

*Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

## **Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Protophyten.**

Herausgegeben von Dr. BRUNO SCHUSSNIG.  
Privatdozent an der Universität Wien.

### **VII. Entwicklungsgeschichte, Phasenwechsel und Sexualität bei der Gattung *Ulothrix*.**

Von

**Ilse Gross** (Wien).

(Hierzu 20 Textfiguren.)

In den verflossenen 5 Jahren hat die Erforschung der Chlorophyceen ganz unerwartete Ergebnisse gezeitigt, die geeignet sind, unsere Vorstellungen über den Entwicklungsgang und die Sexualitätsverhältnisse dieser Algengruppe wesentlich zu modifizieren. War schon durch die Feststellung der Diploidie bei *Codium tomentosum* durch M. WILLIAMS (1925) ein grundsätzlich neuer Tatbestand gegeben, so bedeutete der Nachweis des Generationswechsels bei der Gattung *Cladophora* durch B. SCHUSSNIG (1928/29) und bei *Ulva* und *Enteromorpha* durch B. FÖYN und M. HARTMANN im Jahre 1929 einen ungeahnten Fortschritt auf diesem bis dahin brachliegenden Gebiete. Von M. HARTMANN und B. FÖYN stammen auch die Experimente, die eine Getrenntgeschlechtigkeit der Gametophyten von *Cladophora*, *Chaetomorpha*, *Ulva* und *Enteromorpha* aufgedeckt haben und B. SCHUSSNIG hat gezeigt, daß in Übereinstimmung mit dieser Diöcie bei *Cladophora Suhriana* ein Heterochromosom auftritt, deren Verteilung auf die Gametophytenkerne zugunsten einer genotypischen Aufteilung der Geschlechter spricht. Das Auffallende an allen diesen Resultaten ist, daß mit Ausnahme von *Codium*, bei welchem

die Befruchtung anisogam ist, alle anderen hier aufgezählten Gattungen isogame Befruchtung aufweisen. Wenn man die Abstufung des Sexualaktes als einen Gradmesser für die relative Entwicklungshöhe eines Organismus nimmt, so mußte es unbedingt auffallen, daß auf Grund dieser neueren Forschungen ein Parallelismus zwischen der entwicklungsgeschichtlichen Höhe des Befruchtungsaktes und den Entwicklungsstufen des Phasenwechsels bei den Chlorophyceen offenbar nicht besteht. Die Divergenz zwischen diesen beiden phylogenetischen Gradmessern fortschreitender Differenzierung wird noch offensichtlicher, wenn man an *Coleochaete* und *Chara* denkt, welche Gattungen zwar oogam sind, trotzdem aber ihre Ontogenese bloß in der Haplophase durchlaufen. Es war daher ein Bedürfnis, das Verhalten des Phasenverlaufes bei einer Form zu untersuchen, die eine möglichst tiefe Stellung innerhalb des Chlorophyceensystems einnimmt. Aus einer Untersuchung von L. KURSSANOW und N. M. SCHEMAKHANOWA wissen wir, daß das zu den Protococcalen gehörende *Chlorochytrium Lemnae* ein Haplobiont, mit allerdings lange persistierender Diplophase ist. Ob alle Protococcalen sich ähnlich verhalten, muß allerdings durch weitere Untersuchungen erwiesen werden. So lag zunächst der Schwerpunkt dieser Frage in dem Anfangsglied der Ulothrichalenreihe, weshalb mir Herr Doz. Dr. B. SCHUSSNIG die Anregung gab, die Gattung *Ulothrix* von diesem Gesichtspunkt aus zu prüfen. Meine Aufgabe wurde auf folgende drei Hauptfragen abgegrenzt: Es war zu prüfen:

1. an welcher Stelle der ontogenetischen Entwicklung die Reduktionsteilung erfolgt;
2. wie der Phasenwechsel bei dieser Gattung abläuft, und
3. ob und welcher Art eine physiologische Differenzierung zwischen den Gameten und den sie erzeugenden Fäden vorhanden ist.

