Über Befruchtung, Reifung und Keimung bei Zygnema.

Von **L. Kurssanow.**

(Hierzu Tafel I—IV.)

(Aus dem botanischen Institut der Universität Moskau.)

Im Jahre 1909 wurde in dieser Zeitschrift eine Abhandlung von G. Karsten über die Entwicklung der Zygoten von Spirogyra publiziert. Ihr Hauptergebnis war die Bestätigung der früheren Angaben Chmielewski's über zwei nacheinanderfolgende Teilungen des Konjugationskerns in der reifenden Zygote. Außerdem konnte der Verfasser konstatieren, daß die erste dieser Teilungen eine Reduktionsteilung ist. Diese Tatsache war für Chmielewski, der seine Arbeit im Jahre 1890 veröffentlicht hat, freilich noch unzugänglich. Die Beobachtungen Karsten's sind dadurch interessant, daß die Angaben Chmielewski's früher überhaupt einigen Zweifeln begegneten und nach dem Erscheinen im Jahre 1907 einer ausführlichen Abhandlung von A. Tröndle, der, ungeachtet der Anwendung der modernen Mikrotomtechnik, keine Spuren einer Neugruppierung der Kerne entdecken konnte, diese Angaben für bedeutend erschüttert gelten konnten.

Als ich die vorliegende Untersuchung der Zygnema unternahm, welch letztere in dieser Hinsicht überhaupt fast gänzlich unerforscht ist, war mein hauptsächliches Ziel, das Schicksal der Zygoten vom Anfang bis zum Ende zu erforschen, um so mehr, als die Abhandlung G. Karsten's in dieser Hinsicht nicht ganz abgeschlossen ist: und zwar ist das weitere Schicksal der vier sekundären Kerne in der Zygote gar nicht erforscht, und so behält ihre Gültigkeit die frühere Angabe Chmielewski's bezüglich der zweiten Verschmelzung zweier von ihnen; ein Umstand, der vom jetzigen Standpunkte schon a priori ziemlich schwer zulässig ist, und jedenfalls eine Neuuntersuchung erfordert [1]).

Befruchtung.

Von beiden bezüglich der Befruchtung untersuchten Arten: Zygnema cruciatum Ag. und Zygnema stellinum Kirchn. wurde ausführlicher erforscht die erstere, mit der wir also unsere Darlegung beginnen.

1) Das Manuskript meiner Arbeit lag schon druckfertig in der Redaktion der „Flora", als in der Zeitschrift für Botanik eine Abhandlung von Tröndle erschien, der von neuem Spirogyra untersuchte und, von einigen zytologischen Details abgesehen, zu denselben Hauptresultaten jetzt kam wie ich hier in bezug auf Zygnema. Also erhalten die beschriebenen Prozesse in den reifenden Zygoten eine allgemeine Gültigkeit für die Familie der Zygnemaceen.

Bekanntlich kann bei den verschiedenen Arten der Spirogyra die Gametenvereinigung zu verschiedenen Tageszeiten stattfinden: bei Sp. communis, nach Overton, hauptsächlich nachts, bei Sp. neglecta, nach Tröndle, auch bei Tage. Zygnema scheint in dieser Hinsicht sich der Sp. communis zu nähern. Wenigstens, bei meinem, gegen 12 Uhr mittags fixierten Materiale erschien der Prozeß in überwältigender Mehrzahl der Fälle entweder schon beendet oder noch nicht begonnen, und erst nach einigem Suchen im ganzen sehr reichen Materiale konnte man alle notwendigen Stadien der Vereinigung finden.

Im Anfange des Prozesses, wie schon Dangeard bei Zygnema stellinum bemerkt hat, dreht sich der männliche Protoplast mit seiner Achse um 90°, so daß bei dem gleich darauf folgenden Durchschwärmen durch den Kopulationskanal zuerst ein Chromatophor, dann der Kern und endlich ein zweiter Chromatophor durchgeht (Fig. 1, 2, 3). Der weibliche Protoplast zieht sich während dieses Vorgangs nur etwas zusammen, erleidet aber keine weiteren Ortsveränderungen. Sobald der vordere männliche Chromatophor durch den Kopulationskanal durchgegangen ist, oder etwas später, verläßt der männliche Kern seinen gewöhnlichen Platz zwischen den Chromatophoren und bewegt sich nach dem weiblichen Kern hin, der im ganzen seine ursprüngliche Lage beibehält (Fig. 2 u. 4). Wie aus den Figuren ersichtlich, biegen sich bei dem Durchgange der Chromatophoren durch den verhältnismäßig engen Kopulationskanal ihre Strahlen, jedoch nach dem Übergange in die weibliche Zelle richten sie sich wieder auf, so daß die junge Zygote vier völlig gleichartige Chromatophoren besitzt, welche entweder in den Ecken des Tetraeders oder in einer Ebene liegen (Fig. 5—8). In der Mitte zwischen ihnen, in einer kleinen Anhäufung von Protoplasma, die gewöhnlich zwischen den inneren Seiten der Chromatophoren sich hinzieht, befinden sich die beiden Geschlechtskerne (Fig. 9). Ihre Verschmelzung erfolgt bei Zygnema, zum Unterschiede von Spirogyra, wie schon von früheren Forschern (Chmielewski und Klebahn) bemerkt wurde, bald nach der Konjugation. Dieser Prozeß wurde an dem sehr reichen mir zu Gebote stehenden Materiale mit aller Genauigkeit verfolgt, von welcher Fig. 10 einige Vorstellung gibt. Zuerst nähern sich die Kerne stark bis zur Plattdrückung der sich berührenden Oberflächen (Fig. 10 *b*), darauf lösen sich die trennenden Wände, bei der Mitte der Oberfläche beginnend, auf, und zwei Kerne, gleich zwei Tropfen zäher Flüssigkeit, verschmelzen zu einem (Fig. 10 *c*, *d*). Bald darauf nähern sich und verschmelzen die Nukleoli, deren je einer in jedem Geschlechtskerne war (Fig. 10 *e*, *b*, *g*). Wie aus den Figuren ersichtlich, wurde im Momente der Verschmelzung keine Neugruppierung

der Strukturelemente der Kerne entdeckt. Das Kerngerüst bleibt die ganze Zeit hindurch dasselbe, als feinkörnige Masse (bei der Fixation mit Flemming'scher Lösung). Nach der Reichhaltigkeit der Verschmelzungsstadien der Kerne bei meinem, wie gesagt, am Tage (bei Sonnenschein) fixierten Materiale zu schließen, scheint dieser Prozeß an keine Nachtstunden gebunden zu sein.

Bei Zygnema stellinum, das diesbezüglich weniger ausführlich erforscht wurde, geht der Konjukationsprozeß im ganzen in derselben Weise vor sich. Man sieht dieselbe Achsendrehung des männlichen Protoplastes und dieselbe Reihenfolge des Durchganges der Chromatophoren und des Kernes durch den Kopulationskanal (Fig. 11). Der einzige mehr oder weniger wesentliche Unterschied besteht in dem Momente der Verschmelzung der Geschlechtskerne, welche bei Zygnema stellinum im ganzen bedeutend später eintritt und nicht selten erst in der Zeit der Mesosporiumbildung endet, während bei Zygnema cruciatum dies viel früher vor sich geht, wenn die Zygoten noch eine dünne Haut haben (vgl. Fig. 8 u. 13). Mir stehen keine Beobachtungen an genügender Menge verschiedenen Materiales zur Verfügung, um zu entscheiden, ob dieser Unterschied zufällig oder mehr beständig ist. Dabei ist hinzuzufügen, daß auch Chmielewski, bei der Beschreibung der jungen Zygoten des Zygnema stellinum bemerkt, daß sie oft zwei Nukleoli im Kerne besitzen. Also kann man annehmen, daß die spätere Verschmelzung der Kerne für diese Art vielleicht ziemlich typisch ist.

