyceten als verhältnismäßig ursprünglich

zu gelten hat. Denn beim Übergang vom Wasser aufs Land bedeutet der mehrkernige Zustand der Gametangien die erste Anpassungsstufe in dieser Richtung. Modifikationen dieses Sexualtypus finden entweder im Sinne einer mehr weniger starken Reduktion der Sexualorgane, bzw. ihrer Kerne statt, was vornehmlich bei abgeleiteten, parasitisch lebenden Formen der Fall ist; oder in morphologischer Richtung dahingehend, daß die Geschlechtsorgane spiralförmig verlaufen, so daß auf diese Weise eine innigere und sichere Umfassung erzielt wird. Aus der Kombination dieser beiden Erscheinungen ergibt sich eine große Variationsweite im Aussehen und im Funktionieren der Sexualapparate. Ein zweiter Typus des Geschlechtsapparates ist der, bei dem ein einziger spiralförmig gedrehter Faden vorhanden ist, dessen Segmente (Zellen) weiblich und männlich differenziert sind. Charakteristisch für diesen zweiten Typus ist die pädogame, bzw. autogame Befruchtung, womit jedoch nicht gesagt sein soll, daß beim ersten Typus eine Autogamie ausgeschlossen ist.

Als dritter, allerdings nicht einheitlicher Typus wären jene Fälle zu verzeichnen, bei denen die Befruchtung durch Vermittlung langer, mehrzelliger „Trichogynen“ erfolgt. Über diesen Typus läßt sich, soweit ich die Sache überblicke, nur so viel sagen, daß er, morphologisch, einen Spezialfall darstellt, der aus den für die Ascomyceten charakteristischen Sexualapparaten hervorgegangen ist und nichts mit dem Apparat der Rhodophyceen zu tun hat. Auch vom Ascogon der Laboulbeniaceen läßt sich dies heute mit ziemlicher Sicherheit behaupten. Doch kann ich mich auf alle diese Fragen nicht zu weit einlassen und verweise daher auf die sehr umfangreiche Literatur. Darüber, daß alle diese Apparate im Dienste der sexuellen Fortpflanzung stehen und daß daher die Vereinigung der darin enthaltenen Kerne als Sexualakt zu gelten hat, darüber, glaube ich, ist nicht viel zu streiten. Die gegenteilige Ansicht Dangeards macht einen sehr einseitigen Eindruck. Daß die Kernverschmelzung zu einem späteren Zeitpunkt erfolgt, ist eine im Rahmen des Pilzreiches allgemeine Erscheinung, die gewiß sehr merkwürdig ist und deren Lösung nur auf cytologischem Wege möglich sein wird. Vorderhand ist es sehr schwer, einen Erklärungsversuch zu machen.

Zwischen Kopulation und Sporenbildung schaltet sich nun, wie allgemein bekannt, eine diploide Zellgeneration ein und erst im Ascus selber findet die Kernverschmelzung und die darauffolgende Reduktionsteilung statt. Die Ausbildung einer diploiden Generation ist im Vergleich zu den Phycomyceten entschieden ein Novum in der Ontogenie

der Ascomyceten und verdient daher eine besondere Beachtung.<sup>1)</sup> Wir finden nämlich innerhalb eines Fruchtkörpers eine regelmäßige Aufeinanderfolge von geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Fortpflanzung, die topographisch und ontogenetisch in weit engere Beziehungen zueinander getreten sind als bei den Phycomyceten. Denn während bei diesen letzteren die beiden Fortpflanzungsarten unabhängig voneinander nur von äußeren, ökologischen Faktoren beeinflussbar und durch Individuengenerationen getrennt sind, erscheinen bei den Ascomyceten diese beiden Fortpflanzungsmodi durch das Band des Generationswechsels kausal bedingt. Darin besteht sicherlich ein wesentlicher Fortschritt gegenüber den Phycomyceten, aber auch ein nicht minderer Unterschied. Es fragt sich ferner, ob diese zwei Fortpflanzungsarten denjenigen homolog sind, die auch sonst bei den Protophyten mit ausgeprägtem Generationswechsel in Alternanz treten. Für die Geschlechtsorgane kommt dies nicht in Frage; es handelt sich bloß darum, den phylogenetischen Wert des Ascus zu präzisieren. Ich fasse den Ascus als ein Gebilde auf, welches entwicklungs-geschichtlich auf ein Zoosporangium zurückgeht. Nur so sind jene merkwürdigen Kernstrukturen bei der Sporenbildung zu erklären, die ich als Homologa des Geißelapparates ansehe, die jedoch einen Funktionswechsel erfahren haben; und nur so können wir das Verhalten der Kerne im Ascus von *Tuber aestivum* verstehen. Das Auftreten cytologischer Strukturen, die letzten Endes für die Flagellatenorganisation charakteristisch sind, kann uns aber nur dann plausibel erscheinen, wenn diese Strukturen in einem Organ zu Tage treten, wo sie seinerzeit funktionstüchtig waren, und das ist eben im Zoosporangium.<sup>2)</sup> In der reproduktiven Sphäre eines Ascomyceten haben wir hiemit zwei von der Phylogenie übernommene Bestandteile: die Sexualorgane und das zum Ascus umgewandelte Zoosporangium, verbunden durch die diploide Phase. Die Metamorphose des Zoosporangiums zu einem Sporangium mit unbeweglichen Sporen fanden wir schon wiederholte Male unter den Phycomyceten, u. zw. immer dort, wo es sich um eine Anpassung an die Verbreitung der Sporen durch die Luft handelte, ein Faktor, der für die Ascomyceten, wie überhaupt für die meisten höheren Pilze nur zu bekannt ist. Eine weitere Folge dieser Betrachtungsweise ist die Deutung der „Konidien“ bei den

<sup>1)</sup> Wo die diploide Generation bei den Ascomyceten fehlt, ist sie jedenfalls rückgebildet worden.

<sup>2)</sup> Vgl. dazu auch das deutliche Auftreten von Centriolen in den Tetrasporangien von *Dictyota* und verschiedenen Rhodophyceen.

Ascomyceten. Aus dem Gesagten geht hervor, daß die Konidien der Ascomyceten mit den Konidien der Phycomyceten nicht homolog sind. Erstere sind vielmehr autonome Bildungen, die sich als vegetative Vermehrungsorgane de novo bei den Ascomyceten ausgebildet haben. Es sind das, wenn man ihre Entstehungsweise genauer beobachtet, ausgesprochene „Chlamydosporen“, d. h. Organe von der Wertigkeit einer einzigen Zelle, die von beliebigen Mycelabschnitten abgegliedert werden können. Die Abschnürung von Mycelteilen ist eine besondere Tendenz, die mehr weniger alle Pilze innehaben, weshalb die Annahme sehr viel für sich hat, daß diese latente Fähigkeit in den Dienst einer raschen und ausgiebigen Vermehrung auf rein vegetativem Wege getreten ist.

Während die Präzisierung der Gegensätze zwischen Phycomyceten und Ascomyceten ein genaueres Eingehen in die Materie erforderte, ist es verhältnismäßig leicht, die Stellung der Ascomyceten zu den Basidiomyceten zu kennzeichnen. Daß die Basidie mit dem Ascus homolog ist, hat in sehr klarer Form Kniep bereits vor einigen Jahren auf Grund eines Vergleiches der Schnallen mit den Hakenbildungen festgestellt. Der Vorgang erscheint uns auch recht verständlich, wenn wir ihn vom Standpunkt einer noch weitergegangenen Anpassung der Sporen an die Verbreitung durch den Wind aus betrachten, wobei die Zweckmäßigkeit der exogenen Sporen einem jeden geläufig wird. Weit schwieriger ist die Frage nach der Sexualität der Basidiomyceten. Die Entdeckungen Bensaudes und Sendners, die dann durch Kniep bestätigt und ergänzt wurden, legen den Gedanken nahe, daß eine Sexualität unbedingt vorhanden sein muß. Dies geht vor allem anderen aus dem Vorkommen einer Heterothallie hervor, die nach Angabe von Kniep noch viel verbreiteter sein dürfte, als man es bisher annahm. Die Heterothallie fordert weiters eine Kopulation von zwei sexuell dimorphen Mycelien, was auch einem Schüler Knieps, Lehfeldt, bei *Corticium terum* Fries gelungen ist. Und wenn spätere Untersuchungen dartun sollten, daß eine solche Kopulation der haploiden Hyphen eine verbreitete Eigenschaft der Basidiomyceten ist, fragt es sich, ob diese Art der sexuellen Fortpflanzung, in bezug auf die der Ascomyceten, abgeleiteter Natur ist, d. h. ob wir diese kopulierenden Hyphen mit den Sexualorganen der Ascomyceten in eine Reihe stellen dürfen. Diese Frage ist jedenfalls zu verneinen. Die Basidiomyceten haben die Sexualorgane (Ascongonien und Antheridien) verloren, die sexuelle Potenz jedoch bleibt natürlich erhalten und erfährt eine Verschiebung gegen die Basidie zu.

Hier erfolgt die Verschmelzung der geschlechtlich differenzierten Kerne und hier erfolgt auch, bei der Reduktionsteilung, die Aufteilung der entgegengesetzten Geschlechter auf die vier Basidiosporen.<sup>1)</sup> Die haploiden Mycelien, die sich aus den sexuell differenzierten Sporen entwickeln, übernehmen die Funktion der Oogonien und Antheridien, sie verschmelzen miteinander zum Zwecke des Kernübertrittes. Vielleicht ließe sich das entfernt mit jenen von Guilliermond untersuchten Hefen, bei denen die Sporen miteinander kopulieren, vergleichen. Auch hier handelt es sich um die Verschiebung des Sexualaktes. Darüber mehr zu sagen ist entschieden verfrüht, solange die Fälle nicht zahlreicher werden und solange man nicht Anhaltspunkte in der feineren Morphologie der bei diesen Vorgängen beteiligten Kerne hat.

Die Entdeckung all dieser Tatsachen bei den Basidiomyceten erleichterte unser Verständnis für die Uredineen und Ustilagineen. Eine Sexualität ist bei beiden Gruppen nunmehr sicher, u. zw. handelt es sich in beiden Fällen, wie bei den höheren Basidiomyceten, um eine „Pseudogamie“. Uredineen und Ustilagineen ergänzen das Bild dieses Vorganges und eben das ist es, in Verbindung mit der streng parasitären Lebensweise, was uns zwingt, diese beiden Gruppen als extrem abgeleitete Reihen der Basidiomyceten aufzufassen. Die Zuteilung der Uredineen zu den Ascomyceten, wie dies französische Autoren und zuletzt auch Killian befürworten, scheint mir nicht ganz spruchreif zu sein, wenn auch zugegeben werden muß, daß vieles zu ihren Gunsten spricht. Bei so stark reduzierten Organismen ist es jedoch schwer, auf Grund morphologischer Merkmale eine so einschneidende Umänderung ihrer systematischen Stellung vorzunehmen.

Zum Schluß sei hier noch die sehr auffällige Tatsache hervorgehoben, daß alle Pilze durch einen sehr einheitlichen Kerntypus gekennzeichnet sind. Es ist jener Typus, den wir mit Hartmann als Pseudokaryosomkern (l. c.) bezeichnen können. Charakteristisch für ihn ist auch die geringe Anzahl von Chromosomen, ein Umstand, der in diesem Falle als ein ursprüngliches Verhalten gedeutet werden muß. Interessant ist es auch, daß trotz des mitunter äußerst hochorganisierten Phänotypus, speziell bei den höheren Landpilzen, die Kerne und schließlich auch der Sexualapparat einen stark primitiven Eindruck machen.

---

<sup>1)</sup> Eine Erscheinung die auch sonst bei Organismen, deren Sporen einer Tetradenteilung ihre Entstehung verdanken, vorkommen dürfte.