Die Ergebnisse dieser Untersuchungen bilden nun den Gegenstand des vorliegenden Berichtes. Außerdem haben sich im Laufe meiner Arbeit bei den Kulturversuchen, die meines Wissens bisher niemals recht gelungen sind, eine Reihe interessanter Details ergeben, die ich hier ebenfalls mitteilen werde.

Von dem Material, das mir zur Verfügung stand, habe ich hauptsächlich *Ulothrix zonata* benützt, die wegen ihrer bedeutenderen Größe und besseren Färbbarkeit für morphologische und cytologische Untersuchungen besonders geeignet ist; für die experimentelle Arbeit wurde außerdem eine andere Art verwendet, weil mir davon größere Mengen zugänglich waren. Diese zweite Art stimmt mit

keiner in den Bestimmungsbüchern angegebenen Art vollkommen überein. Am ehesten kann man sie als *Ulothrix oscillarina* (nach PASCHER, Süßwasserflora, 3. Bd) ansprechen, obwohl PASCHER für diese Art zwei Pyrenoide angibt, was für die verwendete Form nicht zutrifft.

Beide Arten verhalten sich gleich in der Zeit des Auftretens, in der Art des Vorkommens, des Wachstums, der Fortpflanzung usw. Sie kommen auch an denselben Standorten vor, manchmal direkt vermischt. Sie sind schon im lebenden Zustand leicht dadurch voneinander zu unterscheiden, daß *Ulothrix zonata* durchschnittlich eine bedeutend größere Fadenbreite aufweist. Die Fadenbreite ist auch

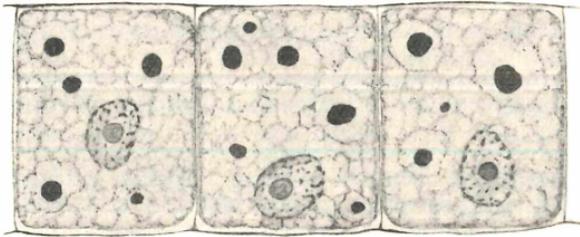
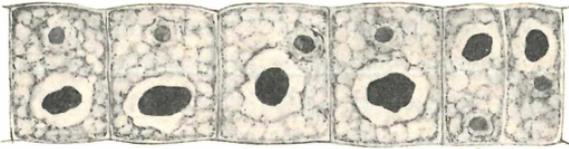


Fig. 1.

*Ulothrix oscillarina* nur ein Pyrenoid besitzt, während man bei *Ulothrix zonata* 3, 4 und mehr finden kann (Fig. 1).

Das Material stammt zum Teil aus dem Halterbach bei Hütteldorf, nahe seiner Mündung in den Wienfluß, zum Teil aus verschiedenen Stellen des Wienflusses selbst.

Die Literatur über die Entwicklungsgeschichte und Biologie der Gattung *Ulothrix* ist nicht sehr umfangreich; in erster Linie kommen dafür zwei Arbeiten in Betracht, und zwar eine von A. DODEL aus dem Jahre 1876, die den Titel „Die Kraushaaralge *Ulothrix zonata*“ führt, und eine zweite, 20 Jahre später erschienen, von G. KLEBS in seinem bekannten Werk „Die Bedingungen der Fortpflanzung bei Algen und Pilzen“; ferner Arbeiten von N. WILLE: „Om udviklingen af *Ulothrix flacc*“. KUETZ., 1912, B. SCHUSSNIG: „Die mitotische Kernteilung bei *Ulothrix zonata* KUETZING, 1930“.

innerhalb ein und derselben Art sehr verschieden, sie beträgt bei der von mir untersuchten *Ulothrix zonata* bis zu 46  $\mu$ , bei *Ulothrix oscillarina* bis 20  $\mu$ . Bei beiden Arten gibt es von dieser größten Breite alle Übergänge bis zu ganz schmalen Fäden von 8—9  $\mu$ .