Um mit der Konjugation der Zygnema zu endigen, muß noch bemerkt werden, daß bisweilen eine Verschmelzung von drei Zellen beobachtet wurde. Ein solcher Fall ist auf Fig. 15 abgebildet. Hier sieht man, daß zwei zwischen den Chromatophoren liegende Kerne genähert sind und verschmelzen zu wollen scheinen, während der dritte Kern mit zwei Chromatophoren abseits liegt. Das weitere Schicksal solcher Bildungen ist unbekannt.

Reifung.

Die Untersuchung des weiteren Schicksals der Zygoten wurde nur bei einer Art, Zygnema stellinum, angestellt. Dabei dienten mir zur Beobachtung der Reifungserscheinungen drei Portionen Materials verschiedener Herkunft. Nur bei einer dieser Portionen begann die Konjugation in der Kultur und konnte daher ihr Beginn genau registriert werden; die beiden anderen Portionen kamen von außen schon mit jungen Zygoten und der Beginn der Konjugation konnte daher nur annähernd bestimmt werden. Da jedoch ein Irrtum von einigen Tagen hier keine große Rolle spielt, so ist es möglich, einige Fristen der Hauptmomente der Reifung

festzustellen; selbstverständlich nur für gegebene Bedingungen der Kultur, und nicht für alle, sondern nur für die Mehrzahl der Zygoten, da einzelne von ihnen in dieser Hinsicht gegenüber der Masse der anderen entweder bedeutend voraus waren, oder umgekehrt sich stark verspäteten.

Die Algen standen in breiten flachen Gefäßen auf einem nach Norden gehenden Fenster bei t° des Wassers 10—15°. Die Konjugation begann bei der ersten Portion um den 20. August; bei der zweiten um den 5. September, und bei der dritten am 20. September. Die Reifung bei der letzten Portion ging etwas langsamer vor sich, wahrscheinlich deswegen, weil die Temperatur des Wassers in dieser Zeit bedeutend niedriger wurde (5—10°).

In etwa 2 Wochen nach der Konjugation fängt das Mesosporium bei vielen Zygoten an braun zu werden; nach 3 Wochen ist mehr als die Hälfte und nach 4 Wochen drei Viertel und mehr der Zygoten braun.

Beiläufig in derselben Zeit wie das Braunwerden der Zygote oder öfters etwas später, d. h. 20—30 Tage nach der Konjugation, beginnt darin der Zerfall zweier Chromatophoren. Auch Chmielewski fand bei der Untersuchung der braunen Zygote von Zygnema stellinum bei einigen von ihnen zwei, bei einigen vier Chromatophoren. Dieser Zeitpunkt des Zerfalls, kurze Zeit nach dem Braunwerden des Mesosporiums, muß daher für die untersuchte Art als ziemlich typisch betrachtet werden.

Der Prozeß des Zerfalls geht folgenderweise vor sich: Das Chromatophor verliert seine scharfen Umrisse und die Stärkezone, die die Hauptmasse desselben gebildet hat, beginnt sich aufzulösen. Endlich bleibt an der Stelle des Chromatophors ein kleiner stark färbbarer Körper — der Zentralkörper des Pyrenoids, der in der Mitte der farblosen strukturlosen Zone liegt, d. h. der Vakuole, die sich an der Stelle der aufgelösten Stärke gebildet hat. Die Strahlen des Chromatophors verschwinden zu diesem Zeitpunkte vollständig (Fig. 17). Gleichzeitig beginnt der Zentralkörper des Pyrenoids selbst sich zu fragmentisieren, und in weiterem Verlauf beobachtet man in der reifenden Zygote noch lange, manchmal bis zur Keimung, Gruppen von durch Gentianviolett sich stark färbenden Körnchen, die oft in Vakuolen liegen (Fig. 18, 19). Die Zahl solcher Gruppen braucht nicht gerade zwei zu sein, öfters ist sie sogar größer, wobei ein Teil dieser Körper vielleicht ein Reserveprodukt ist, aber kein Rest des Pyrenoids (Fig. 20).

In der Anordnung der zerfallenden und übrigbleibenden Chromatophoren wird eine interessante Gesetzmäßigkeit beobachtet. Ist die Zygote elliptisch, so liegt sie stets mit ihrer langen Achse längs der Mutterzelle und bleiben gewöhnlich die zwei an ihren Enden liegenden Chromatophoren

übrig, während die zwei an den Längsseiten der Ellipse liegenden zerfallen (Fig. 17 u. 18), wobei selbstverständlich, je nach der Drehung der Zygote selbst, sie entweder zu beiden Seiten ihrer Achse oder nur an einer Seite liegen können. Ist die Zygote kugelförmig, so sieht man auch in diesem Falle die übrigbleibenden Chromatophoren längs der Mutterzelle liegen (wenn die letztere sich überhaupt am Präparate erhalten hat).

Da, wie oben bemerkt worden ist, der weibliche Protoplast bei der Konjugation im allgemeinen seine Lage längs der Zelle nicht ändert, und der männliche sich quer dreht, so muß man annehmen, daß die zerfallenden Chromatophoren, die gerade eine solche Anordnung zeigen, eben männliche Chromatophoren sind.

Solcherweise nimmt nach dem Zerfalle zweier Chromatophoren der Inhalt der Zygote eine für das Protoplast der Zygnema überhaupt charakteristische Form an, mit zwei Chromatophoren und einem Kerne zwischen ihnen in einer Linie, die man als die Strukturachse der Zygote betrachten kann. Diese Achse fällt immer mit der Achse der Mutterzelle und des zukünftigen Keimlings zusammen. Der Kern einer solchen Zygote enthält stets ein Kernkörperchen und ein besonders an mit Chrom-Essigsäure fixierten Präparaten scharf ausgeprägtes Kerngerüst (Fig. 21, 22). Im weiteren werden wir ihn als den primären Kern der Zygote nennen.

Nach 30—40 Tagen nach der Konjugation in meinen Kulturen, jedenfalls aber nach dem Zerfalle der männlichen Chromatophoren, bereitet sich der primäre Kern der Zygote zur Teilung vor. Dabei treten die denselben gewöhnlich etwas zusammenpressenden Chromatophoren auseinander und der Kern rundet sich ab. Schon die ersten Chromatinveränderungen zeigen, daß hier gleich wie bei Spirogyra nach Karsten, eine Reduktionsteilung stattfindet. Während aber bei Spirogyra alle Prozesse im Kernkörperchen vorspielen, welches als der alleinige Träger des Chromatins erscheint, ist hier im Gegenteil das Kerngerüst einer Kinese unterworfen. Anfangs seigt es eine gewisse einseitige Zusammenziehung (Fig. 23, 24); dann bildet sich daraus ein dünner, einigermaßen rosenkranzförmiger Chromatinfaden, welcher, indem er an irgend einer Seite eine dichte Verflechtung bildet, den übrigen Raum des Kernes mit einigen unregelmäßigen Schlingen durchdringt (Fig. 25, 26). Die genaueste Untersuchung konnte keine Spur von deren Längsspaltung entdecken, so daß man annehmen muß, der Faden sei ein einfacher.

Was das Kernkörperchen anbelangt, so scheint dasselbe bei allen diesen Neugruppierungen eine durchaus passive Rolle zu spielen, und erscheint zuletzt irgendwo entweder gänzlich oder zur Hälfte außerhalb des zusammengezogenen Kerngerüstes (Fig. 25, 26).

Also zeigt der Beginn der Veränderungen des Kernes eine ziemlich typische Synapsis, und nach dem so häufigen Vorkommen dieses Stadiums in den Präparaten kann man annehmen, daß dasselbe auch hier, wie gewöhnlich, von ziemlich langer Dauer ist.