Über die Myxomyceten sind wir durch die mustergültigen Untersuchungen E. Jahns über deren Entwicklung, Befruchtungsvorgang und Generationswechsel genau unterrichtet. Dies gilt vor allem für die *Myxogasteres*. Die Angaben A. Paschers über Plasmodien-bildende Flagellaten unterstützen das Verständnis für das entwicklungsmechanische Entstehen des Myxomyceten-Typus sehr wesentlich. Die Stellung der Myxomyceten (*Myxogasteres*) im Proto-phytensystem wurde oben angedeutet. Es ist dies vielleicht einer der schwierigsten Punkte in der Protophytensystematik, denn sowohl die isolierte Behandlung dieser Gruppe als „Pflanzen“, als auch ihre Zusammenziehung mit den Rhizopoden (s. Doflein, Rhumbler) kann nicht vollauf befriedigen. Daß sie von Flagellaten abstammen, dafür spricht ihre Ontogenese (siehe oben); daß die Hauptphase des vegetativen Lebens im rhizopodialen Zustand verbracht wird, steht mit ihrer Lebensweise auf relativ trockenen Substraten im Zusammenhang; ihre Ähnlichkeit mit pflanzlichen Organismen verdanken sie lediglich dieser Lebensweise und der daraus sich ergebenden Notwendigkeit der Verbreitung ihrer Keime durch die Luft (Sporenbhälter, Capillitiumapparat), lauter Dinge, die uns in anderem, jedoch ähnlichem Gewande auch bei gewissen ebenfalls von Flagellaten abzuleitenden Phycomyceten begegnen. Es ist daher wirklich nur Geschmacksache, ob man sie mit den Flagellaten oder mit den Rhizopoden in Verbindung bringt; bei den letzteren sind sie deshalb leichter unterzubringen, weil die Rhizopoden selber ein Sammelbegriff und in der praktischen Systematik äußerst aufnahmefähig sind. Jedenfalls ist eine getrennte Behandlung der Myxomyceten zu vermeiden, weil der natürliche Zusammenhang mit den einzelligen Protisten zu sehr zerrissen wird. Es wird daher am besten sein, wenn man sie zu den Flagellaten, wenn auch in lose Beziehungen bringt. Denn schließlich kann man auch die Frage aufwerfen, ob die Myxomyceten überhaupt den Botaniker etwas angehen.

Was die übrigen Familien anlangt, die gewöhnlich zu den Myxophyten gerechnet werden, sind die Verhältnisse noch recht unklar. Sicher von den Myxophyten abzutrennen sind die Phyto-myxineen, wie dies E. Jahn richtig betont, und den Phycomyceten zuzuzählen. Der übereinstimmende Bau der Schwärmer mit denen der Chytridineen, die cytologischen Erscheinungen von der Sporenbildung (es finden nämlich zwei generative Kernteilungen statt, im Gegensatz zu einer einzigen bei den Myxomyceten), das Fehlen eines deutlich ausgebildeten Plasmodiums sind lauter Momente, die zugunsten

der Jahnschen Auffassung sprechen. Aber auch die Acrasieen, obzwar sie noch nicht genügend untersucht sind, scheinen nicht in das System der Myxophyten hineinzugehören. Sie mit den Sappiniaceen, Guttulinaceen und Dictyosteliaceen zusammen zu den Rhizopoden zu zählen, wie dies A. Pascher vorschlägt, scheint mir nicht vorteilhaft zu sein. Bei allen diesen Organismen handelt es sich sicherlich um direkte Flagellatenabkömmlinge, die ihrer mehr weniger weitgehenden Anpassung an die Lebensweise auf, resp. in relativ trockeneren Substraten die jetzige Organisation verdanken. In diesem Zusammenhang scheinen mir die „Monadinen“ von Zopf (Pseudosporeen etc.) ein wichtiges Zentrum zu sein, von welchem nicht nur die hier angeführten Organismengruppen, sondern auch ein Teil der Phycomyceten ausstrahlen.

---

Wir kommen nun zu der Besprechung einer Protophytengruppe, die durch ihre abweichende Organisation eine besondere Stellung unter den Organismen überhaupt einnimmt. Es sind das die Schizophyten, von denen man nach der üblichen Einteilung zwei Entwicklungsreihen kennt, u. zw. die autotrophen Schizophyceen (Cyanophyceen) und die heterotrophen Schizomyceten (Bakterien). Diese physiologische Einteilung stimmt insofern, als man unter autotrophen Organismen solche versteht, welche mit Hilfe eines Farbpigmentes die Fähigkeit der Kohlensäureassimilation besitzen. Nun kennen wir aber jetzt eine Anzahl von den Schizomyceten zuzählenden Organismen, die aus anorganischer Nahrung organische aufzubauen imstande sind, allerdings nicht durch Spaltung von Kohlensäure. Doch das fällt noch nicht so sehr ins Gewicht; denn wir werden noch sehen, daß diese beiden Organismengruppen, nämlich die Schizophyceen und Schizomyceten, überhaupt bloß äußerliche Ähnlichkeiten besitzen. Wohl ist die äußere Morphologie dieser beiden Reihen ähnlich und die cytologischen Befunde vermochten in den letzten Jahren auch in der Zellstruktur weitere Übereinstimmungen zu liefern, doch sind derartige Parallelismen bei einzelligen Organismen stets sehr kritisch zu beurteilen. Die Morphologie allein kann nicht ausschlaggebend sein, denn die Zellform, die Art der Kolonialverbände, die Schleimbildung usw. bei so einfach gebauten Organismen, welche vielfach auch in ähnlichen (flüssigen) Medien leben, sind eigentlich Selbstverständlichkeiten. Man muß daher in solchen Fällen immer zunächst an die Möglichkeit einer Konvergenz denken. Nun

kommt aber die Ähnlichkeit in der cytologischen Differenzierung hinzu. Soweit unsere Kenntnisse reichen, hat man bei den Cyanophyceen noch keinen individualisierten Kern gefunden, sondern die chromatische Substanz befindet sich in einer bestimmten Partie der Zelle, im sogenannten Zentralkörper, diffus verteilt, ähnlich wie bei einem Chromidialapparat. Ähnliches nimmt man von den Bakterien an.

Ich möchte die Frage aufwerfen, ob solchen cytologischen Strukturen, selbst wenn sie vollkommen gleichwertig wären, tatsächlich eine systematische Bedeutung zukommen, bzw. in welcher Weise diese verwertet werden dürfe. Eine gründliche Durchforschung der Cytologie bei den Protophyten, die leider noch aussteht, ist nach meiner Überzeugung eine der wichtigsten Aufgaben auf diesem Gebiete. Doch besteht immer das Bestreben, die Ergebnisse irgendeiner Teildisziplin in ihrer Bedeutung für die Systematik weit über die zulässigen Grenzen zu überschätzen, wovor nicht genug gewarnt werden kann. Ich gebe zu, daß das Vorkommen von Chromidialsystemen sowohl bei den Blaualgen als auch bei Bakterien sehr geeignet erscheinen konnte, die auf Grund morphologischer Betrachtungen gefaßte Meinung einer nahen Verwandtschaft zwischen beiden noch mehr zu bekräftigen. Doch hat es sich gezeigt, daß die Verhältnisse bei den Schizophyceen nicht so einfach sind und die Erfahrungen auf dem Gebiete der Protozoenkunde, wo bekanntlich Chromidialapparate ganz regellos in den verschiedensten systematischen Gruppen auftreten, mahnen uns bei der Beurteilung der Schizomycetenzelle zur Vorsicht. Wir kommen auf diese Dinge noch zu sprechen, vorerst seien die Schizomyceten besprochen.

Über die systematische Stellung, die verwandtschaftlichen Beziehungen usw. der Bakterien ist schon sehr viel geschrieben worden. Trotzdem muß heute die Frage nach der Verwandtschaft der Bakterien mit irgendeiner anderen Protistengruppe als ungelöst bezeichnet werden. Ich erwähne auch gleich, daß ich mich der oft vertretenen Ansicht, daß die Spaltpilze die einfachsten, d. h. ursprünglichsten Organismen seien, nicht anschließe. (Vgl. auch Fr. Schaudinn.) Soweit bekannt, gibt es nur eine Organismengruppe, die nach allem den Eindruck des Ursprünglichsten macht und das sind die Flagellaten. Da nun diese gewiß nicht primitiv organisiert sind, so kennen wir überhaupt keine „Urorganismen“; das rezente Organismenreich setzt vielmehr sofort mit einem hochentwickelten Typus ein und, was vorher existiert hat, wissen wir nicht.

Wichtiger ist es, meines Erachtens, die spezifische Organisation der Bakterien zu präzisieren, weil sich daraus bestimmte Gesichtspunkte gewinnen lassen, die es ermöglichen, Stellung und Verwandtschaft bis zu einem gewissen Grade zu erfassen. Die Schizomyceten zeichnen sich durch einen besonderen Organisationstypus aus, der im Prinzip auf eine enorme Verminderung des Zellvolumens zurückzuführen ist. Durch die Volumsverkleinerung wird die relative Oberfläche der Einzelzelle größer und das steigert sich in den Ansammlungen von mitunter Milliarden von Bakterienzellen ins Kolossale. Die Erscheinung der Oberflächenvergrößerung wird uns auch geläufig, wenn wir bedenken, welche aktive Rolle die Bakterien im Haushalte der Natur spielen. Im Grunde genommen ist das dasselbe, wie wenn der Chemiker, um gewisse Prozesse zu beschleunigen, bestimmte Substanzen in feinsten Zerteilung zusetzt, wodurch die Oberfläche solcher aktiver Substanzen wesentlich vergrößert und ihre chemische Wirksamkeit gesteigert wird. Andererseits ist es aber auch klar, daß durch die Herabsetzung des Zellvolumens und der Zellgröße überhaupt gewisse Organisationsmerkmale verschwinden, bzw. sehr undeutlich werden müssen. Gerade bei einzelligen Organismen ist es aber wichtig, über möglichst viele Merkmale zu verfügen, denn nur so ist eine Differentialdiagnose möglich.

Die Bakterien hat man stets als sehr einfach organisierte Lebewesen angesehen und gar die Anschauung, daß sie den „Uroorganismen“ am nächsten stehen, hat dazu geführt, daß man nicht sonderlich nach Differentialmerkmalen gesucht hat, denn solche waren nach der herrschenden Auffassung gar nicht zu erwarten. Indessen möchte ich betonen, daß die Schizomyceten nichts Einheitliches darstellen, sondern daß sie einige konvergente Entwicklungsreihen enthalten, die höchstwahrscheinlich verschiedenen Ursprungs sind und die alle demselben Prinzip der Volumsverkleinerung folgten. Inwieweit diese Annahme richtig ist, soll im folgenden geprüft werden.

Unter den Schizomyceten stellen die begeißelten Formen den ursprünglichsten Typus dar. Der Besitz von Lokomotionsorganellen (Geißeln) deutet ganz allgemein gefaßt auf eine organisatorische Ähnlichkeit mit dem Typus der Flagellaten hin; wenigstens ist kein einziger Fall bekannt, daß im Laufe der Phylogenie nach dem Verlust der Geißeln bei irgendeiner Gruppe von Organismen ähnliche Organellen homologer Natur aufgetreten wären. Eine derartige Annahme wäre in hohem Grade gezwungen, weil sie auf keine empirischen Tatsachen gestützt ist. Das gilt also auch von den beweglichen

Bakterien, weshalb wir theoretisch die Annahme machen können, daß der Typus der begeißelten Schizomyceten zu dem Typus der Flagellaten in einem bestimmten genetischen Verhältnis steht. Ja, man kann noch etwas weiter gehen: nach dem oben erwähnten Schema des Verkleinerungsprinzips, welches als Organisationstendenz für die Schizomyceten zu gelten hat und einen Spezialfall sämtlicher Organisationstypen im Organismenreich darstellt, ist der Schluß gerechtfertigt, daß die Schizomyceten stärker abgeleitet sind als die Flagellaten. Somit ist wenigstens die relative Stellung der Bakterien im System der Protophyten näher bestimmt.