Im gefärbten Zustand fällt außerdem noch sofort auf, daß

Zu dem von A. DODEL und G. KLEBS geschilderten Verhalten von *Ulothrix zonata* Temperatur und Feuchtigkeit gegenüber, sowie ihren Berichten über Standort, Art und Zeit ihres Vorkommens habe ich nicht viel hinzuzufügen. Einige Beobachtungen möchte ich anführen, weil sie mit A. DODEL's und G. KLEBS' Ausführungen nicht vollkommen übereinstimmen:

Beide geben an, daß *Ulothrix* im Frühjahr und Herbst zwar eine Zeit des üppigsten Wachstums zu verzeichnen hat, daß sie sich jedoch das ganze Jahr hindurch — auch während der Sommermonate — hält. Ich habe im Juli und August 1929, nachdem im Halterbach und Wienfluß jede Spur von *Ulothrix* trotz des vorangehenden massenhaften Vorkommens verschwunden war, alle Brunnen und Bäche, die mir im Salzkammergut, Südtirol (Dolomiten), Adamello, Bernina und Engadin unterkamen, auf *Ulothrix* untersucht und nicht einen einzigen Faden zu Gesicht bekommen, obwohl eine große Anzahl von Quellen und Bächen darunter waren, deren Temperatur ein *Ulothrix*-Vorkommen sehr gut ermöglicht hätten. Auch im Sommer 1930 ist seit Mai jede Spur von *Ulothrix* aus dem Halterbach und Wienfluß verschwunden. Ich kann nicht entscheiden, ob das Erhaltenbleiben über den Sommer, wie es G. KLEBS und A. DODEL angeben, für manche Standorte als Regel angesehen werden kann, oder ob ihre Beobachtungen sich auf einen Standort bezogen, wo dieses Bestehenbleiben über die heiße Jahreszeit nur ausnahmsweise festgestellt werden konnte.

In Watten habe ich *Ulothrix* nur ein einziges Mal gefunden, und zwar im Haringgraben bei Tragöß am Fuße des Hochschwab (Steiermark), sonst immer nur in der bekannten Weise, Steine und Holzstücke überziehend am Bachrand oder nahe der Wasseroberfläche, selten in größerer Tiefe.

Noch eine andere Beobachtung deckt sich nicht mit den Angaben von G. KLEBS: Sie betrifft die Abhängigkeit des Auftretens der Gameten von einer bestimmten Jahreszeit, worauf ich in einem späteren Zusammenhange zu sprechen komme.

### **Kulturversuche mit *Ulothrix zonata* und *U. oscillarina*.**

Um ständig Material zur Verfügung zu haben und mit ihm experimentell arbeiten zu können, sah ich mich genötigt, die Bedingungen zu finden, unter denen eine Kultivierung von *Ulothrix* gelingt, ohne daß es zu krankhaften Entartungen kommt. KLEBS gibt in seinen Untersuchungen an, daß ihm alle diesbezüglichen

Versuche, die er mit verschiedenen Nährlösungen und auf mancherlei Art machte, mißlingen, die Kulturen gingen immer in einigen Wochen ein.

Meine anfangs angestellten Versuche mit Nährlösungen führten mich auch zu keinem Ziel, erst als ich zur Anwendung von Agar-Nährböden überging, erzielte ich brauchbare Resultate. Ich versuchte es mit verschiedenen Agararten (BENECKE, WAGNER, MAINX). Die besten Erfolge erzielte ich mit *Volvox*-Agar nach MAINX<sup>1)</sup>, besonders bei *Ulothrix zonata*, deren Kultivierung leichter gelingt als die von *Ulothrix oscillarina*.