Die folgenden in meinen Präparaten vorkommenden Stadien sind in Fig. 28 u. 29 abgebildet. Sie ähneln sehr der Diakinese. Der Übergang von der Synapsis scheint hier sehr schnell stattzufinden, da keine Zwischenstufen beobachtet wurden. Auf Fig. 28, welche nach meiner Ansicht ein früheres Stadium darstellt, nehmen die Chromosomen, die gleichmäßig über den ganzen Raum des Kernes verteilt sind, mäßig die Farbe an und haben die Formen von Vierecken, gewöhnlich Rhomben mit etwas gezogenen Winkeln. Nach meiner Ansicht sind das alles Zeichen von noch nicht beendeter Konzentration des Stoffes bei ihrer Bildung. Zwischen den Chromosomen sieht man ein für das Stadium der Diakinese charakteristisch verbleichtes Kernkörperchen. Die Fig. 29 halte ich für ein etwas späteres Stadium. Die Chromosomen sind viel stärker färbbar und haben schärfere Umrisse, dabei sind sie oft biskuitförmig. Das Kernkörperchen ist kleiner und weniger bemerkbar. Die Anzahl der Chromosomen in diesen Stadien schwankte bei verschiedenen Zählungen zwischen 25 und 28. Nach der nicht selten beobachteten Biskuitform zu schließen, könnte man annehmen, daß wir hier eigentlich schon mit Chromosomenpaaren zu tun haben, wie dies überhaupt für die Diakinese charakteristisch ist; wie wir aber weiter sehen werden, ist das nicht der Fall; es sind einzelne Chromosomen in nicht reduzierter Anzahl. Fig. 30 u. 31 zeigen das folgende mir vorliegende Stadium der Prophase. Das Kernkörperchen ist verschwunden, die Chromosomen zeigen die Neigung sich zur Äquatorialplatte zu lagern, die Kernwand ist schon aufgelöst und man sieht die Achromatinspindel, und zwar nicht multipoläre, wie es für den Beginn der heterotypen Teilung charakteristisch ist, sondern die gewöhnliche bipoläre. Die Anzahl der Chromosomen, in diesen Stadien wiederholt gezählt, schwankte zwischen 12 und 14. Dieselbe Zahl konnte auch in der folgenden Metaphase bestimmt werden (Fig. 32, 35, 36). Dies ist die haploide Anzahl für Zygnema stellicum.

Dangeard, der bei derselben Art die Teilung der Kerne in vegetativen Zellen untersucht hat, zählte 12 Chromosomen. Bei meinen Zählungen wurden, wie gesagt, etwas abweichende Resultate erhalten, aber ich halte die Zahl 14 für wahrscheinlicher, obwohl ich nicht kategorisch an ihr festhalten kann, da wegen der Kleinheit des Objektes und der oft etwas biskuitartigen Form der Chromosomen hier Irrtümer sehr wohl möglich

sind. Unter diesem Vorbehalte werde ich im weiteren von 14 als der haploiden Zahl für Zynema stellinum sprechen[1]).

Also ist die Zahl der Chromosomen in späterer Prophase zweimal kleiner als in der Diakinese; es erscheint daher die Voraussetzung natürlich, daß dieselben sich durch paarweise Vereinigung gebildet hätten, und daß wir nur in diesem Stadium endlich Gemini hätten. Leider gelang es nicht, diese vorausgesetzte Vereinigung mit genügender Klarheit festzustellen, da dieser Übergang von der Diakinese zur Prophase sich überhaupt, wie es scheint, schnell vollzieht; aber dennoch erscheinen in sehr vielen Fällen die Chromosomen in den der Fig. 30 u. 31 entsprechenden Stadien klar eingeschnürt, wie doppelt. Übrigens, ebenso annähernd biskuitförmig sind sie manchmal auch in der Diakinese. Daher bieten diese Formen der Chromosomen in der Prophase wohl keinen überzeugenden Beweis, daß hier wirklich Gemini vorhanden sind. Das Einzige, was nach meiner Ansicht hier eine paarweise Vereinigung anzunehmen nötigt, sind die Zahlverhältnisse der Chromosomen, deren es in der Diakinese gerade doppelt so viel gibt, wie im folgenden Stadium.

Dieser Gang der früheren Stadien der Reduktionsteilung, den man hier anzunehmen genötigt ist, weicht bedeutend vom gewöhnlichen Schema ab, wo die doppelte Schnur der Synapsis sogleich in die reduzierte Anzahl der Chromosomen zerfällt (siehe z. B. Strasburger 1907). Doch wie bekannt, außer dieser Parasynapsis wird von einer ganzen Reihe vornehmlich amerikanischer Forscher noch die Telosynapsis geschildert, wo die Chromatinschnur die ganze Zeit einfach bleibt und die Chromosompaare durch Vereinigung mit den Enden (ent-to-end tusion) sich bilden. Zygnema gehört ebenfalls, wie es scheint, zu diesem zweiten Typus, wenigstens gelingt es nicht, wie oben gesagt, eine Längsspaltung der Schnur zu entdecken.

Im Falle der Telosynapsis kann speziell etwas verschiedene Art der Chromosombildung vorhanden sein. Manchmal, wie z. B. bei Fucus nach der Beschreibung Yamanouchi's bildet die Chromatinschnur eine Reihe von Schlingen, deren Anzahl gerade der reduzierten Anzahl der Chromosomen entspricht. Die Schlingen verbinden sich vor der Vereinigung mit ihren Armen, sodann isoliert sich eine jede als ein Chromosomenpaar der Reduktionsteilung. Auf diese Weise gibt es hier in keinem Stadium eine doppelte Anzahl von Chromosomen; sie sind vom ersten Anfange

1) Die abweichenden Resultate Dangeard's haben vielleicht ihren Grund darin, daß wir verschiedene Formen von Zygnema stellinum unter der Hand hatten. Meine Formen kamen am nächsten dem Zygnema stellinum f. Vaucheri Kirchn. Daß in den Grenzen sehr nahestehender systematischer Einheiten eine verschiedene Anzahl von Chromosomen möglich ist, zeigen Gates' Untersuchungen der Mutanten von Oenothera.

an schon in Paare vereinigt. Etwas anders stellt sich nach Schaffner dieser Vorgang bei Agave dar. Hier entwickelt sich ebenfalls die einfache Synapsisschnur und zerfällt dann in mehrere Stücke, deren Anzahl nach des Verfassers Angaben wegen ihrer unregelmäßigen Form schwer bestimmbar ist. Darauf werden in der früheren Prophase 12 Chromosomen ersichtlich. In Schaffner's Fig. 24 u. 25, die frühere Stadien der Diakinese darstellen, kann man 20—25 Körperchen im Kerne zählen. Dies ist beiläufig die doppelte Anzahl. Der Verfasser selbst äußert sich darüber nicht, doch ist es natürlich anzunehmen, daß die reduzierte Anzahl in der Prophase eben durch die paarweise Verschmelzung der Chromosomen früherer Stadien entsteht. Bei Oenothera rubiginervis endlich findet, nach Gates' Untersuchungen, gewöhnlich keine Bildung von Gemini statt. Der Synapsisknäuel zerfällt in die sporophyte Zahl der Chromosome, welche, ohne zu verschmelzen, sich in der Äquatorialplatte der heterotypischen Teilung lagern. Die Zahlreduktion wird hier dadurch erreicht, daß keine Spaltung der Chromosome eintritt, sondern die eine Hälfte von ihnen zu dem einen, die anderee zum anderen Pole übergeht.

Stellt man nun alle diese Angaben zusammen, so wird auch der Fall Zygnema, bei all seiner Ungewöhnlichkeit, nicht ganz vereinzelt erscheinen. Am nächsten kommt er der Agave, erinnert auch teilweise an Oenothera dadurch, daß bei unserer Form die Chromosomen längere Zeit ohne paarweise Vereinigung bleiben.