Zur besseren Erörterung dieser Frage muß etwas weiter ausgeholt werden. Die Ergebnisse der Bakteriencytologie haben in der letzten Zeit erwiesen, daß die Zelle der Bakterien nicht nur einen Chromidialapparat, sondern in zahlreichen Fällen wohl individualisierte Kerne enthält. (Vgl. A. Mayer, E. Paravicini, A. Hoelling, M. Hartmann, B. Schussnig u. a.) Die Kerne können entweder in der Einzahl oder in der Mehrzahl vorhanden sein. Ersteres ist der gewöhnlichere Fall bei den unbeweglichen Stäbchen, letzteres dagegen häufiger bei den beweglichen Bazillen. Ferner wurde schon in hohem Grade wahrscheinlich gemacht, daß die Geißeln aus Basalkörper-ähnlichen Organellen entspringen und nicht Differenzierungen des Periplastes sind, wie dies bisher angenommen wurde. Ferner ist noch etwas zu beachten. Wenn die Geißeln nicht einfach Differenzierungen des Ectoplasmas, sondern Organellen der Zelle sind, ähnlich wie bei den Flagellaten, so ist die oft vorhandene Vielzahl der Geißeln ebenfalls ein Indizium für eine Mehrwertigkeit der Zelle. Es ist das ein Analogieschluß, der sich auf unsere Erfahrungen bei den Flagellaten stützt. Logischerweise muß für die mehrgeißeligen Bakterienzellen angenommen werden, daß der Zahl der Geißeln eine ebensolche Zahl von Basalkörpern entspricht oder in jenen Fällen, wo wir Geißelzöpfe finden, könnte der Basalapparat eine komplexere Zusammensetzung aufweisen. Das sind natürlich aprioristische Annahmen, denen nachgegangen werden müßte, gegen deren Bestätigung sich jedoch die winzigen Dimensionen der Bakterien hemmend in den Weg legen. Daraus geht die Übereinstimmung gewisser cytologischer Strukturen mit denen der Flagellaten und andererseits aber auch der Umstand hervor, daß die Bakterienzelle nicht immer ein einwertiges Gebilde darstellt, denn die Mehrkernigkeit und Mehrgeißeligkeit deutet auf eine höhere Organisation hin.

Immerhin gibt dieser Umstand zu denken, denn das Vorkommen mehrerer Kerne in einem „einzelligen“ Organismus kann entweder zell-

physiologische Ursachen haben, also ein Vorgang im Sinne der Kern-Plasma-Relation sein, oder aber, wenn diese Ursache nicht eruierbar ist, muß die Mehrkernigkeit phylogenetisch bedingt sein. Das erstere halte ich in diesem Falle für ganz ausgeschlossen, u. zw. aus folgenden Gründen. Erstens gibt es Bakterien mit nur einem Kern, bei welchen also das Gleichgewicht zwischen Cyto- und Karyoplasma vollkommen gewahrt ist und den physiologischen Funktionen der Zelle nachkommt. Zweitens, wo eine gesteigerte wechselseitige Beeinflussung zwischen Kern- und Zellsubstanz nottut, sehen wir, daß die Bakterienzelle zu einem sekundären Mittel greift, nämlich zur diffusen Verteilung des Chromatins im Cytoplasma. Das ist bei so winzig kleinen Zellen das weitaus einfachere und ökonomischere Verfahren, weil das Chromatinmaterial quantitativ unverändert bleibt, seine wirksame Oberfläche dagegen bedeutend vergrößert wird. Deshalb bin ich der Ansicht, daß die polyenergide Konstitution der beweglichen Bazillen nur mit der Annahme in Einklang zu bringen ist, daß solche Schizomycetentypen von flagellatenartigen Organismen herkommen, welche bereits eine höhere Organisation erreicht hatten, d. h. also entweder Coenobionten oder polyenergide waren, als sich der Schizomycetenstamm von ihnen abtrennte. Durch die zunehmende Verkleinerung der Körpergröße sind die ursprünglichen Organisationsmerkmale zum Teile erloschen, zum Teile auf den kleinsten Raum zusammengedrängt, so daß schließlich ein Gebilde entstand, welches deskriptiv dem Begriff „Zelle“ wohl entspricht, in seiner Wertigkeit jedoch höher zu taxieren ist.

Organismen, bzw. Organe, die dem morphologischen Begriffe einer Zelle entsprechen, phylogenetisch jedoch eine höhere Wertigkeit besitzen, sind eigentlich keine Seltenheit. Wenn wir, um zunächst an die in Rede stehenden begeißelten Bakterien anzuschließen, unter den Flagellaten Umschau halten, so werden wir oft auf Formen stoßen, die unmöglich als Paradigma einer einwertigen, monoenergiden Zelle gelten können. Ich erinnere z. B. an die *Polymastigina* und *Hypermastigina*. Aber auch sonst finden wir, wie weiter oben erörtert wurde, Beispiele genug für die sekundäre Erlangung der Einzellform, so z. B. die Konidien der Phycomyceten, viele Sporen der höheren Pilze, die Spermarien der Rhodophyceen, das Pollenkorn der Anthophyten u. dgl. m. Bei Heranziehung solcher markanter Fälle wird uns die Vorstellung geläufig, daß dieser Prozeß des öfteren im Laufe der Phylogenie stattgefunden hat und daß hiemit Organe vom morphologischen Wert einer Zelle zu wiederholten Malen infolge Konvergenz entstanden sind. Beim Zustandekommen aller dieser

konvergenten Gebilde sind zwei Vorgänge beteiligt, zwei Vorgänge, die wir überall im Reiche der Organismen feststellen können, nämlich: die Reduktion vorhandener Einheiten (gleichgültig welcher Ordnung) und die Vereinigung solcher reduzierter Einheiten zu einheitlich funktionierenden Komplexen, die uns, als Ganzes betrachtet, den Eindruck einer Einheit machen, doch eine Einheit höherer Ordnung. Gerade beim Studium der niederen Pflanzen hat man immer wieder Gelegenheit, die Richtigkeit dieses Satzes zu konstatieren, und es sollte diese Erscheinung meines Erachtens auch bei vergleichend-morphologischen Studien in Betracht gezogen werden. Diese Erscheinung fand durch Frimmel in einem Aufsatz, das „Individualwandelgesetz“, Beachtung, welcher dieses Problem auch vom deszendenztheoretischen Standpunkt aus beleuchtete. Ich möchte dafür, bei Wahrung der Priorität Frimmels, den allgemeinen Ausdruck „Integration“, resp. „Integrationsprinzip“ anwenden.

Ist nun das Wirken der Integration festgestellt, so fragt es sich, ob wir diese Erscheinung einer morphologischen Betrachtung der Bakterienzelle zugrunde legen können. In Anbetracht der oben erwähnten Merkmale glaube ich diese Frage bejahen zu können, denn die Kleinheit der in Rede stehenden Objekte bedeutet kein Hindernis, da die Kleinheit allein nicht als ein primäres Merkmal aufgefaßt werden darf. Indirekt können wir uns eine Vorstellung von der integrierten Konstitution der Bakterienzelle machen, wenn wir gewisse von Lauterborn gefundene Formen zum Vergleich heranziehen, wie *Pelochromatium*, *Pelosphaera*, *Pelosigma*, *Chlorochromatium*. Das sind Coenobionten mit nach verschiedenen Richtungen durchgeführter Arbeitsteilung der einzelnen Komponenten. Arbeitsteilung beginnt aber mit der Integration, so daß wir den Rückschluß ziehen können, daß, wie bei diesen jetzt lebenden Formen der Anfang zur Erlangung einer höheren Organisation gemacht wird, dieser Vorgang auch schon früher eingesetzt und so zur Ausbildung jener Bakterientypen geführt haben kann, die wir aus morphologischen Gründen (s. o.) als mehrwertig bezeichnen müssen.

Die Betonung dieser Dinge scheint mir nicht ganz überflüssig, weil man zu sehr in der Auffassung von der Einfachheit der Bakterien befangen ist, ein Umstand, der vielfach dazu beigetragen hat, daß sich die Erforschung dieser Organismen noch immer in Rahmen bewegt, die eine weitblickendere Erfassung der Frage hemmen. Denn ob die Bakterienzelle einen Kern besitzt oder ob die Chromatinsubstanz in verschiedener Verteilung angeordnet ist, diese Frage allein reicht

nicht aus, um in die wahre Organisation des Bakterientypus einzudringen. Je kleiner ein Lebewesen ist, desto mehr müssen wir bestrebt sein, alle mit den heutigen Hilfsmitteln erfassbaren Merkmale, und wenn sie noch so minuziös sind, zu berücksichtigen. Wenn z. B. bei gewissen Formen (*Bacillus Bütschlii*, *Bacterium caviae*) Vorgänge beobachtet worden sind, die im Sinne einer Autogamie gedeutet werden, so ist es mit der Skepsis allein nicht getan. Wir müssen diese nach dem derzeitigen Stand unserer Kenntnisse als Ausnahmen zu bezeichnenden Fälle wohl in Erwägung ziehen, genau so wie die Angaben Enderleins über das Vorkommen geschlechtlich differenzierter Individuen bei verschiedenen Bakterien und die Befunde Potthofs an Spirillen und Chromatien, die als „Konjunktion“ (Löhnis) gedeutet werden, geeignet sind, diesen Erscheinungen die größte Aufmerksamkeit zu schenken. Auch die sog. „Regenerativkörper“ von Löhnis, die eine so weitgehende Ähnlichkeit mit der Schwärmerbildung der übrigen Protophyten zeigt, trägt dazu bei, die Bakterien von ganz anderen Gesichtspunkten aus zu betrachten, als es bis vor ganz kurzer Zeit geschah.

In neuerer Zeit wurde besonders von medizinischer Seite (vgl. Lehmann und Neumann) auf das abweichende morphologische Verhalten gewisser Bakterien, so z. B. der Tuberkel-, Diphtheriebakterien etc. hingewiesen. Diese Organismen, denen sich in der Zwischenzeit auch noch andere, nicht pathogene Formen zugesellt haben, machen tatsächlich den Eindruck, als wären sie Rudimente höherer Hyphenpilze, eine Vorstellung, die bei genauerer Kenntnis solcher Bakterienformen nicht von der Hand zu weisen ist. Tatsache ist, daß wir auch in anderen Gruppen der Protophyten Vertreter finden, deren Zusammenhang mit bestimmten systematischen Einheiten wohl klar ist, die aber nur durch besondere Kleinheit vom Typus abweichen. Mit diesem fortschreitenden Kleinerwerden können auch andere organisatorische Umwandlungen einhergehen, ich erinnere z. B. nur an die Hefepilze.

Obzwar nun die in Rede stehenden Bakterienformen noch nicht genügend erforscht sind, wird man trotzdem gut tun, sie von den Eubakterien zu trennen, wie dies auch tatsächlich vielfach schon geschehen ist, und sie bis auf Weiteres als *Mycobacteria* an ihre Seite zu stellen.

Ebenfalls eine Sonderstellung nehmen die *Trichobacteria* (*Chlamydobacteriaceae* und *Beggiatoaceae*) ein, über deren Verwandtschaft vorderhand nichts Sicheres bekannt ist. Sie besitzen durchwegs

Chromidialapparate als Kernhomologa, was auf eine abgeleitete Organisation hindeutet. Sie mit den Schizophyceen in nähere Beziehungen zu bringen, wie das oft geschehen ist und zuletzt sogar im Handwörterbuch der Naturwissenschaften von Mische getan wurde, scheint mir denn doch etwas zu oberflächlich zu sein. Was die Stellung der *Actinomyceten* betrifft, wage ich, trotz der monographischen Behandlung Lieskes, nicht, ein endgültiges Urteil zu fällen. Die Art und Weise, wie die Arthrosporen gebildet werden, scheinen mir ein zu gewichtiges Kriterium zu sein, um diese Organismen bedenkenlos den Bakterien zuzuzählen.

Auch mit der definitiven Einreihung der *Myxobacteria* in das System wird man so lange abwarten müssen, bis sie besser durchforscht sind. Wir wollen sie daher am Schluß der Schizomyceten anführen, ohne damit eine bestimmte Vorstellung über ihre verwandtschaftlichen Beziehungen zu denselben zum Ausdruck bringen zu wollen. Warum jedoch Jahn kürzlich die Myxobacteriaceen mit den Cyanophyceen in Zusammenhang brachte, ist nicht klar zu ersehen. Die Vorstellung, daß es sich um an die terrestrische Lebensweise angepaßte bakterienartige Organismen handelt, ist gar nicht so paradox.