Die wichtigsten Vorbedingungen für das Gedeihen der Kulturen sind starkes Licht und eine Temperatur von höchstens 10° C. Die zahlreichen Mißerfolge, die ich im Herbst 1929, als ich mit dem Kultivieren begann, mit dem auf Agar gezogenen Material hatte, glaube ich jetzt alle auf zu hohe Temperatur zurückführen zu können. Andererseits ging eine auf Steinen festsitzende Kultur ein, die ich im fließenden Wasser knapp unter der Oberfläche hielt, was bestimmt seinen Grund darin hatte, daß die 50 kerzige Lampe, die ich zu ihrer Beleuchtung verwendete, zu schwach war. Wirklich gut gediehen sind nur einige Kulturen von *Ulothrix zonata*, und zwar nur während einer Zeit, in der es mir möglich war, die Temperatur im Kulturraum konstant auf 8—10° zu erhalten. Gegen den Sommer zu, wo ich diese Bedingungen nicht mehr erfüllen konnte, gingen sämtliche Kulturen mit Ausnahme der Zygoten ein.

Für die Beleuchtung stand mir eine gasgefüllte Vertex 500 Watt Lampe zur Verfügung, die in einem Abstand von ungefähr einem Meter über den Kulturen angebracht war. Zwischen diesen und der Lampe befand sich eine Kühlung, die aus einer beständig von kaltem Wasser überspülten Glasplatte bestand und die Wärmestrahlen, die von der Lampe ausgingen, abhielt. Ich ließ die Lampe täglich 12 Stunden brennen, von 12h nachts bis 12h mittags. Diese Verschiebung von Tag und Nacht hat nur den Zweck der größeren Bequemlichkeit beim Beobachten von Vorgängen, die normalerweise in der Nacht erfolgen und es hat sich gezeigt, daß sich die verschiedensten Algen, die gleichzeitig unter denselben Bedingungen gezogen wurden, ohne weiteres dieser Veränderung anpassen.

<sup>1)</sup> 200 Teile destilliertes Wasser,  
 100 „ 0,05 Proz. KNO<sub>3</sub>,  
 30 „ Erdabkochung.

Der Agar wurde 1 proz hergestellt.

Wenn man *Ulothrix*-Fäden vom Freien auf Agar bringt, so reagieren sie meistens mit sofortigem lebhaftem Ausschwärmen und der Bildung neuer Schwärmer in bisher vegetativen Zellen. Hier liegt auch eine der Schwierigkeiten für das Kultivieren: Die Schwärmer haben im Niederschlagswasser auf der Agaroberfläche nur eine sehr beschränkte Möglichkeit, vom Mutterfaden wegzuschwimmen. Sie schlagen wohl mit den Geißeln, können aber normalerweise über den schmalen Saum von Flüssigkeit nicht hinaus, der die Fäden meistens umgibt und setzen sich frühzeitig fest. Die Folge davon ist, daß die Schwärmer in dichter, geschlossener Reihe um den Mutterfaden herum gruppiert sind und auch in einem so dichten Bestand auskeimen. Sie stehen sich gegenseitig im Weg und gedeihen an solchen Stellen nur sehr kümmerlich.

Gelingt es, die Schwärmer auszubreiten, so wachsen sie unter den oben angegebenen Voraussetzungen und unter der weiteren Voraussetzung, daß man die Diatomeen, von denen *Ulothrix* immer begleitet ist, nicht zu sehr aufkommen läßt, durchaus normal. Die Länge der Fäden nimmt rasch zu (die Zellen vermehren sich anfangs oft um das Doppelte im Tag), und zeigen bald das charakteristische Bild, das schnell wachsende Fäden auf Agar immer zeigen: Sie liegen parallel zu breiten Strängen angeordnet und ziehen in eng geschlängelten Linien über die Agaroberfläche hin. Je rascher das Wachstum vor sich geht, desto enger und größer werden infolge der fortwährenden Einschiebung neuer Zellen die Kurven, die die Fäden beschreiben. Gelegentlich wird das so stark, daß sie an der Innenseite der Kurve liegenden Fäden verdrängt werden, so daß sie sich an der Umbiegungsstelle von der Oberfläche des Nährbodens ablösen und an dieser Stelle absterben. Pflanzen, die auf diese Weise kultiviert werden, sind befähigt, sich durchaus normal zu vermehren, Zoosporen und zur entsprechenden Zeit auch Gameten zu bilden, deren Keimlinge bzw. Zygoten wieder eine gesunde Weiterentwicklung aufweisen.