Wie oben gezeigt worden ist, treten die Chromatophoren schon während der ersten Vorbereitungsstatien der Teilung etwas auseinander, wobei zwischen ihnen die für Zygnema gewöhnliche Protoplasmabrücke hervortritt, mit einem Kerne in der Mitte. Die sich bildende Äquatorialplatte der ersten Teilung lagert sich fast längs derselben; die Achromatinspindel zieht sich gewöhnlich schräg von einem Winkel zum anderen, wobei sie sich oft selbst verzieht (Fig. 31, 32, 33). Ist die Protoplasmabrücke breit genug, so legt sich die Spindel selbst fast quer darüber (Fig. 34). Im ganzen hat man den Eindruck, daß die Achse der ersten Teilung die Neigung hat, sich senkrecht zur Achse der Zygote zu stellen und nur wegen der Raumverhältnisse auf der verhältnismäßig engen Protoplasmabrücke eine etwas schräge Lage einnimmt.

Die rundlichen oder etwas ovalen Chromosomen in der Äquatorialplatte lagern sich mit ziemlicher Regelmäßigkeit nicht selten ringförmig (Fig. 32). Ihre Zahl konnte beiläufig auf 14 geschätzt werden. Die weiteren Phasen verlaufen ganz normal und brauchen nicht besonders geschildert zu werden; es genügt auf Fig. 37 und 38 hinzuweisen.

Gleich nach der ersten Teilung tritt, scheinbar ohne irgend eine Ruheperiode, die zweite ein; dabei erscheinen beide Figuren schon außer-

halb des zwischen den Chromatophoren liegenden Raumes, und die Protoplasmabrücke, deren Hauptmasse der Kern gebildet hat, verschwindet. Die Achsen der Figuren dieser zweiten Teilung stellen sich manchmal streng senkrecht, öfters aber unter einem unbestimmten Winkel zu einander und zur Achse der Zygote (Fig. 39—41). Die Zahl der Chromosomen beträgt auch hier, wie bei der ersten Teilung, ungefähr 14 (Fig. 42, 43).

Beide geschilderten Teilungen in der Zygote finden, zum Unterschiede von vegetativen Zellen, sowohl am Tage als auch in derNacht, statt. Dies ist ziemlich verständlich, da die Zygote, obwohl sie grüne Chromatophoren hat, mit einer dicken braunenWand bekleidet und nicht selten in Schlamm getaucht, kaum bedeutend assimilieren wird. Das kann man auch aus dem allmählichen Verringern der Stärkemenge (und der Anhäufung von Öl) in ihr schließen. Darum hätte die Teilung der Ernährungs- und Wachstumsfunktionen nach den Tages- und Nachtzeiten, welche bei Vegetativzellen beobachtet wird, hier keinen Sinn.

Die auf die geschilderte Art entstandenen vier Kerne in der Zygote sind anfangs ganz gleich: sie sind sehr klein und ihre Chromatinmasse, wie es hier überhaupt für die soeben geteilten Kerne charakteristisch ist, wird durch einzelne, über den ganzen Raum des Kernes zerstreute Körperchen (Chromosomen) repräsentiert (Fig. 44, 46). Darauf fängt einer von ihnen an zu wachsen; in ihm erscheinen einige nukleolusähnliche Körperchen und die Chromatinkörnchen entwickeln sich zum Kerngerüst (Fig. 45). Die Einzelheiten dieses Prozesses werden deutlicher durch Fig. 46, die bei 2000 maliger Vergrößerung aufgenommen ist, dargestellt. Fig. *d* zeigt den Kern im ersten Anfang des Wachstums. Die einzelnen Chromosomen können noch unterschieden werden, doch bildeten sich an ihnen schon anastomosierende Auswüchse, auch ist ein größeres Körperchen bemerkbar, vielleicht ein Nukleolus. Fig. *a* zeigt den Kern in diesem Prozesse schon weiter fortgeschritten. Das Chromatingerüst hat schon fast seine endgültige Struktur; man sieht vier Kernkörperchen. Im weiteren Verlaufe wächst der Kern noch bedeutend an und seine Körnchen verschmelzen zu einem (Fig. 48 *a*). Diesen Kern werden wir mit Klebahn Großkern nennen. Die anderen drei Kerne der Zygote (Kleinkerne Klebahn's) erleiden unterdessen Veränderungen in entgegengesetzter Richtung. Eine Vorstellung davon gibt Fig. 48 *b, c, d*, welche drei solche Kerne derjenigen Zygote zeigt, deren Großkern in Fig. 48 *a* abgebildet ist. Man sieht, wie die Chromatinkörper anschwellen und verschmelzen, der Kern selbst verliert seine regelmäßigen Umrisse, und so erhält man im Resultat einfach Haufen von stark sich färbenden Körperchen. Ihr weiteres Schicksal zu verfolgen erwies sich als unmöglich, da in der Zygote überhaupt nicht

selten eine bedeutende Menge von Farbe annehmenden Körnchen beobachtet wird, z. B. Überreste männlicher Chromatophoren, von denen die degenerierenden Kerne gar nicht zu unterscheiden sind.

Zum Schlusse lagert sich der vollends entwickelte Großkern wieder zwischen den Chromatophoren; und so erhält die Zygote, nachdem sie alle geschilderten Veränderungen durchgemacht hat, wieder ihr früheres Aussehen. Nur ist der Kern jetzt sekundär und haploid; da er aber im Ruhezustande geradeso aussieht, wie der primäre Kern, so ist es bei der Untersuchung des Materials von entsprechendem Alter oft vollständig unmöglich zu entscheiden, ob die vorliegende Zygote alle gezeigten Kernteilungen durchgemacht hat oder nicht.

Die geschilderte Weise der Reifung ist die normale, doch wurden mehrmals Abweichungen davon beobachtet. Und zwar degenerieren manchmal nur zwei Kerne von vieren, die beiden andern wachsen zur Ausdehnung und Struktur von Großkernen an (Fig. 49). Der Beginn desselben Prozesses fand, wie es scheint, in der in Fig. 45 abgebildeten Zygote statt. Hier hat der Kern *d* freilich noch nicht die Größe des Großkernes *a* erreicht, nichtsdestoweniger aber sieht man, daß seine progressive Entwicklung ebenfalls begonnen hat. Deutlicher sieht man das an Fig. 46 wo dieselben Kerne bei stärkerer Vergrößerung abgebildet sind. Einmal wurde auch beobachtet, wie sogar drei Kerne auf solche Weise zu Großkernen geworden sind und nur einer degeneriert ist (Fig. 51). Doch lassen wir diesen seltenen Fall beiseite und beschäftigen wir uns mit dem für uns interessanteren ersten. Wie ist das weitere Schicksal dieser zwei Großkerne? Fig. 50 zeigt einen der mehrmals beobachteten Fälle, wie eine dem Aussehen nach ganz reife Zygote zwei Kerne hat, die den gewöhnlichen Platz zwischen den Chromatophoren einnehmen. Eine besonders große Menge solcher zweikerniger Zygoten (bis 0,3 % von beiläufig 7000 gezählten) fand sich gerade in dem Teile des Materials, wo die Keimung schon begonnen hat und wo also die geschilderte Teilung der Kerne schon stattfindet. Daher halte ich es für wahrscheinlicher, daß wir hier zwei sekundäre Kerne vor uns haben und nicht verspätete unverschmolzene Geschlechtskerne . In demselben Teile des Materials wurde einigemale auch die Keimung solcher zweikernigen Zykoten beobachtet (Fig. 53, 54). Dies alles zusammengenommen nötigt zu der Annahme, daß im Falle der geschilderten Zweikernigkeit der Zygote ihre beiden Kerne bis zuletzt getrennt bleiben.