Will man alle diese verschiedenen Organismengruppen unter Betonung der verschiedenen Herkunft und verschiedener Organisation zu den Bakterien rechnen, so kann man es schließlich tun. Es kämen dann als gemeinsame Merkmale die Kleinheit der Zelle und die biologischen Eigenschaften in Betracht. Tut man das, so wird es zweckmäßig sein, für alle diese Organismen einen passenden Namen zu prägen, weshalb ich den Ausdruck *Bacteriophyta* als Bezeichnung für den ganzen Stamm anwende. Aber noch ein Grund ist es, der mich zur Aufstellung dieses Begriffes führte. Ich habe weiter oben versucht, die Ansicht plausibel zu machen, daß der Grundtypus der Bakterien zu flagellatenartigen Organismen Beziehungen aufweist. Sollten sich die Befunde bezüglich der Fortpflanzungsverhältnisse und des Zellbaues in Zukunft vermehren und festigen, so wäre der Gedanke nicht von der Hand zu weisen, daß alle anderen Bakterientypen von diesem Urtypus der begeißelten Flagellaten hervorgegangen sind. Es könnten sich innerhalb der „*Bacteriophyta*“ ähnliche Entwicklungsreihen herausgebildet haben wie bei den autotrophen Protophyten, nämlich Monadoblasten und Phycoblasten, mit ihren jeweiligen spezielleren Anpassungstypen. So würden die *Trichobacteria* dem Zellfadentypus (etwa Ulotricheen), die *Mycobacteria* etwa dem Coeloblastentypus, die Myxobakterien dagegen dem von den Flagellaten

hervorgegangenen Plasmodientypus usw. entsprechen. Wir hätten dann in den Bakterien, in der skizzierten Fassung, ein Organismenreich vor uns, welches neben das Reich der Protophyten und Protozoen zu stellen wäre. Inwieweit diese rein aprioristische Annahme der Wirklichkeit entspricht, muß die Erforschung dieser Organismen zeigen; sie ist natürlich bloß als Hypothese gedacht.

Aus den im Vorgehenden entwickelten Anschauungen über die Organisation und die systematische Stellung der Schizomyceten erscheinen von selber die Schizophyceen isoliert dastehend. Da weder die morphologische Ausgestaltung, noch die cytologische Differenzierung, wie wir gesehen haben, Anhaltspunkte zur Aufstellung verwandtschaftlicher Beziehungen zwischen diesen beiden Organisationsgruppen bieten und da ferner bei den Blaualgen nirgends in der Ontogenie eine monadoïde (bezw. begeißelte) Phase nachgewiesen wurde, so scheint mir eine endgültige Trennung dieser beiden Gruppen natürlicher und richtiger zu sein. Dabei wird es in der linearen Darstellung des Systems ziemlich gleichgültig sein, wo man die Schizophyceen einschaltet; da sie physiologisch zur biologischen Gruppe der „Algen“ gehören, allerdings mit keiner Gruppe dieser letzteren irgendwelche Ähnlichkeit zeigen, werden wir sie am Anfang der Algenreihen anführen. Doch möge man stets der vollständig isolierten Stellung, die sie auch in einem solchen Zusammenhang einnehmen, eingedenk sein. Aber auch wenn wir im Rahmen der Cyanophyceen selber bleiben, gibt es der Probleme genug, die einer Lösung harren. Baumgärtel hat kürzlich versucht, die Cytologie der Cyanophyceenzelle neu zu beleuchten und ist zu Resultaten gekommen, welche sehr zu begrüßen sind. Geitler hat die Natur der Heterocysten näher ergründet, was ebenfalls sehr dankenswert ist. Bevor ich auf diese beiden Arbeiten eingehe, will ich auch ein paar Worte über die allgemeine Morphologie der Blaualgen vorausschicken, denn um diese Fragen hat man sich schon seit langem nicht gekümmert. Ich bin in diesem Aufsätze immer streng phylogenetisch vorgegangen und habe stets versucht, besonders die Erscheinungen der Fortpflanzung von einem allgemein entwicklungsgeschichtlichen Standpunkt aus zu betrachten, um so den Wert eines bestimmten Organs in einem bestimmten Falle präzisieren zu können. Für die Erscheinungen der Fortpflanzung läßt sich ein einheitliches Bild entwerfen bei gleichzeitiger Verwertung aller Phasen dieses Vorganges, die in den verschiedensten Gruppen der Protophyten realisiert sind. Wenn nun bei irgendeiner besonderen Gruppe von Protophyten die Fortpflanzung

fehlt oder von dem uns geläufigen Schema abweicht, so stellt sich von selbst die Frage auf, wie man diese Abweichungen zu erklären hat. Bei den Cyanophyceen kennen wir weder ungeschlechtliche Schwärmosporen noch Organe für die sexuelle Fortpflanzung. Ist das ein primäres oder ein abgeleitetes Verhalten? Um das handelt es sich ja in erster Linie.

Wenn wir zunächst die Chamaesiphonaceen hernehmen, so finden wir bei der Gattung *Dermocarpa* oder *Hyella* z. B., daß im Innern von Zellen durch zahlreiche aufeinander folgende Teilungen eine große Anzahl von kleinen Zellen entsteht (Conidangien, resp. Conidien). Das ist ein Vorgang, der an die Aplanosporen erinnert. Vielfach reduziert sich der Körper einer Chamaesiphonee auf eine einzige Zelle, die eine vegetative und reproduktive Phase durchmacht (z. B. *Chamaesiphon*, *Pleurocapsa*, *Dermocarpa*, *Cyanocystis* u. a.). Stellen wir uns nun vor, daß diese Conidien (besser Aplanosporen) ihre Individualität aufgeben, so tritt das Conidangium nicht mehr in Erscheinung, sondern die Zelle, die sich in das Conidangium umgewandelt hatte, bleibt erhalten (äußerlich), ihre cytologische Struktur wird aber durch Integration der reduzierten Conidieneinheiten eine höhere Organisation erlangen. Hätten wir Organismen mit Zellkernen vor uns, so wäre der Vorgang folgender: Eine Zelle hat die Fähigkeit, Zoosporen zu bilden; diese bilden sich später zu Aplanosporen zurück und wenn auch die Individualisierung dieser letzteren aufhört, so wird die Zelle polyenergisch; werden diese zahlreichen Kerne reduziert und vereinigen sie sich zu einem einheitlichen Gebilde, so erscheint diese selbe Zelle wiederum einkernig, der Kern ist jetzt aber polyenergisch (im Sinne Hartmanns). Diese mit einem polyenergischen Kern ausgestattete Zelle kann nun den Ausgangspunkt zu einer neuen Organismenreihe liefern. Auf die Cyanophyceen übertragen bedeutet dieser theoretische Ausblick folgendes: Die Chamaesiphoneen bilden den Ausgangspunkt für die übrigen Cyanophyceen. Was bei den Hormogoneen als Zelle bezeichnet wird, dürfte einem Conidangium, phylogenetisch gesprochen, entsprechen. Dasselbe wäre von den Chroococcaceen anzunehmen, nur mit dem Unterschiede, daß diese „einzellig“ geblieben sind. Auf diese Weise lassen sich die Befunde Geitlers an den Heterocysten besser begreifen, denn die Auskeimung derselben wäre als ein Rest der Conidangiennatur anzusehen. Aber auch die Zellstruktur, wie sie uns Baumgärtel gezeigt hat, gewinnt ein anderes Aussehen. Denn das, was dieser Autor „offener Kern“ nennt, ist dann nichts anderes als ein Konglomerat von Platten, die ganz gut mit der Ableitung der Hormogoneenzelle von einem Conidangium in

Einklang zu bringen wäre. Nun wissen wir über die Cytologie der Chamaesiphoneen nichts Sicheres. Es sind meines Erachtens zwei Möglichkeiten denkbar: entweder die Conidien sind Aplanosporen, dann müßten in ihnen Kerne oder Reste solcher nachweisbar sein. Oder aber es sind schon bei den Chamaesiphoneen keine individualisierten Kerne vorhanden, sondern irgendeine Form der Chromatinverteilung. Beides ist mit meiner Deutung der Baumgärtelschen „Centroplasten“ vereinbar. Was ich hier auseinandersetze, sind bloß theoretische Vermutungen, die ich mir im Rahmen einer solchen Studie wohl erlauben darf, um Gesichtspunkte zu äußern, die, wenn sie brauchbar erscheinen, späteren Untersuchungen als Arbeitshypothese dienen können. Was ich aber auch bezüglich dieser Organismengruppe vermieden wissen möchte, ist die Arbeitsmethode, die immer nur in Anwendung jener Gesichtspunkte, die bei höheren Organismen gewonnen worden sind, ihr Heil bei den Protisten sucht und dadurch mehr hemmt als fördert. Auf jeden Fall geht eines mit ziemlicher Sicherheit hervor: daß der Cyanophyceentypus schon sehr alt ist und daß die Zellstruktur nicht als „primitiv“ gelten kann. Damit stimmen auch die paläontologischen Befunde überein, auf Grund derer Pia ebenfalls zu dem Resultate gelangt, daß die Blaualgen zu den ältesten Pflanzen gehören, die bisher fossil gefunden wurden.

Wenn ich nun zum Schluß den Versuch mache, die Hauptresultate der vorangehenden Betrachtungen über das System der Protothyten zusammenzufassen, so geschieht das aus dem Grunde, um einige allgemein gültige Richtlinien für das phylogenetische Arbeiten auf diesem Gebiete zu fixieren. Es hat sich zunächst die Notwendigkeit einer sehr intensiven cytologischen Erforschung dieser Organismen ergeben, die nach zwei Richtungen wichtige Ergebnisse verspricht. Zuerst im Sinne einer vergleichenden Entwicklungsgeschichte der pflanzlichen Zelle, die meines Erachtens eine der wichtigsten Grundlagen für die Zellen- und Deszendenzlehre bietet. Dann aber auch als eine der wichtigsten Hilfsdisziplinen der natürlichen Systematik, weil, wie schon des öfteren betont wurde, die äußeren morphologischen Merkmale, wo es sich um einfache, einzellige Typen handelt, keine sichere Handhabe bieten. Enge damit verknüpft ist die ebenfalls vergleichend-entwicklungsgeschichtliche Betrachtung der Fortpflanzungserscheinungen, hauptsächlich der sexuellen, die jedoch nur dann zu einem brauchbaren Resultate führen kann, wenn die verschiedenen Erscheinungsformen, wie sie bei allen Protophyten bekannt sind, miteinander verglichen und in ein natürliches System eingereiht

werden. Die Methode dieser Betrachtungsweise wurde in diesem Aufsätze konsequent durchgeführt und ich möchte hier nur noch die Frage aufwerfen, ob uns die Fortpflanzungsverhältnisse eine Handhabe bieten, um das Reich der Protophyten von demjenigen der höheren Pflanzen abzugrenzen. Ich glaube in der Lage zu sein, diese Frage in einer präziseren Form beantworten zu können. Man hat oft und oft versucht, genetische Beziehungen zwischen dem Archegon und dem Antheridium der Cormophyten und den Oogonien, resp. Antheridien der Thallophyten herzustellen. Befriedigend war keiner dieser Versuche, und zwar, wie ich glaube, aus dem Grunde, weil man sich über die Wertigkeit dieser Organe bei Cormo- und Thallophyten nicht im klaren war.

Ich glaube nun, daß der folgende Erklärungsversuch dem Problem nützlich sein kann. Betrachtet man die weiblichen Fortpflanzungsorgane der Protophyten, so bemerkt man, daß sie in ihrer Anlage stets einer einzigen Zelle mit dem Potential eines weiblich differenzierten Gametangiums entsprechen. Das Gametangium entwickelt bei ursprünglichen Typen mehrere weibliche Gameten, bei abgeleiteten Formen nur eine solche Sexualzelle (Oogonium). Bei den mehrzelligen Typen (Thallophyten) entsteht das Oogonium oder das weibliche Gametangium stets als Seitenast einer relativen Hauptachse, und wenn eine Schutzhülle gebildet wird, entsteht diese aus der Verwachsung von Seitenästchen höherer Ordnung in der Höhe des weiblichen Organs. Letzteres Verhalten entspricht durchaus dem Modus der Thallusbildung, denn bei den Thallophyten verdankt der „Thallus“ seine Entstehung stets der Vereinigung mehrerer Zell- oder Zellfadenindividuen. Eine echte Meristembildung ist vielleicht nur in ganz wenigen Fällen nachweisbar. Aber selbst bei hochkomplizierten Thallophyten ist das obenerwähnte Verhalten der Geschlechtsorgane stets zu konstatieren. Vergleichen wir damit die Entstehung eines Archegoniums. Hier geht dieses Organ auf die Tätigkeit einer Scheitelzelle zurück und allmählich differenziert sich der weibliche Apparat heraus, bei dem wir eine Eizelle, eine Bauchkanalzelle und die Halskanalzellen feststellen können. Die Wand wird beim Segmentierungsvorgang ebenfalls angelegt. Eine solche Art der Bildung des weiblichen Sexualapparates findet sich nirgends im Protophytenreich. Wir müssen daher das Archegon als ein viel komplizierteres Organ interpretieren, und zwar als Vereinigung mehrerer Oogonien zu einem sekundär einheitlich gewordenen Apparat. Dafür spricht auch der Umstand, daß alle Zellen des Archegons, die innerhalb der

Archegonwand liegen, Schwesterzellen mit verschiedenen Funktionen sind, was am besten beim Umschlag des Geschlechtes zu entnehmen ist, also in den Fällen, wo aus den fertilen Zellen des Archegons Antheridien, d. i. also männliche Gametangien hervorgehen!