Aus diesen Experimenten geht also hervor, daß es möglich ist, *Ulothrix*-Keimlinge bis zu fortpflanzungsfähigen Fäden zu ziehen und sie unter den oben angeführten Voraussetzungen scheinbar unbegrenzte Zeit gesund zu erhalten. Wie vorauszusehen, gelangen diese Kulturversuche nicht von vornherein. Es ist vielleicht nicht uninteressant, auch darüber etwas zu berichten. Auch als die Kulturen schon im besten Gedeihen waren, kam es zu unvorhergesehenen Zwischenfällen, denen einmal sämtliche, gelegentlich einige Kulturen zum Opfer fielen. So stieg einmal im Februar

die Temperatur auf 14—15° und hielt sich einige Zeit so. Die Folge davon waren Entartungserscheinungen der Fäden, die in allen Kulturen zu gleicher Zeit und auf die gleiche Weise auftraten. Einzelne Zellen rundeten sich gegen ihre Nachbarzellen hin ab oder wuchsen zu einem langen schlauchförmigen Gebilde aus, wobei sich viele aus dem Zellverband lösten, so daß die Fäden in lauter kurze Stücke zerfielen (Fig. 2).

Wenn ich Kulturen zu lange auf ein- und demselben Nährboden ließ, ohne sie zu übertragen, kam es zwar nicht zu einem Zerfall der Zellen, wohl aber zu ähnlichen Schlauchbildungen, wie den oben gezeigten, und zu einer Verzweigung der Fäden, die der Pflanze einen ganz fremden Habitus gaben. Dieser Fähigkeit zur Verzweigung bei einer sonst nur unverzweigt vorkommenden Art ist immerhin von Interesse, denn es könnte sich möglicherweise um eine Anpassungserscheinung handeln. Es ließe sich die Annahme verteidigen, daß bei Eintritt von Nahrungsmangel die Alge mittels Zweigbildung ihre Oberfläche vergrößert, um so zu nährstoffreicheren Stellen des Substrates zu gelangen (Fig. 3).

Trotzdem bildeten die benachbarten Zellen dieser entarteten Fadenabschnitte noch Schwärmer, die jedoch abnormal keimten, lange, oft verzweigte Rhizoide und lange, schmale Zellen bildeten, deren Protoplast auf einen Rest zusammengeschrumpft war. Diese Fäden hielten sich oft lange, haben jedoch ihre Fortpflanzungsfähigkeit eingebüßt.

Diese hier geschilderten Entartungserscheinungen ließen sich jedoch immer auf irgendwelche vermeidbare Ursachen zurückführen, so daß man heute die Bedingungen, unter denen *Ulothrix* auch in Versuchsräumen zum Gedeihen zu bringen ist, als erfüllbar bezeichnen kann.

Für das Gelingen einer derartigen Arbeit, wie der vorliegenden, ist es nicht unwichtig zu wissen, ob und unter welchen Voraussetzungen die Pflanze auf Einflüsse von außen mit Schwärmerbildung reagiert. Schon G. KLEBS hat in seinem Buch „Die Bedingungen der Fortpflanzung bei Algen und Pilzen“ darauf hingewiesen, „daß das ganze Verhalten der Alge der Annahme widerspricht, nach der irgendwelche inneren Gründe notwendig die ungeschlechtliche Fortpflanzung herbeiführen müßten. Die Gründe dafür lassen sich nicht scharf erkennen, es könnten dabei kleinere Schwankungen des Wasserzufflusses und damit verbundene kleinere Veränderungen des Luftgehaltes in Betracht kommen; es könnten sich damit Einflüsse von Lichtschwankungen, vielleicht auch von Temperaturschwankungen

verbinden, die zeitweilig in einer Anzahl von Fadenzellen die Zoosporenbildung veranlassen.“