Man muß übrigens anführen, daß einigemale Bilder bemerkt wurden, wie das in Fig. 52, die an eine Verschmelzung der Kerne hinzuweisen scheinen. Öfters kamen solche dem Aussehen nach reife Zygoten vor, deren Kern rund war, jedoch zwei Kernkörperchen besaß. Doch der Umstand, daß

solche Erscheinungen unvergleichlich öfters in jüngeren Portionen vorkommen, in denen, wie man annehmen kann, die Neugruppierung der Kerne sich noch nicht vollzogen hat — dieser Umstand führt zu der Annahme, daß wir es hier, wenigstens in der Hauptmasse, mit einer verspäteten Verschmelzung der Geschlechtskerne zu tun haben. Nicht ganz ausgeschlossen freilich ist die Möglichkeit, daß vielleicht in manchen Fällen die angeführten Verschmelzungsbilder sekundäre Kerne betreffen; doch dies wäre eine äußerst seltene Monstrosität, deren weiteres Schicksal ganz unbegreiflich ist. Als normal muß, wie gesagt, die Bildung nur eines Großkernes betrachtet werden; wenn ihrer, was manchmal vorkommt, zwei gebildet werden, so bleiben sie bis ans Ende getrennt, und entwickelt eine solche Zygote einen doppeltkernigen Keimling (Fig. 54).

Die geschilderten Abweichungen vom normalen Reifungsprozeß sind besonders dadurch interessant, daß sie sehr an das von Chmielewski im Jahre 1890 über Spirogyra Gesagte erinnern. In der Tat hat der erwähnte Autor eigentlich folgendes beobachtet: 1. zwei wiederholte Teilungen des Kopulationskernes; 2. vier Kerne in der Zygote; 3. zwei (sekundäre) nebeneinander liegende Kerne; 4. einen Kern in der Zygote. Vergleicht man dies mit dem als nicht seltene Ausnahme bei Zygnema Beobachteten, so können vielleicht auch Chmielewski's Figuren auf dieselbe Weise erklärt werden, d. h. dadurch, daß manchmal zwei von den vier Kernen zu Großkernen werden, ihre Verschmelzung aber nur ein Schluß Chmielewski's und keine beobachtete Tatsache ist. Im Jahre 1890, wo seine Arbeiten publiziert wurden, existierte die Lehre von der periodischen Reduktion der Chromosomen noch nicht. Vom jetzigen Standpunkte aber sind solche zwei nacheinander folgende, nur durch allotypische Teilung getrennte Verschmelzungen der Kerne schon a priori wenig wahrscheinlich.

Die Bedeutung der geschilderten Reifungserscheinungen ist wohl begreiflich. Der morphologische Sinn der Teilungen des primären Kernes ist ganz derselbe, wie in den Oogonien der Fucaceen, wo, wie aus Oltmann's Untersuchungen bekannt ist, bei allen Repräsentanten je acht Kerne sich entwickeln, die sich aber nur bei der Gattung Fucus unter acht sich entwickelnde Eier verteilen; bei den übrigen Repräsentanten entwickeln sich vier, zwei und bei der Mehrzahl nur ein Ei in dem Oogonium; dementsprechend wird die nötige Anzahl der Kerne verbraucht und die übrigen degenerieren.

Bei den Konjugaten zeigen sich ganz dieselben Verhältnisse. In der primitiven Familie der Mesotaeniaceen bilden sich vier Keimlinge in der Zygote. Obwohl diese Familie zytologisch gänzlich unerforscht ist, ist es doch sehr wahrscheinlich, daß auch hier dem Keimungsprozeß die

Teilung des ursprünglichen Konjugationskernes in vier vorausgeht, die darauf alle zu Großkernen werden. Bei den Desmidiaceen teilt sich der Kern der Zygote ebenfalls in vier, da jedoch nur zwei Keimlinge sich entwickeln, degenerieren die zwei überflüssigen Kerne[1]).

Schließlich wird bei den Zygnemaceen nur ein Keimling entwickelt, aber die Kerne fahren fort sich in vier zu teilen, von denen jedoch schon drei degenerieren. Sogar der Umstand, daß bei Zygnema verhältnismäßig so oft zwei sekundäre Kerne zu Großkernen werden, scheint eine gewisse morphologische Bedeutung zu haben, indem er an die Verwandtschaft mit Desmidiaceen hinweist, wo diese Erscheinung normal ist.

Schließlich ist auch die auf den ersten Blick sonderbare Stellung der Achse der ersten Kernteilung in der Zygote nach meiner Ansicht nicht ohne eine gewisse morphologische Bedeutung. Wie oben bemerkt, zeigt die erste Kernspindel, ungeachtet der Raumverhältnisse auf der Plasmabrücke und überhaupt ungeachtet dessen, was wir bei der Zelle der Zygnema zu sehen gewohnt sind, die Neigung, sich quer zur Achse der Zygote, also quer zur Achse der Mutterzelle und des künftigen Keimlings zu legen. Eine eben solche Querlage hat nach Karsten die erste Teilung auch in der Zygote der Spirogyra.

Bei den Desmidiaceen, z. B. bei Closterium, scheint auf den ersten Blick das Verhalten ein anderes zu sein. Nämlich die Achse der ersten Teilung liegt hier in der Vereinigungslinie zwei Chromatophoren der Zygote, d. h. scheinbar in ihrer Achse. Hier kann man gar nicht sagen, in welchem Verhältnisse diese Linie zu den Achsen der Konjugationszellen steht, da ihre leeren Häute abfallen, doch zu den Achsen der zwei zukünftigen Keimlinge ist sie ebenfalls senkrecht, und gerade in der Ebene der ersten Äquatorialplatte geht die Teilung des Zygoteninhalts vor sich.

Wie der Vorgang bei den Mesotaeniaceen ist, kann man wegen völligen Mangels an Untersuchungen natürlich nicht mit Sicherheit sagen, aber nach Fig. 20 u. 21 von de Bary (1858) zu schließen, liegen vier zylindrische Keimlinge bei Zylindrozystis in der Zygote parallel zu einander, und man muß deshalb annehmen, daß die Teilung der Zygote in Ebenen, die den Achsen der Keimlinge parallel sind, vor sich geht, und daher die erste Kernspindel senkrecht zu ihnen orientiert sein muß.

Von diesem Standpunkte aus erhält also die Querlage der Achse der ersten Kernteilung bei Zygnema und Spirogyra einen gewissen Sinn,

1) Klebahn, dem wir die Kenntnis der Reifung und Keimung bei den Desmidiaceen verdanken, äußert die Ansicht, daß vielleicht der Kleinkern mit dem Großkern verschmilzt; dies wurde jedoch als bloße Voraussetzung geäußert, die vom modernen Standpunkte kaum aufrecht erhalten werden kann.

indem sie die Richtung angibt, in welcher die Teilung der Zygote bei den Vorfahren der jetzigen Zygnemaceen vor sich gegangen ist.

Keimung.

Zur Erforschung dieser Erscheinung hatte ich zur Hand zwei Portionen der keimungsfähigen Zygoten von Zygnema stellinum. Von dem Materiale, in dem die Konjugation Ende August begonnen hatte und sich in meiner Kultur fortsetzte, war die eine Hälfte in einem großen flachen Gefäße untergebracht, mit Torfwasser, welches allmählich gewechselt wurde, die andere Hälfte war in kleinere Gefäße verteilt, aus denen das Wasser teils abgegossen wurde, teils zum November ganz ausgetrocknet war. Die trockenen Zygoten erhielten sich den ganzen Winter hindurch; im März und April ins Wasser gelegt, keimten sie reichlich. Die Keimung, und zwar frühzeitige im Oktober, zeigte sich auch in der ersten Hälfte, in dem großen Gefäße. Ein wesentlicher Unterschied in der Art der Keimung in beiden Hälften war nicht bemerkbar, nur ging in der zweiten der Prozeß unvergleichlich gleichmäßiger vor sich und die Keimlinge wuchsen und teilten sich schneller.