Mit Hilfe dieses Merkmales glaube ich in der Lage zu sein, eine scharfe Grenze zwischen den beiden Reichen ziehen zu können, wozu noch die Konstitutionsverhältnisse des Zellkernes kommen. Mir scheint dieses Unterscheidungsmerkmal geeigneter zu sein als die negative Definition der Thallophyten als Pflanzen „ohne Gliederung in Wurzel, Stamm und Blatt“, um so mehr, als die Fortpflanzungsorgane sich als Charakterisierungsfaktor weit besser und allgemeiner verwerten lassen als die somatischen Anteile. Man braucht nur an die Fucaceen einerseits, an die Lebermoose andererseits zu denken und man wird alsbald in Verlegenheit mit der obigen Definition geraten.

Schließlich, um den Versuch zu machen, die in dieser Arbeit verteidigten Kriterien zur Anwendung zu bringen, will ich noch daran gehen, eine Gruppierung der Protophyten vorzunehmen, wie sie sich aus meiner Darstellung ergibt. Es liegt nicht in meiner Absicht, ein System „aufzustellen“, sondern nur ein solches zu „entwerfen“. Denn ich brauche es wohl nicht zu betonen, daß es mir wohl bewußt ist, daß die Aufzählung an vielen Stellen nur von provisorischem Bestande sein kann. Mit dieser systematischen Aufzählung hoffe ich bloß eines zu erreichen: Widerspruch in Fachkreisen zu finden; denn dies wäre für mich und vielleicht auch für andere gleichbedeutend mit neuen Anregungen.

Ich stelle mir also das **System der Protophyten** ungefähr folgendermaßen vor:

### I. Stamm: *Monadophyta*.

#### 1. Klasse: *Chrysomonadina*.

1. Ordnung: *Euchrysomonadales*.

2. „ : *Coccolithophoridales*.

3. „ : *Silicoflagellata*.

#### 2. Klasse: *Heterochloridina*.

#### 3. Klasse: *Cryptomonadina*.

#### 4. Klasse: *Dinoflagellata*.

1. Ordnung: *Desmomonadales*.

2. „ : *Dinophysidales*.

3. „ : *Peridimiales*.

4. „ : *Cystoflagellata*.

5. Klasse: *Euglenoidina*.
  6. Klasse: *Chloromonadina*.
  7. Klasse: *Phytomonadina*.
    1. Ordnung: *Volvocales*.
    2. „ : *Tetrasporales* p. p.
  8. Klasse: *Protomonadina*.
  9. Klasse: *Polymastigina*.
  10. Klasse: *Sporomonadina*.
    1. Ordnung: *Myxomonadales*.
    2. „ : *Myxophytales*.
- II. Stamm: *Bacteriophyta*.
1. Klasse: *Eubacteria*.
  2. Klasse: *Mycobacteria*.
  3. Klasse: *Trichobacteria*.
  4. Klasse: *Myxobacteria*.
- III. Stamm: *Cyanophyta*.
1. Ordnung: *Chamaesiphonales*.
  2. „ : *Chroococcales*.
  3. „ : *Gloecosiphonales*.
- IV. Stamm: *Chrysophyta*.
1. Klasse: *Heterocontae*.
  2. Klasse: *Bacillarieae*.
- V. Stamm: *Chlorophyta*.
1. Klasse: *Euchlorophyta*.
    1. Ordnung: *Protococcales*.
    2. „ : *Ulotrichales*.
    3. „ : *Bangiales*.
    4. „ : *Oedogoniales*.
    5. „ : *Conjugatae*.
  2. Klasse: *Siphonophyta*.
    1. Ordnung: *Siphonales*.
    2. „ : *Siphonocladales*.
    3. „ : *Charales*.
- VI. Stamm: *Phaeophyta*.
1. Klasse: *Phaeosporeae*.
    1. Ordnung: *Ectocarpales*.
    2. „ : *Cutleriales*.

3. Ordnung: *Sphacelariales*.
  4. " : *Tilopteridales*.
  5. " : *Laminariales*.
2. Klasse: *Dictyoteae*.
  3. Klasse: *Fucoideae*.

VII. Stamm: *Rhodophyta*.

1. Ordnung: *Nemalionales*.
2. " : *Gigartinales*.
3. " : *Rhodymeniales*.
4. " : *Ceramiales*.
5. " : *Cryptonemiales*.

VIII. Stamm: *Mycophyta*.

1. Klasse: *Phycomycetes*.

1. Ordnung: *Chytridiales*.
2. " : *Phytomyxinales*.
3. " : *Monoblepharidales*.
4. " : *Zygomycetales* (inkl. *Endomycetinae*).
5. " : *Oomycetales*.
6. " : *Saccharomycetales*.

2. Klasse: *Ascomycetes*.

1. Ordnung: *Plectascales*.
2. " : *Discomycetales*.
  1. Unterordnung: *Pezizineae*.
  2. " : *Helvellineae*.
  3. " : *Phacidineae*.
  4. " : *Hysteriineae*.

3. Ordnung: *Tuberales*.
4. " : *Perisporiales*.
5. " : *Exoascales*.
6. " : *Pyrenomyces*.
7. " : *Laboulbeniales*.

3. Klasse: *Basidiomycetes*.

I. Gruppe: *Heterobasidii*.

1. Ordnung: *Auriculariales*.
2. " : *Tremellales*.
3. " : *Ustilaginales*.
4. " : *Uredinales*.

II. Gruppe: *Holobasidii*.

1. Ordnung: *Gasteromycetales*.
2. „ : *Hymenomycetales*.
3. „ : *Exobasidiales*.

4. Klasse: *Lichenes*.

Wenn auch diese Aufzählung durch die vorangehenden Ausführungen bedingt ist, so seien mir doch noch einige ergänzende Bemerkungen gestattet. In der Aufstellung und in der Nomenklatur der einzelnen systematischen Einheiten habe ich mich so weit als möglich an die Richtlinien Wettsteins gehalten. In bezug auf die Gruppierung und die Aufeinanderfolge der darin verzeichneten Gruppen muß ich wohl einige Erläuterungen geben.

Bei der Einteilung der *Monadophyta*, worunter ich alle Flagellaten-ähnlichen Organismen zusammengefaßt wissen möchte, habe ich mich im wesentlichen an die Darstellungen von Jollos und Pascher gehalten. Allerdings, ich konnte mich nicht dazu entschließen, die Paschersche Einteilung zu akzeptieren, worauf ich schon im Texte aufmerksam machte, wohl aber glaubte ich die durch Pascher wahrscheinlich gemachten Beziehungen zwischen einzelnen Flagellatengruppen verwerten zu dürfen. Dies gilt vor allem von den *Heterochloridina*, die ich den Chrysomonadinen folgen lasse, womit ich den möglichen Zusammenhang zwischen diesen beiden Klassen andeuten wollte. Ich habe aus der Gruppe der „*Chrysophyta*“ von Pascher diese beiden Klassen herausgenommen und sie in das Flagellatensystem eingereiht. Auch bei der Aufstellung der *Dinoflagellata* scheint mir die Auffassung von Jollos, Hartmann u. a. wahrscheinlicher zu sein. Dafür wollte ich durch die Unterteilung in die vier angeführten Ordnungen etwas schärfer die Heterogenität dieser Klasse betonen, wie ich dies schon an der betreffenden Stelle dieser Abhandlung dargetan habe. Mir erscheint diese Gliederung natürlich, weil uns vier verschiedene Entwicklungsreihen vorliegen, die zwar alle auf einen gemeinsamen Bauplan zurückzuführen sind, aber in ihrer Fortentwicklung doch zu deutlich voneinander unterschiedenen Typen geführt haben. Dadurch ist auch der wesentliche Unterschied gegenüber dem Pascherschen Einteilungsprinzip gegeben, welches dem Vorkommen unbeweglicher Formen, die er als Übergangstypen zu den „Algen“ (Dinophyceen) interpretiert, eine große Bedeutung beimißt. Ich habe bereits im vorangehenden Text dagegen Stellung

genommen und bringe meinen Standpunkt in der gegebenen Einteilung zum Ausdruck.

Bei den *Phytomonadina* nahm ich eine Ergänzung in dem Sinne vor, daß ich die *Tetrasporales* als palmelloid gewordene Reihe dazu zählte. Zu dieser Auffassung gelangte ich bereits im Jahre 1916, als ich die Gattung *Tetraspora* cytologisch untersuchte, wobei sich herausstellte, daß der feinere Zell- und Kernbau genau mit dem der freilebenden Chlamydomonaden übereinstimmt. Diese Auffassung fand ich später in der zweiten Auflage des Oltmannsschen Algenbuches bestätigt. Ich habe allerdings zum Worte Tetrasporales das p. p. hinzugefügt, denn es macht mir stark den Eindruck, daß die Formen, welche man meist zu dieser Familie zählt, nicht alle hierher gehören, d. h. nicht alle palmelloide Phytomonadinen sind. Hier müßte eine umfassende cytologische Untersuchung einsetzen.

Ich habe in meiner systematischen Übersicht auch die farblosen Reihen *Protomonadina* und *Polymastigina* im Sinne Jollos' aufgezählt, obzwar ich mich im Texte über diese Flagellatengruppen nicht ausgesprochen habe. Es ist auch hier nicht meine Absicht, über diese Gruppen zu sprechen; wohl bin ich verpflichtet, Auskunft über die von mir aufgestellte 10. Klasse der *Sporomonadina* zu geben. Ich verstehe darunter in erster Linie jene Organismen, die seinerzeit Zopf als „Monadinen“ beschrieben hatte. Er brachte sie mit den Myxomyceten in nahe Beziehung, später wurden sie von den letzteren getrennt und fanden ihren Platz, z. B. bei Doflein, in der Nähe der Heliozoen. Auf Grund einer genaueren entwicklungsgeschichtlichen und cytologischen Untersuchung an zwei *Pseudospora*-Arten, über die ich demnächst berichten werde, bin ich zu der Überzeugung gekommen, daß es sich um flagellatenartige Organismen handelt. Ihren typischen Monadencharakter haben sie z. T. infolge ihrer endoparasitischen Lebensweise in Algenzellen eingebüßt, d. h. die monodoide Phase ist zeitlich reduziert, dafür die rhizopodiale, wohl als spezifische Anpassung an das Milieu, stark betont. Mit dieser endoparasitischen Lebensweise hängt es auch zusammen, daß die Vermehrung durch Zoosporen innerhalb einer behüteten Cyste geschieht. Außerdem erfolgt die Bildung von Dauercysten, die einem sexuellen Vorgang ihre Entstehung verdanken. Die Organisation dieser Gruppe legt den Gedanken nahe, daß sie sowohl mit den Chytridiaceen als auch mit den Myxomyceten in naher Beziehung steht; d. h. wir können uns vorstellen, daß aus Typen, die uns bei den *Sporomonadina* entgegentreten, sich sowohl der Typus der *Chytridiales* als

auch derjenige der Myxophyten entwickelt haben kann. Da ich nun, wie schon oben gesagt wurde, die Myxomyceten als eine Organismengruppe auffasse, welche direkt von den Flagellaten abzuleiten ist, und innerhalb des Flagellatenreiches eine Entwicklungsreihe mit stärkster Betonung der terrestrischen Lebensweise darstellt, so hielt ich es für zweckmäßig, den Myxomyceten einen Platz im Flagellatensystem anzuweisen, u. zw. an der Stelle, an welcher möglicherweise noch die klarsten Beziehungen festzustellen sind. Nur auf Grund der stark rhizopodialen Phase in der Ontogenie der Myxomyceten diese mit den Rhizopoden in Verbindung zu bringen, scheint mir etwas schematisch zu sein. Wir wissen, daß das rhizopodiale Stadium schon bei den im Wasser lebenden Flagellaten vorkommen kann; um so mehr bei einer Organismengruppe, deren Hauptzug die Anpassung an das Landleben ist. Damit im Zusammenhang steht ferner die starke Ausbildung der diploiden Phase, die Vereinigung mehrerer Einzelindividuen zu einem Plasmodium und die Ausbildung behäuteter Sporen und des Capillitiums, die ja als extreme Einrichtungen zur Verbreitung der Keime durch die Luft angesehen werden müssen. Es vollzieht sich an dieser Stelle des Flagellatenreiches etwas ganz Analoges wie später bei der Fortentwicklung des Pilzreiches, wo wir ebenfalls imstande sind, die uns hier entgegretenden Typen in Zusammenhang mit der allmählichen Emanzipation vom Wasser und mit der fortschreitenden Anpassung an trockenere Substrate zu bringen. Der Unterschied besteht bloß darin, daß bei den Pilzen der Phycoblasttypus diese Evolution durchmachte, während bei den Myxomyceten die Monadoblastenorganisation, trotz aller Komplikationen im Aufbau des Thallus, erhalten geblieben ist.

Über die *Bacteriophyta* wurde das Nötige schon oben gesagt. Ich mußte mich an die übliche Einteilung halten, weil sie, auf Grund unserer Kenntnisse als die natürlichste und dem heterogenen Charakter dieses Stammes am meisten Rechnung tragende erscheint. Dieser letztere Umstand bewog mich, die Bezeichnung *Bacteriophyta* einzuführen, wodurch angedeutet werden soll, daß von verschiedenen Seiten, also polyphyletisch, der Bakterientypus erreicht wurde. Mehr über die Bakterien zu sagen dürfte etwas verfrüht sein. Auch die *Cyanophyta* können wir kurz abfassen, um so mehr als an der betreffenden Stelle das mir wichtig Erscheinende bereits ausgeführt wurde. Ich habe auch aus dem Grunde von einer detaillierteren Besprechung dieses Stammes Abstand genommen, weil Herr Kollege Dr. Geitler gerade mit einer zusammenfassenden Bearbeitung

dieser Gruppe beschäftigt ist, und ich möchte ihm daher nicht vorgreifen.

Für die Aufstellung des Stammes der *Chrysophyta* waren mir die Ausführungen Paschers maßgebend. Ich muß jedoch gestehen, daß ich mich in diesem Punkte etwas unsicher fühle, weil die von Pascher herangezogenen Vergleichsmomente, so suggestiv sie auch sein mögen, doch nicht bis ins letzte Detail beweiskräftig genug sind. Es läßt sich jedoch nicht leugnen, daß die Cystenbildungen, welche außerdem verkieselt zu sein scheinen, zu denken geben. Solange jedoch die Schwärmerfrage der Bacillarieen nicht eindeutig gelöst ist, wird diesem Stamme der Charakter des Provisorischen anhaften.

Über die *Chlorophyta*, *Phaeophyta* und *Rhodophyta* wurde das Nötige bereits oben gesagt und die Einteilung innerhalb dieser drei Stämme erscheint durch die obigen Ausführungen ohne weiteres gerechtfertigt.

Viel kritischer gestaltet sich die Frage über die *Mycophyta*. Daß die *Chytridiales* noch deutliche Beziehungen zu den Flagellaten aufzuweisen vermögen, bedarf keiner besonderen Betonung. Dasselbe gilt von den *Phytomyxinales*, die sich hauptsächlich durch die Ausbildung behüteter Sporen, die wiederum mit ihrer terrestrischen Lebensweise in Verbindung stehen, auszeichnen. Über den Zusammenhang zwischen *Zygomycetales* und den Endomycetinen wurde schon oben gesprochen sowie über die größere Wahrscheinlichkeit eines Zusammenhanges der *Saccharomycetales* mit den Phycomyceten als mit den Ascomyceten. Ich verweise auch auf meine Ausführungen, die sich auf die genaue Definition und auf die Ableitung des „Ascus“ beziehen.

Was die *Ascomycetes* betrifft, so habe ich versucht, eine Gruppierung vorzunehmen, die der verschiedenen Entwicklungshöhe der einzelnen Ordnungen Rechnung trägt. Von diesem Gesichtspunkt ausgehend, scheint mir die Annahme berechtigt zu sein, die *Plectascales* als die ursprünglichsten Ascomyceten anzusehen. Der Befruchtungsvorgang sowie die Sporenbildung erinnern noch sehr stark an die Endomycetinen und es erhebt sich die Frage, ob die *Plectascales* überhaupt typische Ascomyceten sind. Diese Frage hat wenigstens so lange eine gewisse Berechtigung, bis die Vorgänge der Sporenbildung nicht genauer bekannt sind.

Ebenfalls ursprünglich, vornehmlich wegen des primitiven Sexualapparates, sind die *Discomycetales*. Sie sind in ihrem somatischen

Aufbau höherstehend, was wohl mit der fortgeschrittenen Anpassung an verhältnismäßig noch trockene Substrate zusammenhängt. In der Reihenfolge *Pezizineae*—*Helvellineae*—*Phacidineae*—*Hysteriineae* möge der fortschreitende Entwicklungslauf, der mir sowohl morphologisch als auch ökologisch begründet erscheint, zum Ausdruck gebracht werden, wenigstens so lange, als bis genauere entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen nicht vorliegen, welche uns allein in die Lage versetzen werden, die genaueren gegenseitigen Beziehungen aufzudecken.

Das die *Tuberales* als ein besonderer Typus, der jedoch sicher von den Discomyceten abzuleiten ist, aufgefaßt werden muß, dürfte keinem Zweifel unterliegen. Dagegen kann ich den *Perisporiales* nicht eine Stellung am Anfange des Ascomycetentypus zuweisen, weil ihre Gesamtorganisation und ihre parasitäre Lebensweise entschieden zugunsten einer abgeleiteten Organisation sprechen. Dasselbe gilt selbstverständlich auch von den *Exoascales*. Die Pyrenomyceten stellen eine ganz besondere, scharf präzisierbare Gruppe dar. Sie sind die „synkarpen“ Formen innerhalb der Ascomyceten und ihre komplexere Zusammensetzung kommt auch im Sexualapparat zum Ausdruck. Die „spiraligen Archikarprien“, wie sie hier ausgebildet werden, stellen eine Vielheit von Gametangien dar, von denen allerdings nur wenige fertil sind. Die Korrelation zwischen dem komplexen Aufbau des Archikarps und dem zusammengesetzten Fruchtkörper ist jedenfalls eine sehr auffallende Erscheinung, die im Sinne des Integrationsprinzips ihre entwicklungsmechanische Erklärung findet.

Die *Laboulbeniales* schließlich werden stets im Ascomycetensystem eine Ausnahmestellung einnehmen; allerdings die vielfach konstruierte Beziehung zu den Rhodophyceen scheint mir ganz gegenstandslos zu sein, denn der Ascogonapparat und der Karpogonapparat sind zwei vollständig getrennte und getrennt entstandene Bildungen.

Was schließlich die *Basidiomycetes* betrifft, so schließe ich mich in der Aufstellung der *Heterobasidii* den Ausführungen Neuhoffs an. Die Ableitung der *Heterobasidii* jedoch, die Neuhoff durch Vermittlung der Corticieen von den Hymenomyceten annimmt, will mir nicht ohne weiteres einleuchten. Seit Brefeld sind wir gewöhnt, Basidien, Teleutosporen, Sporidien etc. in ein System zu bringen, was allerdings zur Voraussetzung hat, daß die Basidiomyceten eine einheitliche Gruppe sind. Ich möchte also wenigstens auf die Möglichkeit hinweisen, daß der Zusammenhang zwischen *Heterobasidii*

und *Holobasidii* doch nicht so innig zu sein braucht, denn das, was wir, ganz allgemein, als Basidie betrachten, ist eine Folge extremer Anpassung an die Verbreitung der Sporen durch die Luft; daher ist es gar nicht ausgeschlossen, daß diese Eigentümlichkeit innerhalb eines größeren Verwandtschaftskreises zweimal, unabhängig voneinander, erworben wurde. Ich kann mich wenigstens des Eindrucks nicht erwehren, daß die Homologisierungsversuche z. B. zwischen Teleutosporen und Basidien etwas Gezwungenes an sich haben.

Nach Lostrennung der *Heterobasidii* bleiben nur die drei Ordnungen der Gasteromyceten, Hymenomyceten und *Exobasidiales* übrig. Die Ausführungen Lohwags, der den Gasteromyceten eine primitivere Stellung im System zuweist, sind so überzeugend, daß ich mich ihm ohne weiteres anschließe. Die *Exobasidiales* kommen dann ganz von selber, als extreme Parasiten, am Schluß des ganzen Systems daran.

Ich kann, am Ende meiner Ausführungen angelangt, nicht umhin, nochmals zu betonen, daß eine solche Umstellung und Umgruppierung, wie sie in der vorliegenden Arbeit vorgenommen wurde, nicht anders als mit Mängeln behaftet sein kann. Darauf kommt es mir aber auch nicht so sehr an als auf den Umstand, daß durch eine allgemeine Betrachtung des gesammten Protophytensystems, unter gleichmäßiger Berücksichtigung aller darin enthaltenen Gruppen und der diese letzteren kennzeichnenden Charaktere, sich eine solche Umgruppierung als Notwendigkeit erweist. Eine Lösung des Systemproblems ist damit nicht verbunden, wohl aber etwas viel Wichtigeres: nämlich die Anregung zur Erforschung dieses Gebietes der Botanik, in welchem, wie schon aus diesen Zeilen hervorgeht, noch so unendlich viele Fragen offen stehen.

Und noch etwas. Die in der Einleitung geäußerte Vermutung, daß auf Grund einer Besprechung des Systems der Protophyten auch andere Fragen allgemeinerer Natur gestreift würden, hat sich im Laufe unserer Darlegungen bestätigt. Besonders die Probleme der Fortpflanzung und Fragen der Zelltheorie sind es, die dadurch in den Vordergrund eines allgemeineren Interesses gerückt wurden. Ich möchte daher als Abschluß dieser Arbeit die treffenden Worte J. Pavillards anführen, der sich über dieses Thema folgendermaßen äußert:

„Par son objectif immédiat, par sa technique particulière, par les procédés de recherche et d'investigation qu'elle met en œuvre, la Protistologie se présente comme une cytologie comparée des Êtres inférieures.

Par son orientation générale et ses tendances dominantes, elle nous apparaît comme une morphologie phylogénétique des organismes unicellulaires, c'est-à-dire comme un des chapitres les plus essentiels de la philosophie naturelle.“

Ergänzend möchte ich noch sagen, daß nicht nur die einzelligen Protophyten, sondern diese im Zusammenhang mit den höheren, mehrzelligen Formen die ganze Tragweite dieser hochwertigen Probleme erschließen, und so mögen diese Zeilen einen bescheidenen Ansporn zu weiteren, zielbewußten Forschungen auf diesem Gebiete bilden.