Die ganz reife Zygote, im Leben beobachtet, scheint beinahe ganz mit ziemlich großen Öltropfen ausgefüllt, durch welche zwei Chromatophoren wie zwei formlose grüne Flecken hindurchscheinen. Das erste Anzeichen der beginnenden Keimung besteht in dem allmählichen Verschwinden des Öles, infolge dessen die Chromatophoren sichtbarer werden, in der Form zweier Sterne. Gleichzeitig damit geht eine gewisse Veränderung der Zygotenwand vor sich, und zwar wird ihr braunes Mesosporium merklich farbloser und die ganze Wand wird bedeutend durchdringbarer, so daß man in diesem Momente leicht ein gefärbtes Präparat der ganzen (nicht zerschnittenen und nicht zerdrückten) Zygote erhalten kann (Fig. 55).

Darauf zerreißen in gewisser Weise die beiden äußeren Häute der Zygote, und der Inhalt, der die gewöhnliche Struktur der Zelle von Zygnema hat, beginnt herauszutreten (Fig. 56). Es muß bemerkt werden, daß die Stärkezone der Pyrenoide in diesem Momente stark reduziert ist, oft beinahe bis zum vollständigen Verschwinden, und werden überhaupt beinahe keine geformten Reservestoffe im jungen Keimling bemerkt, da das Öl der Zygote zu dieser Zeit schon vollständig aufgelöst ist. Es war natürlich anzunehmen, daß anstatt dessen irgend ein lösbares Kohlenhydrat sich ansammelt, doch wurde die Fehling'sche Lösung weder in den keimfertigen Zygoten, noch in den Keimlingen reduziert. Nichtsdestoweniger muß hier irgend ein lösbares Produkt in bedeutender Menge vorhanden sein,

besonders in den keimfertigen Zygoten, wie aus dem großen osmotischen Drucke hervorgeht, den sie zeigen. Während die vegetativen Zellen und Keimlinge alle in 3% KNO^3 plasmolysiert werden (nach vierstündiger Wirkung), werden nur einzelne Zygoten in 7% KNO_3 plasmolysiert, und nur in 9% KNO_3 erscheint die Plasmolyse in fast allen Zygoten (auch nach vierstündiger Wirkung). Dieser Unterschied kann nicht der geringen Durchdringlichkeit der Haut der Zygote allein zugeschrieben werden, da einerseits, wie gesagt, die Wand zu dieser Zeit durchdringbarer wird und andererseits auch die Wirkung der plasmolysierenden Flüssigkeit von genügender Dauer war.

In den nach dem Trocknen keimenden Zygoten ist der Keimling in 2 Tagen nach der Aussaat gewöhnlich so weit gewachsen, daß eine erste Teilung eintritt. Die leeren äußeren Häute der Zygote bleiben zu dieser Zeit entweder noch an einem Ende desselben hängen oder fallen häufiger ab. Der Keimling selbst ist zylindrisch und teilt sich in zwei völlig gleiche Zellen, welche beide ihrerseits einer weiteren Teilung fähig sind. Die entgegengesetzten Angaben de Bary's (1858), daß hier, wie bei Spirogyra, eine Schwesterzelle teilungsunfähig bleibt, sind unrichtig. Die Ursache davon liegt wahrscheinlich darin, daß die beiden Zellen sogar in diesem schnell und gleichmäßig wachsenden Materiale gewöhnlich nicht ganz gleichzeitig sich teilen. Fig 58 zeigt eigentlich ebenfalls einen solchen Fall, wo eine Schwesterzelle schon in zwei zerfallen ist und in der anderen erst noch der Kern sich teilt. Oft kommt eine noch größere Differenz zwischen beiden Zellen vor, wenn die eine sich schon geteilt hat und die andere noch vollständig im Ruhezustande sich befindet. Ein solcher Fall ist bei de Bary auf Tafel I, Fig. 14 abgebildet.

Die zweite Teilung findet gewöhnlich 3—4 Tage nach der Aussaat statt, und dann noch nach 1—2 Tagen die dritte usw.

In schnell wachsenden Keimlingen tritt die Teilung der Zalle ein, wenn sie nur zwei Chromatophoren hat, so daß jede Tochterzelle je einen bekommt, der erst später in zwei zerlegt wird. Auf ebensolche Art beschreiben die Teilung in vegetativen Fäden Chmielewski und Escoyez; dabei verweilen die genannten Autoren genügend bei dem interessanten Verhältnis des Kernes zur Teilung des Pyrenoids, welches hier beobachtet wird, so daß ich meinerseits es für unnötig halte, mich darüber zu verbreiten.

Außer der geschilderten Reihenfolge der Teilung gibt es aber noch eine andere, wobei zuerst beide Chromophoren sich teilen und dann erst die Teilung der Zelle eintritt (Fig. 59). Letzteres wurde öfters beobachtet in Keimlingen, welche sich aus Zygoten entwickeln, die im Herbst ohne

Austrocknung gekeimt haben. Eigentlich besteht hier der ganze Unterschied in dem Verhältnis des Wachstums zur Teilung. Im ersten Falle (Keimung nach Austrocknung im Frühling) war ein verstärkter Impuls zur Teilung vorhanden, so daß das Wachstum einer jeden Zelle sich nicht gänzlich offenbaren konnte; im zweiten Falle (Keimung im Herbst ohne Austrocknung) werden die Teilungen aufgehalten, so daß die Zelle anfängt, sich zu teilen, wenn sie zwei- bis dreimal länger ist als im ersten Falle. Unterdessen haben ihre Chromatophoren Zeit, sich zu teilen (vgl. Fig. 57 u. 59).

Zum Unterschiede von den Zygoten gehen alle Teilungen in den Keimlingen ausschließlich nachts vor sich, und zwar wie es für vegetative Zellen Chmielewski und Escoyez anführen, hauptsächlich in der ersten Nachthälfte (9—12 Uhr).

Der Prozeß der Zellteilung selbst wurde besonders an lebendem Material von Chmielewski genügend erforscht und braucht daher nicht ausführlich beschrieben zu werden. Fig. 60—62 illustrieren bloß einige Details davon. In der Prophase der Kernteilung beobachtet man eine Anhäufung von körnigem Protoplasma in der mittleren Querfläche der Zelle, welch letztere auf diese Art gleichsam durch ein Diaphragma in zwei Hälften geteilt wird (Fig. 60). Erst während der Metaphase, manchmal auch früher, tritt in diesem Protoplasmadiaphragma, von den Rändern ausgehend, ein glänzender Streifen hervor, der der Teilungsfläche zweier Protoplasten entspricht, aber noch nicht eine harte Querwand darstellt, wie an Fig. 61 ersichtlich ist, wo infolge der Wirkung von Reaktiven das Protoplasma von der Wand absteht.

Was die feste Querwand selbst betrifft, kommt dieselbe erst später zum Vorschein, ungefähr während der Telophase, und wächst allmählich von der Peripherie zum Zentrum (Fig. 62).

Das Erforschen der Einzelheiten der Karyokinese im Keimling gehörte nicht zu meiner unmittelbaren Aufgabe, aber nichtsdestoweniger wurde dem eine gewisse Aufmerksamkeit gewidmet, besonders der ersten Teilung, da man auf Grundlage dessen schließlich entscheiden kann, ob in der Zygote Chmielewski's zweite Verschmelzung stattfindet oder nicht. In der Tat, wenn letztere stattfände, so müßte die erste Teilung im Keimling entweder eine Reduktionsteilung sein mit allen ihren typischen Stadien, oder aber müßte sie von neuem eine diploide Anzahl von Chromosomen zeigen. Wie wir weiter sehen werden, findet weder das eine noch das andere statt.

Der Kern des Keimlings im Ruhestande unterscheidet sich in nichts von dem primären (oder sekundären) Kerne der Zygote. Es hat einen

größeren Nukleolus und bei der Fixierung mit Chromessigsäure ein klar ausgeprägtes Chromatingerüst; unter Einwirkung von Flemming'scher Lösung fixiert sich das letztere in der Form von mehr kleinkörniger, zuweilen fast homogener Masse (Fig. 63). Die erste Teilung im Keimling unterscheidet sich beträchtlich von der Teilung des primären Kernes der Zygote. Erstens ist dies eine einfache allotypische. Obwohl ich ein sehr reiches Material zur Verfügung hatte und einige hundert dieser Kernteilungen in allen möglichen Stadien beobachtet habe, bemerkte ich doch niemals die geringste Spur eines solchen charakteristischen und so lange dauernden Stadiums der Reduktionsteilung, wie Synapsis. Auch Diakinese wurde nicht beobachtet. Zweitens wird hier, wie überhaupt in vegetativen Zellen der Zygnema, nach Angaben Merriman's und Escoyez' zu schließen, ein Mangel des Spiremstadiums beobachtet, und die Chromatinmasse zieht sich einfach in einige Knoten des Gerüstes zusammen, welches sich isolieren und zu Chromosomen werden. Die Zahl der letzteren schwankte nach meinen Zählungen zwischen 12—14, welch letztere Zahl ich wieder wahrscheinlicher halte. Fig. 64—65 zeigen die Prophase der ersten Teilung; daraus kann man sich eine Vorstellung machen von der Zahl der Chromosome und ihrer runden Form, ohne eine Spur von Einschnürung, wie es nicht selten in der Reduktionsteilung beobachtet wird.

Die Chromosomen lagern sich in der Äquatorialplatte, spalten sich und verteilen sich zu den entgegengesetzten Polen der Spindel, welche selbstverständlich längs der Zelle liegt. Ich erwähne die Spaltung in Anbetracht dessen, daß Merriman dieselbe bei Zygnema negiert; in meinen Präparaten zeigte sich aber diese Erscheinung ganz deutlich (Fig. 67, 72).

Bemerkt muß werden, daß die Stadien der Chromosomenbildung, wie es scheint, sehr schnell sich abwickeln, so daß sie nicht mit genügender Genauigkeit verfolgt werden konnten, ungeachtet ich, wie gesagt, ein sehr reiches Material zur Verfügung hatte. Eigentlich wurde folgendes beobachtet: Anfangs bemerkt man in einigen Kernen ein gröberes Gerüst mit Knoten. Dann verschwindet die Wand und an der Stelle der Kernhöhle, die sich anfangs durch eine hellere Färbung unterscheidet, erscheinen 14 rundliche Körperchromosome (Fig. 64). Darauf beginnt die Achromatinspindel sich zu bilden.

Das Schicksal des Nukleolus bei diesen Prozessen wurde mir nicht ganz klar. Bei der Reduktionsteilung, wo er noch in der Diakinese sichtbar ist, ist es klar, daß es eben ein wirklicher Nukleolus ist, der an der Bildung der Chromosome nicht unmittelbar teilnimmt. Hier kann man dies nicht mit Bestimmtheit behaupten, er verschwindet gleichsam plötzlich, doch ist es nicht klar, auf welche Weise.

Die weiteren Stadien der Bildung der Kernplatte, ihre Spaltung usw. konnten mit größerer Genauigkeit verfolgt werden, aber sie stellen wenig Besonderheiten dar. In der Anaphase gehen die Chromosomen auseinander in Form zweier eng genäherten Gruppen (Fig. 68) und in den jungen entwickelten Kernen zeigen sich abermals 10—15 stark sich färbende Körperchen (Chromosomen?) (Fig. 69). Dann wächst der Kern, in ihm erscheint auf einmal ein größerer nukleolusartiger, oft eckiger Körper; die Chromatinkörperchen werden kleiner und endlich bildet sich das kleinkörnige Kerngerüst des ruhenden Kernes (Fig. 70).

Wie aus dieser tatsächlichen Darstellung ersichtlich ist, blieb hier im Prozesse der Karyokinese vieles unklar, aber zwei für mich wesentliche Momente: der Mangel der Reduktion und die haploide Anzahl der Chromosomen bei der ersten Teilung, unterliegen für mich keinem Zweifel mehr.

Die zweite Teilung in den Keimlingen unterscheidet sich in gar nichts von der ersten, so daß es genügt, auf Fig. 71, 72 hinzuweisen. Die dritte zeigt dasselbe. Weitere Teilungen wurden nicht verfolgt, da es klar ist, daß im Keimling ein rein vegetatives Leben beginnt.

Schluß.

Resümierend können wir die Resultate vorliegender Arbeit in folgenden Sätzen darstellen:

1. Bei der Konjugation dreht sich die Achse des männlichen Protoplastes um 90° derart, daß durch den Kopulationskanal zuerst der Chromatophor, dann der Kern, dann der zweite Chromotophor hindurchgeht. Der weibliche Protoplast bleibt dabei in seiner Lage unverändert.

2. Bei beiden untersuchten Arten von Zygnema tritt die Verschmelzung der Geschlechtskerne bald nach der Gametenvereinigung ein, in noch jungen Zygoten, aber bei Zygnema stellinum verschmelzen die Kerne im allgemeinen bedeutend später als bei Zygnema cruciatum.

3. In der reifenden Zygote zerfallen gleich nach der Ausbildung aller Zygotenwände zwei männliche Chromatophoren.

4. Darauf teilt sich der Konjugationskern (der primäre Kern) der Zygote zweimal. Die erste Teilung des Kernes ist eine Reduktionsteilung mit den Stadien der Synapsis und der Diakinese. Die Chromosomen entwickeln sich aus der Chromatinschnur der Synapsis in diploider Anzahl. In der Diakinese können ihrer 25—28 gezählt werden. In der Prophase vereinigen sie sich wahrscheinlich paarweise und es erscheinen 14 Chromosomen (haploide Anzahl). Die erste Kernspindel hat die Neigung sich quer zur Achse der Zygote zu legen.

Die zweite Teilung folgt gleich nach der ersten, dabei teilen sich beide Schwesterkerne streng gleichzeitig. Die Anzahl der Chromosomen der zweiten Teilung beträgt gleich von Anfang an 14.

5. Von den vier entwickelten sekundären Kernen der Zygote degenerieren drei, einer aber wächst und nimmt die Stelle des primären Kernes ein. Eine Verschmelzung zweier sekundärer Kerne (zweite Verschmelzung Chmielewski's) findet nicht statt. Degenerieren zufällig nur zwei Kerne, so bleiben die beiden anderen bis zum Ende getrennt und entwickelt eine solche zweikernige Zygote einen zweikernigen Keimling.

6. Die Teilung der Kerne in der Zygote ist eine atavistische Erscheinung, geerbt von den Vorfahren der jetzigen Zygnemaceen, welche ähnlich den Mesotaeniaceen je vier Keime in der Zygote entwickelt haben.

7. Die erste Teilung im Keimling ist eine einfache allotypische Teilung mit der Chromosomenanzahl 14. Die zweite und dritte Teilung sind mit der ersten vollkommen identisch.

Moskau, Juni 1911.

Zitierte Literatur.