### Literaturverzeichnis.

Alverdes. Neue Bahnen in der Lehre vom Verhalten der niederen Organismen. 1923. — Bauch. Kopulationsbedingungen und sekundäre Geschlechtsmerkmale bei *Ustilago violacea*. (Biol. Zentralbl. 42. 1922.) — Baumgärtel. Das Problem der Cyanophyceenzelle. (Arch. f. Protistenk. 41. 1920.) — de Bary. Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze, Mycetozen und Bacterien. 1884. — Bělař. Untersuchungen über Thecamöben der *Chlamydothryx*-Gruppe. (Arch. f. Protistenk. 43. 1921.) Untersuchungen an *Actinophrys sol* Ehrenberg. I. II. (Arch. f. Protistenk. 46. u. 48. 1922, 1924.) — Berghs. Le noyau et la cinèse chez le *Spirogyra*. (La Cellule. 32. 1906.) — Bonnet. Reproduction sexuée et alternance des générations chez les Algues. (Progr. rei botan. 5. 1917.) — Boresch. Die komplementäre chromatische Adaptation. (Arch. f. Protistenk. 44. 1921.) — Bensaude. Sur la sexualité chez les Champignons Basidiomycètes. (C. r. Ac. de sc. Paris. 165. 1917.) Recherches sur le cycle évolutif et la sexualité des Basidiomycètes. (Thèse. Paris. 1918.) — Brefeld. Untersuchungen aus dem Gesamtgebiete der Mykologie. — Brunthaler. Die systematische Gliederung der Protococcales. (Verh. d. Zool.-Bot. Ges. Wien. 1913.) Zur Phylogenie der Algen. (Biol. Zentralbl. 31. 1911.) — Brunswik. Neuere Untersuchungen über die Sexualitätsverhältnisse bei den Pilzen. (Zeitschr. f. induct. Abst.- u. Vererbgslehre. 34. 1924); Untersuchungen über die Geschlechts- und Kernverhältnisse bei der Hymenomycetengattung *Coprinus*. (Goebels Botan. Abh. 5. 1924.) — Bucholtz. Über die Befruchtung von *Endogone lactiflua* Beck. (Ann. mycologici. 9. 1911.) Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Endogone* Link. (Beih. z. Bot. Zentralbl. II. Abt. 39. 1912.) — Bütschli. Mastigophora. (In Bronns Klassen u. Ordnungen des Tierreiches. 1889) — Buller. Researches on Fungi. I. II. London 1909, 1922. — Burgeff. Untersuchungen über Variabilität und Erblichkeit an *Phycomyces nitens*. (Flora N. F. 7.—8. 1915.) Untersuchungen über Sexualität und Parasitismus bei Mucorineen I. (Goebels Botan. Abh. 4. 1924.) — Chodat. Monographie d'Algues en culture pure. 1913. — Claussen. Zur Entwicklungsgeschichte der Ascomyceten. *Pyronema confluens*. (Zeitschr. f. Bot. 4. 1912.) Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über den Erreger der als „Kalkbrut“ bezeichneten Krankheit der Bienen. (Arb. a. d. Biol. Versuchsanst. f. Land- u. Forstwirtschaft. Berlin. 10. 1921.) Über die Phylogenie pilzlicher Fortpflanzungsorgane.

(Verh. d. bot. Ver. d. Prov. Brandenburg. 56. 1915.) Fortpflanzung im Pflanzenreich. (Kultur der Gegenwart. 1915.) — Czurda. Über ein bisher wenig beobachtetes Gebilde und andere Erscheinungen im Kerne von *Spirogyra (setiformis)* Kütz. (Arch. f. Protistenk. 45. 1922.) — Dangeard. Nouvelles considérations sur la reproduction sexuelle des Champignons supérieurs. (Le Botaniste. 9. 1903.) Étude sur le développement et la structure des organismes inférieurs. (Ebenda, 11. 1910.) — La reproduction sexuelle envisagée dans la nature, dans son origine et dans ses conséquences. (Ebenda, 13. 1915.) — Doflein. Lehrbuch der Protozoenkunde. 4. Aufl. 1916. Untersuchungen über Chryomonaden. I—IV. (Arch. f. Protistenk. 1921—1923.) — Dogiel. Beiträge zur Kenntnis der Peridineen. (Mitteil. a. d. Zool. Station zu Neapel. 18. 1906—1908.) — Enderlein. Ein neues Bakteriensystem auf vergleichend morphologischer Grundlage. (Sitzber. d. Ges. Naturforsch. Freunde zu Berlin. 1917.) — Engelmann. Untersuchungen über die quantitativen Beziehungen zwischen Absorption des Lichtes und Assimilation in Pflanzenzellen. (Bot. Ztg. 1884.) — Engler und Gilg. Syllabus der Pflanzenfamilien. 8. Aufl. 1919. — Entz. Über die Organisationsverhältnisse einiger Peridineen. (Math.-naturwiss. Berichte aus Ungarn. 25. 1907.) Über die mitotische Teilung von *Ceratium hirundinella*. (Arch. f. Protistenk. 43. 1921.) Über die mitotische Teilung von *Polytoma uvella*. (Ebenda, 38. 1918.) — Ernst. Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreich. 1918. — Fischer A. Phycomycetes. (Rabenhorst, Kryptogamenflora. 2. Aufl. I. 4. 1892.) — Fischer E. Pilze. (Handwörterbuch der Naturwissenschaften. 7. 1912.) Tuberaeen und Hemiasceen. (Rabenhorst, Kryptogamenflora. 2. Aufl. I. 5. 1897.) Tuberineae und Plectascineae. (Engler-Prantl. I. 1. 1897.) Mykologische Beiträge 21.—26. (Mitteil. d. Naturforsch. Ges. in Bern. 1921—1924.) — Frimmel. Das Individualwandelgesetz. Eine Skizze. (Verh. d. naturforsch. Vereines in Brünn. 56. 1919.) — Gaumann. Über das *Septobasidium bogoriense* Pat. (Ann. mycologici. 20. 1922.) Über die Entwicklungsgeschichte von *Jola javensis* Pat. (Ebenda.) — Geitler. Versuch einer Lösung des Heterocysten-Problems. (Sitzber. d. Akad. d. Wiss. in Wien. 130. 1921.) Die Entwicklungsgeschichte von *Sorastrum spinulosum* und die Phylogenie der Protococcales. (Arch. f. Protistenk. 47. 1924.) Zur Zytologie der Blaualgen. Eine Kritik der Arbeit O. Baumgärtels: Das Problem der Cyanophyceenzelle. (Ebenda, 45. 1922.) — Goebel. Organographie der Pflanzen. 2. Aufl. — Golenkin. Über die Befruchtung bei *Sphaeroplea annulina* und über die Struktur der Zellkerne bei einigen grünen Algen. (Bull. de Moscou. 1899.) — Guilliermond. Les progrès de la cytologie des Champignons. (Progr. rei botan. 4. 1913.) Sur la division nucléaire des levures. (Ann. de l'Inst. Pasteur. 31. 1917.) — Haeckel. Systematische Phylogenie der Protisten und Pflanzen. 1894. — Hartmann. Die Fortpflanzungsweisen der Organismen usw. (Biol. Zentralbl. 24. 1904.) Autogamie bei Protisten und ihre Bedeutung für das Befruchtungsproblem. (Arch. f. Protistenk. 14. 1909.) Die Konstitution der Protistenkerne und ihre Bedeutung für die Zellenlehre. 1911. Untersuchungen über die Morphologie und Physiologie des Formwechsels der Phytomonaden. I—IV. 1918—1925. — Hemleben. Der Kopulationsakt und die Geschlechtsverhältnisse der Zygnemales. (Botan. Archiv. 2. 1923.) Einige Bemerkungen über Generationswechsel, Abstammung und Geschlechtsverhältnisse der Zygnemales. (Zeitschr. f. indukt. Abst.- u. Vererbgslehre. 31. 1923.) — Hertwig O. Allgemeine Biologie. 5. Aufl. 1921. — Hirmer. Zur Kenntnis der Vielkernigkeit der Autobasidiomyceten I. (Zeitschr. f. Bot. 12. 1920.) —

Hoelling. Die Kernverhältnisse von *Fusiformis termitidis*. (Arch. f. Protistenk. 19. 1910.) — Ikari. On the nuclear and cell division of a Planktondiatom *Coscinodiscus subbuliens*. (Bot. Magaz. Tokyo. 37. 1923.) — Jahn. Myxomycetenstudien. I—XI. (Ber. d. d. bot. Ges. 1901—1924.) Die Polyangiden. Berlin. 1924. — Janchen. Die Stellung der Uredineen und Ustilagineen im System. (Österr. Bot. Zeitschr. 72. 1923.) — Janet. La Volvox. I—III. 1912—1923. — Jensen. Die Hauptlinien des natürlichen Bakteriensystems etc. (Zentralbl. f. Bakteriol. II. Abt. 22. 1909.) — Johnson. The systematic position of the Bangiaceae. (Nuova Notarisa. 1894.) — Jollos. Dinoflagellatenstudien. (Arch. f. Protistenk. 19. 1910.) Variabilität und Vererbung bei Protisten. (Zentralbl. f. Bakter. 93. 1924.) Flagellata. (In Kükenthal-Krumbach, Handb. d. Zoologie. 1923.) — Juel. Die Kernteilungen in den Basidien und die Phylogenie der Basidiomyceten. (Jahrb. f. wiss. Bot. 32. 1898.) Cytologische Pilzstudien. I. Die Basidien der Gattungen *Cantharellus*, *Craterellus* und *Clavaria*. (Nova Acta R. Societatis Scientiarum Upsaliensis. 4. 1916.) II. Zur Kenntnis einiger Hemiasceen. (Ebenda. 5. 1921.) — Karsten. Die sogenannten Mikrosporen der Planktondiatomeen und ihre weitere Entwicklung, beobachtet an *Corethron Valdiviae* n. sp. (Ber. d. d. bot. Ges. 1904.) Über die Reduktionsteilung bei der Auxosporenbildung von *Suriella saxonica*. (Zeitschr. f. Bot. 4. 1912.) Conjugatae. (Handwörterb. d. Naturwiss. 2. 1912.) — Killian. Über die Entwicklung einiger Florideen. (Zeitschr. f. Bot. 6. 1914.) La sexualité des Ascomycètes et leurs relations avec les autres Champignons. (Bull. Biol. 54. 1921.) — Klebahn. Haupt- und Nebenfruchtformen der Ascomyceten. I. 1918. Die wirtswechselnden Rostpilze. 1904. — Klebs. Über die Organisation einiger Flagellatengruppen und ihre Beziehungen zu Algen und Infusoriengruppen. (Unters. a. d. Bot. Inst. zu Tübingen. 1. 1883.) Über flagellaten- und algenähnliche Peridineen. (Verh. d. Naturhist.-medizin. Vereines zu Heidelberg. N. F. 11. 1912.) — Kniep. Beiträge zur Kenntnis der Hymenomyceten. I—V. (Zeitschr. f. Bot. 1913—1919.) Über morphologische und physiologische Geschlechtsdifferenzierung. (Verh. d. Phys.-med. Ges. zu Würzburg. 1918.) Über Geschlechtsbestimmung und Reduktionsteilung. (Ebenda, 1922.) Über erbliche Änderungen von Geschlechtsfaktoren bei Pilzen. (Zeitschr. f. indukt. Abst.- u. Vererbgslehre. 30.—31. 1923.) — Knight. Studies in the Ectocarpaceae. I. The Life-History and Cytology of *Pylaiella litoralis* Kjellm. (Transactions of the Royal Society of Edinburgh. 53. 1923.) — Kofoid and Swezy. The free-living unarmored Dinoflagellata. (Memoirs of the University of California. 5. 1921.) — Kolderup-Rosenvinge. Sporenplanterne (Kryptogamerne). 1913. — Kusano. 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. 4. 1912.) — Kylin. Über die roten und blauen Farbstoffe der Algen. (Zeitschr. f. physiol. Chemie. 76. 1911—1912.) Über die Entwicklungsgeschichte der Bangiaceen. (Arch. f. Bot. 17. 1921.) Über die Entwicklungsgeschichte und die systematische Stellung der Tilopterideen. (Ber. d. d. bot. Ges. 36. 1917.) Studien über die Entwicklungsgeschichte der Phaeophyceen. (Svensk Botanisk Tidskrift. 12. 1918.) Studien über die Entwicklungsgeschichte der Florideen. (Kungl. Svenska Vetenskaps akademiens Handlingar. 63. 1923.) Studien über die Delesseriaceen. (Lunds Universitets Årsskrift. 20. 1924.) — Lehfeldt. Über die Entstehung des Paarkernmycels bei heterothallischen Basidiomyceten. (Hedwigia. 64. 1923.) — Lehmann und Neumann. Atlas und Grundriß