1) de Bary, Untersuchungen über die Familie der Konjugaten, 1858.
2) Chmielewski, Matériaux pour servir à la morphologie et physiologie des procès sexuels chez les plantes inférieures, 1890 (russisch).
3) Ders., Matériaux pour servir à la morphologie et physiologie des algues vertes, 1904 (russisch).
4) Dangeard, Sur les phénomènes de fécondation chez les Zygnema. Comptes rendus de l'acad. Paris, 1909, Tome CXLVIII, pag. 1406—1407.
5) Escoyer, Le noyau et la Caryocinèse chez les Zygnema. La cellule 1907, Tome XXIV.
6) Gates, A study of reduction in Oenothera rubiginervis. Bot. Gazette 1908, Vol. XLVI.
7) Ders., The behaviour of the Chromosomes in Oenothera lata = O. Gigas. Bot. Gazette 1909, Vol. XLVIII.
8) Karsten, Die Entwicklung der Zygoten von Spirogyra jugalis Ktzg. Flora 1908, Bd. IC.
9) Klebahn, Über die Zygosporen einiger Konjugaten. Ber. d. Deutsch. bot. Ges. 1888, Bd. VI.
10) Ders., Studien über Zygoten, Pringsheim's Jahrbücher 1891, Bd. XXII.
11) Merriman, Nuclear Division in Zygnema. Bot. Gazette 1906, Vol. XLI.
12) Oltmanns, Beiträge zur Kenntnis der Fucaceen. Bibliotheca bot. 1889, Nr. 14.
13) Overton, Über den Konjugationsvorgang bei Spirogyra. Ber. d. Deutsch. bot. Ges. 1888, Bd. VI.
14) Schaffner, Reduction division in Agave. Bot. Gazette 1909, Vol. XLVII.
15) Strasburger, Ontogenie der Zelle seit 1875. Progr. rei bot. 1907, Vol. I.
16) Yamanouchi, Mitosis in Fucus. Bot. Gazette 1909, Vol. XLVII.

Figurenerklärung zu Tafel I—IV.

Sämtliche Figuren sind bei Anwendung von Zeiss'schen Apochrom. 2 mm und 1,5 mm und verschiedenen Komp.-Ok. gezeichnet; Fig. 21—52 von Mikrotomschnitten (10 μ Dicke), alle anderen von ganzen Zellen aufgenommen.

Zygnema cruciatum.

Fig. 1—4. Stadien der Gametenvereinigung. Vergr. 500.
Fig. 5—8. Junge Zygoten mit den verschmelzenden Kernen. Vergr. 500.
Fig. 9. Mittlerer Teil einer jungen Zygote. Man sieht die zentrale Protoplasmaansammlung zwischen den Chromatophoren und die beiden Kerne darin. Vergr. 1000.
Fig. 10. Stadien des Verschmelzens der Gametenkerne in der Zygote. Vergr. 1000.

Zygnema stellinum.

Fig. 11. Gametenvereinigung. Vergr. 500.
Fig. 12, 13, 14. Die Vereinigung der Kerne in der Zygote. Vergr. 500.
Fig. 15. Anormale Zygote, die von Vereinigung der drei Gameten entstand. Vergr. 500.
Fig. 16. Zygote mit dreischichtiger dicker Haut, aber noch mit vier Chromatophoren. Vergr. 500.
Fig. 17—20. Das Zerstören der männlichen Chromatophoren. Vergr. 500.
Fig. 21, 22. Primäre Kerne der Zygote. Fixierung: Chromessig; Färbung: Gentiana-violett, orange. Vergr. 2000.
Fig. 23, 24. Die früheren Synapsisstadien des primären Kernes. Vergr. 2000.
Fig. 25 26. Spätere Synapsisstadien. Chromatinschnur zeigt keine Längsspaltung. Vergr. 2000.
Fig. 27. Die ganze Zygote mit dem Kerne, der auf Fig. 26 bei stärkerer Vergrößerung gezeichnet ist. Vergr. 500.
Fig. 28, 29. Diakinese. 25—28 Chromatosomen; Kernkörperchen noch vorhanden. Vergr. 2000.
Fig. 30, 31. Prophase, 12—14 Chromosomen; Kernkörperchen verschwunden.
Fig. 32. Metaphase auf der Plasmabrücke zwischen den Chromatophoren. Man sieht schiefe Stellung der Spindel und fast Längsstellung der Kernplatte. Vergr. 2000.
Fig. 33. Die ganze Zygote, deren mittlerer Teil auf Fig. 32 gebildet ist. Vergr. 750.
Fig. 34. Fast quere Stellung der ersten Spindel auf der verhältnismäßig breiten Protoplasmabrücke zwischen den Chromatophoren. Vergr. 500.
Fig. 35, 36. Metaphase der ersten Teilung. Vergr. 2000.
Fig. 37, 38. Ana- und Telephase. Vergr. 2000.
Fig. 39, 40, 41. Zweite Kernteilung in der Zygote. Vergr. 750.
Fig. 42. Metaphase der zweiten Teilung. Vergr. 2000.
Fig. 43. Kernplatte der zweiten Teilung vom Pole gesehen. Vergr. 2000.
Fig. 44. Eine Zygote mit vier noch gleichen Kernen. Vergr. 750.
Fig. 45. Beginn der Differenzierung der sekundären Kerne in der Zygote. Vergr. 750.
Fig. 46. Dieselben Kerne wie in Fig. 45, aber stärker vergrößert.
a wächst zu Großkern; in *d* fängt vielleicht auch Wachstum an; *b* und *c* bleiben als Kleinkerne. Vergr. 2000.
Fig. 47. Weiteres Stadium des Differenzierens der sekundären Kerne. Vergr. 750.

Fig. 48. Dieselben Kerne wie auf Fig. 47, stärker vergrößert. Vergr. 750.
a fast ganz entwickelter Großkern, mit nur einem Kernkörperchen und feinem Chromatingerüst.
b, *c*, *d* degenerierende Kleinkerne. Chromatinkörper werden aufgequollen und fließen zusammen. Vergr. 2000.
Fig. 49. Anormale Zygote mit zwei Groß- und zwei Kleinkernen. Vergr. 750.
Fig. 50. Ganz reife Zygote mit zwei Kernen. Vergr. 750.
Fig. 51. Zygote mit drei Großkernen. Vergr. 750.
Fig. 52. Alte Zygote mit zwei Kernen im Moment der Vereinigung. Wahrscheinlich ist das das verspätete Vereinigen der Geschlechtskerne. Vergr. 750.
Fig. 53. Keimung der zweikernigen Zygote. Vergr. 750.
Fig. 54. Weiter entwickelter Keimling einer solchen zweikernigen Zygote. Vergr. 750.
Fig. 55. Normale ganz reife Zygote kurz vor der Keimung. Vergr. 500.
Fig. 56. Keimung einer solchen Zygote. Vergr. 500.
Fig. 57. Teilung des Keimlings in zwei gleiche Schwesterzellen. Vergr. 250.
Fig. 58. Sich weiter entwickelnder Keimling; eine Schwesterzelle ist schon in zwei Enkelzellen geteilt; die andere ist noch in Teilung. Vergr. 250.
Fig. 59. Einzelliger Keimling mit vier Chromatophoren. Keimung ohne Ruhe im Herbst. Vergr. 250.
Fig. 60, 61, 62. Einzelheiten der Zellteilung. In 60 (Prophase) ist noch protoplasmatisches Diaphragma und Querrichtung der Zelle gebildet. In 61 (Metaphase) ist die Spaltung dieses Diaphragma von außen bemerkbar; in 62 (Telephase) ist schon eine feste Querwand gebildet. Vergr. 750.
Fig. 63. Der Kern eines einzelligen Keimlings. Fixierung: Flemming'sche Lösung; Färbung: Eisenhämatoxylin. Vergr. 2000.
Fig. 64, 65. Prophasen der ersten Teilung im Keimlinge. 14 Chromosomen. Vergr. 2000.
Fig. 66, 67, 68. Weitere Stadien der Kernteilung. Vergr. 2000.
Fig. 69. Junge Tochterkerne. Einzelne Chromatinkörper (Chromosomen). Vergr. 200.
Fig. 70. Späteres Stadium. Nukleolus ist schon vorhanden. Vergr. 2000.
Fig. 71, 72. Prophase und Metaphase der zweiten Teilung im Keimling. Vergr. 2000.

Druck von Ant. Kämpfe in Jena.