der Bakteriologie etc. (Lehmanns medicin. Handatlaten. X.) — Lendner. A propos de l'hétérothallisme des Coprins. (Bull. d. l. soc. botan. de Genève. 1920.) — Lepeschkin. Kolloidchemie des Protoplasmas. Berlin. 1924. — Lieske. Morphologie und Biologie der Strahlenpilze. 1921. Bakterien und Strahlenpilze. (Linsbauer, Handbuch der Pflanzenanatomie. 1922.) — Lohweg. Der Übergang von *Clathrus* zu *Phallus*. (Arch. f. Protistenk. 49. 1924.) Entwicklungsgeschichte und systematische Stellung von *Secotium agaricoides* (Czern.) Holl. (Österr. Bot. Zeitschr. 73. 1924.) Zur Stellung und Systematik der Gastromyceten. (In diesem Bande der „Verhandlungen“, Seite 38.) — Lotsy. Vorträge über botanische Stammesgeschichte. I. 1907. — Lundegårdh. Grundzüge einer chemisch-physikalischen Theorie des Lebens. Jena. 1914. Zelle und Cytoplasma. (Linsbauer, Handbuch der Pflanzenanatomie. 1921—1922.) — Luther. Über *Chlorosaceus*. (Bihang till K. Svenska Vetenskaps akademiens Handlingar. 24. 1899.) — Lauterborn. Untersuchungen über Bau, Kernteilung und Bewegung der Diatomeen. 1896. — Löhnis. Life Cycles of the Bacteria. (Journ. of Agricultural Research. 6. 1916.) — Lister. A Monograph of the Mycetozoa. London. 1911. — Maire. Recherches cytologiques et taxonomiques sur les Basidiomycètes. (Thèse. Paris. 1902.) La Biologie des Uredinales. (Progr. rei botan. 4. 1913.) — Meyer A. Die Zelle der Bakterien. 1912. — Mez. Bemerkungen zur Phylogenie der Algen und Pilze. (Botan. Archiv. 5. 1924.) — Mieh. Bakterien. (Handwörterb. d. Naturwiss. I. 1912.) — Migula. System der Bakterien. 1897—1900. — Moreau. Lichens de la famille des Peltigéracées. (Ann. d. sc. nat. Botanique. 10. 1919.) Les phénomènes de la sexualité chez les Uredinées. (Thèse. Paris. 1904.) — Naef. Idealistische Morphologie und Phylogenetik. 1919. — Némec. Zur Kenntnis der niederen Pilze. I—VI. (Bulletin international de l'Académie des Sciences de Bohême. 1911—1913.) — Neuenstein. Über den Bau des Zellkernes bei den Algen und seine Bedeutung für ihre Systematik. (Arch. f. Zellforschung. 13. 1915.) — Neuhoff. Zytologie und systematische Stellung der Auriculariaceen und Tremellaceen. (Botan. Archiv. 8. 1924.) — Nienburg. Zur Entwicklungsgeschichte von *Polystigma rubrum* DC. (Zeitschr. f. Bot. 6. 1914.) Zur Entwicklungsgeschichte der Helgoländer *Haplospora*. (Ber. d. d. bot. Ges. 41. 1923.) Der Sexualakt bei den höheren Pilzen. (Naturwiss. Wochenschr. 34. 1915.) — Oltmanns. Morphologie und Biologie der Algen. 2. u. 3. Aufl. — Paravicini. Zur Frage des Zellkerns der Bakterien. (Zentralbl. f. Bakter. II. Abt. 48. 1918.) Untersuchungen über das Verhalten der Zellkerne bei der Fortpflanzung der Brandpilze. (Ann. mycologici. 15. 1912.) — Pascher. Süßwasserflora in Deutschland, Österreich und der Schweiz. Flagellaten und Rhizopoden in ihren gegenseitigen Beziehungen. (Arch. f. Protistenk. 38. 1917.) Zur Auffassung der farblosen Flagellatenreihen. (Ber. d. d. bot. Ges. 34. 1916.) Über Flagellaten und Algen. (Ebenda. 32. 1914.) Über die morphologische Entwicklung der Flagellaten zu Algen. (Ebenda. 42. 1924.) Über die Übereinstimmungen zwischen den Diatomeen, Heterokonten und Chrysoomonaden. (Ebenda. 39. 1921.) — Pavillard. Etat actuel de la Protistologie végétale. (Progr. rei botan. 3. 1913.) Observations sur les Diatomées. III. (Bull. soc. bot. Fr. 61. 1911.) — Pia. Die *Siphoneae verticillatae* vom Karbon bis zur Kreide. (Abh. der Zool.-Bot. Ges. Wien. 1920.) Einige Ergebnisse neuerer Untersuchungen über die Geschichte der *Siphoneae verticillatae*. (Zeitschr. f. indukt. Abst.- u. Vererbgslehre. 30. 1922.) Geologisches Alter und geographische Verbreitung der wichtigsten Algengruppen. (Österr. Bot. Zeitschr. 73. 1924.) —

Potthof. Zur Frage nach dem Vorkommen von Befruchtungsvorgängen bei Bakterien. (Die Naturwissensch. 10. 1922.) — Pringsheim N. Gesammelte Abhandlungen. 1895. — Prowazek. Einführung in die Physiologie der Einzelligen (Protozoen). 1910. — Rawitscher. Beiträge zur Kenntnis der Ustilagineen. I.—II. (Zeitschr. f. Bot. 4. u. 11. 1912, 1922.) Zur Sexualität der Brandpilze: *Tilletia Tritici*. (Ber. d. d. bot. Ges. 32. 1914.) — Reinke. Lehrbuch der allgemeinen Botanik. 1880. Über die Geschlechtspflanzen von *Bangia fuscopurpurea* Lyngb. (Jahrb. f. wiss. Botanik. 11. 1878.) Ein Fragment aus der Naturgeschichte der Tilopterideen. (Bot. Ztg. 47. 1889.) — Rosen. Studien über das natürliche System der Pflanzen. I. (Cohns Beitr. z. Biol. d. Pflanzen. 8. 1902.) Sachs. Lehrbuch der Botanik. 4. Aufl. 1874. Phylogenetische Aphorismen etc. (Flora. 82. 1896.) — Sauvageau. Sur la sexualité hétérogamique d'une Laminare (*Saccorhiza bulbosa*). (C. r. ac. de sc. Paris. 161. 1915.) Sur les gamétophytes de deux Laminaires (*L. flexicaulis* et *L. saccharina*). (Ebenda. 162. 1916.) Recherches sur les Laminaires des Côtes de France. (Mémoires de l'Académie des Sciences. 56. 1918.) — Schaudinn. Beitrag zur Kenntnis der Bakterien und verwandten Organismen. I—II. (Arch. f. Protistenk. 1.—2. 1902—1903.) — Schiller. Ein neuer Fall von Mikrosporenbildung bei *Chaetoceras Lorenzianum* Grun. (Ber. d. d. bot. Ges. 27. 1909.) — Schmidt. Morphologie und Biologie der *Melosira varians* mit einem Beitrag zur Mikrosporefrage. (Intern. Revue der ges. Hydrobiol. u. Hydrographie 11. 1923.) — Schmitz. Rhodophyceen. (In Engler-Prantl, Natürl. Pflanzenf. 1. 2.) Kleinere Beiträge zur Kenntnis der Florideen I—VI. (Nuova Notarisia. 1892—1896.) — Schütt. Die Peridineen der Plankton-Expedition. 1895; Peridineen. (In Engler-Prantl, Natürl. Pflanzenf. 1896.) — Schussnig. Über den Zellkern der Protophyten. (Ber. d. d. bot. Ges. 37. 1919.) Ein Beitrag zur Cytologie der Schizomyceten. (Zentralbl. f. Bakteriol. I. Abt. 1920.) Ein Beitrag zur Kenntnis der Cytologie von *Tuber aestivum* Ostl. (Sitzber. d. Akad. d. Wiss. in Wien. 130. 1921.) Die systematische Stellung der Conjugaten. (Nuova Notarisia. 1925.) Die Kernteilung bei *Cladophora glomerata*. (Österr. Bot. Zeitschr. 72. 1923.) Die Bedeutung der Cytologie für die Systematik der Protophyten. (Verh. d. Zool.-Bot. Ges. in Wien. 73. 1923.) — Stahl. Zur Biologie des Chlorophylls. 1909. — Strasburger. Die Ontogenie der Zelle seit 1875. (Progr. rei botan. 1. 1907.) — Svedelius. Rhodophyceae. (In Nachträgen zu Engler-Prantl. I. 2. 1909.) Das Problem des Generationswechsels bei den Florideen. (Naturwiss. Wochenschrift. 15. 1916.) Einige Bemerkungen über Generationswechsel und Reduktionsteilung. (Ber. d. d. bot. Ges. 39. 1921.) Über die Homologie zwischen den männlichen und weiblichen Fortpflanzungsorganen der Florideen. (Ber. d. d. bot. Ges. 35. 1917.) — Tahara. Zur Kenntnis der Keimentwicklung bei *Sargassum*. (Science Reports. 4. Ser. 1. 1924.) — Thaxter. A Revision of the Endogoneae. (Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences. 57. 1922.) — van Tieghem. Sur la classification des Basidiomycètes. (Journ. de Bot. 7. 1893.) — Tischler. Allgemeine Pflanzenkaryologie. (Linsbauer, Handbuch der Pflanzenanatomie. 1921—1922.) Neuere Arbeiten über den Generationswechsel im Pflanzenreich. Sammelreferat. (Zeitschr. f. Bot. 9. 1917.) — Tröndle. Über Reduktionsteilung in den Zygoten von *Spirogyra* und über die Bedeutung der Synapsis. (Zeitschr. f. Bot. 3. 1911.) — Vuillemin. Les bases actuelles de la systematique en mycologie. (Progr. rei botan. 2. 1908.) — Wettstein F. Künstliche haploide Parthogenese bei *Vaucheria* und die geschlechtliche Tendenz

ihrer Keimzellen. (Ber. d. d. bot. Ges. 38. 1920.) Über Fragen der Geschlechtsbestimmung bei Pflanzen. (Die Naturwissensch. 12. 1925.) — Wettstein R. Die Systematik der Thallophyten mit besonderer Berücksichtigung der Abhandlung von J. Sachs „Phylogenetische Aphorismen etc.“ (Sitzber. d. Deutsch. naturw.-medizin. Vereines für Böhmen „Lotos“. 1896.) Handbuch der systematischen Botanik. 2. u. 3. Aufl. — Wille. Chlorophyceae. (In Engler-Prantl I. 2. u. Nachträge.) — Yamanouchi. The Life-History of *Zanardinia*. (Bot. Gaz. 56. 1913.) The Life-History of *Polysiphonia violacea*. (Bot. Gaz. 42. 1906.) — Yendo. The germination and development of some Marine Algae. (The Bot. Magaz. Tokyo. 33. 1919.) — Zederbauer. Geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung von *Ceratium hirundinella*. (Ber. d. d. bot. Ges. 1904.) — Zimmermann W. Zur Entwicklungsgeschichte und Cytologie von *Volvox*. (Jahrb. f. wiss. Bot. 60. 1921.) — Zopf. Beiträge zur Physiologie und Morphologie niederer Organismen. I—IV. 1892—1894; Die Pilzthiere oder Schleimpilze. 1885. Untersuchungen über Parasiten aus der Gruppe der Monadinen. 1887. (Gedruckt im April 1925.)

## Zur Entwicklung des menschlichen Kleinhirns.

Von Ferdinand Hochstetter.

(Vortrag, gehalten in der Versammlung der Sektion für Anatomie, Histologie und Embryologie am 20. I. 1925; Manuskript eingelaufen am 8. II. 1925.)

Das Kleinhirn ist ein Teil des menschlichen Gehirnes, über dessen spätere Entwicklung wir relativ früh ziemlich genaue Kenntnisse erlangt haben. So hatte beispielsweise schon Kölliker eine ziemlich richtige Vorstellung von der Bildung der ersten Furchen und Lappen dieses Hirnteiles. Es hängt dies damit zusammen, daß die Form des Kleinhirns von Embryonen, bei denen die ersten Furchen und Lappen auftreten, durch postmortale Veränderungen sehr viel weniger verändert wird, als dies z. B. bei den Großhirnhemisphären derselben Embryonen der Fall ist. Anders liegen freilich die Dinge mit Rücksicht auf die erste Anlage des Kleinhirns und in Beziehung auf die Umgestaltungen, welche die Kleinhirnplatte während der drei ersten Monate der Entwicklung durchmacht. Immerhin haben wir auch über die erste Anlage des Kleinhirns und die sich an der Kleinhirnplatte später abspielenden Vorgänge einige Kenntnisse. Aber doch ist man, wenn man nach den in der Literatur niedergelegten Angaben versucht, den Werdegang des menschlichen Kleinhirns zu schildern, in einiger Verlegenheit; denn noch sind eine ganze Reihe von die Kleinhirnentwicklung betreffende Fragen keineswegs ganz klargestellt und bezüglich mancher Punkte lauten die Angaben verschiedener Forscher ziemlich verschieden.

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien. Früher: Verh. des Zoologisch-Botanischen Vereins in Wien. seit 2014 "Acta ZooBot Austria"](#)

Jahr/Year: 1926

Band/Volume: [74-75](#)

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

Artikel/Article: [Betrachtungen über das System der niederen Pflanzen. 196-272](#)