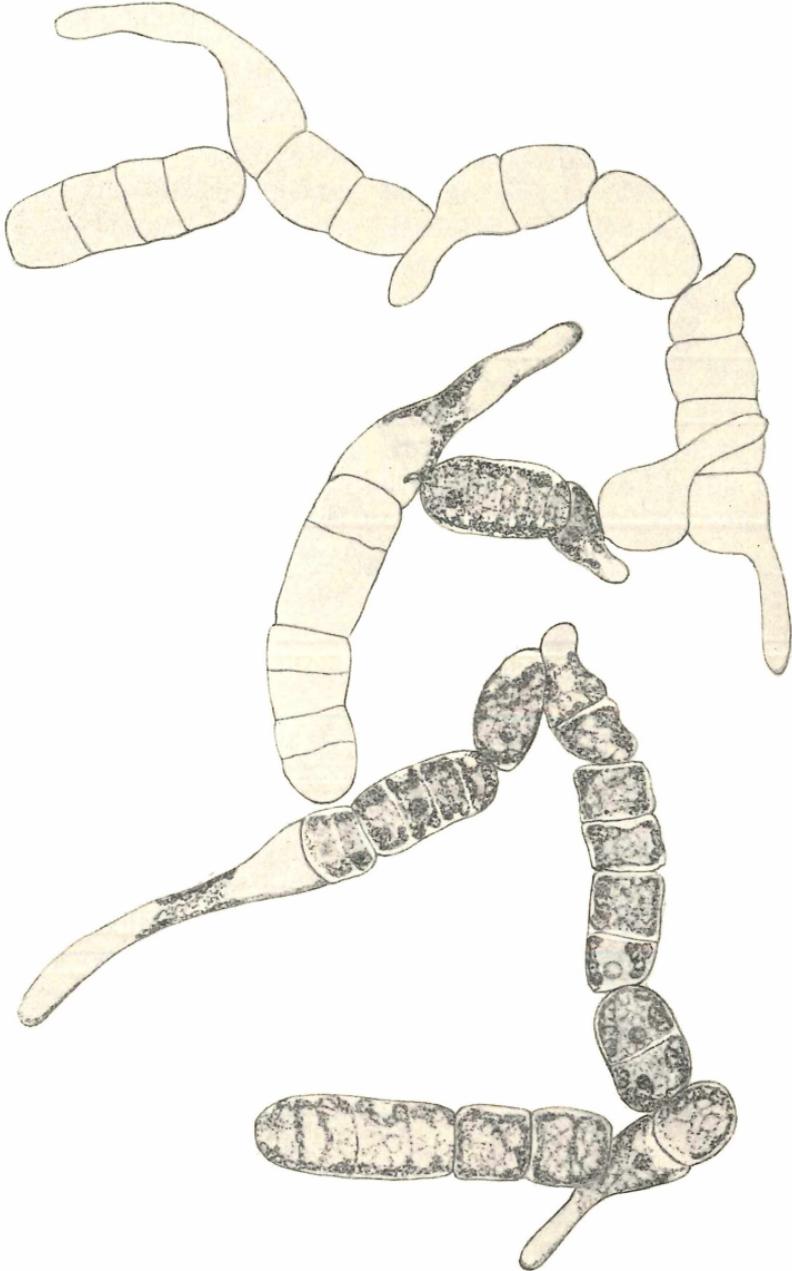


Fig. 2.

Die Kenntnis von der Wirkung dieser äußeren Reize auf die Pflanzen ist schon deshalb wichtig, weil beim Ausschwärmen die Fäden meist vollkommen aufgebraucht werden und das Wachstum

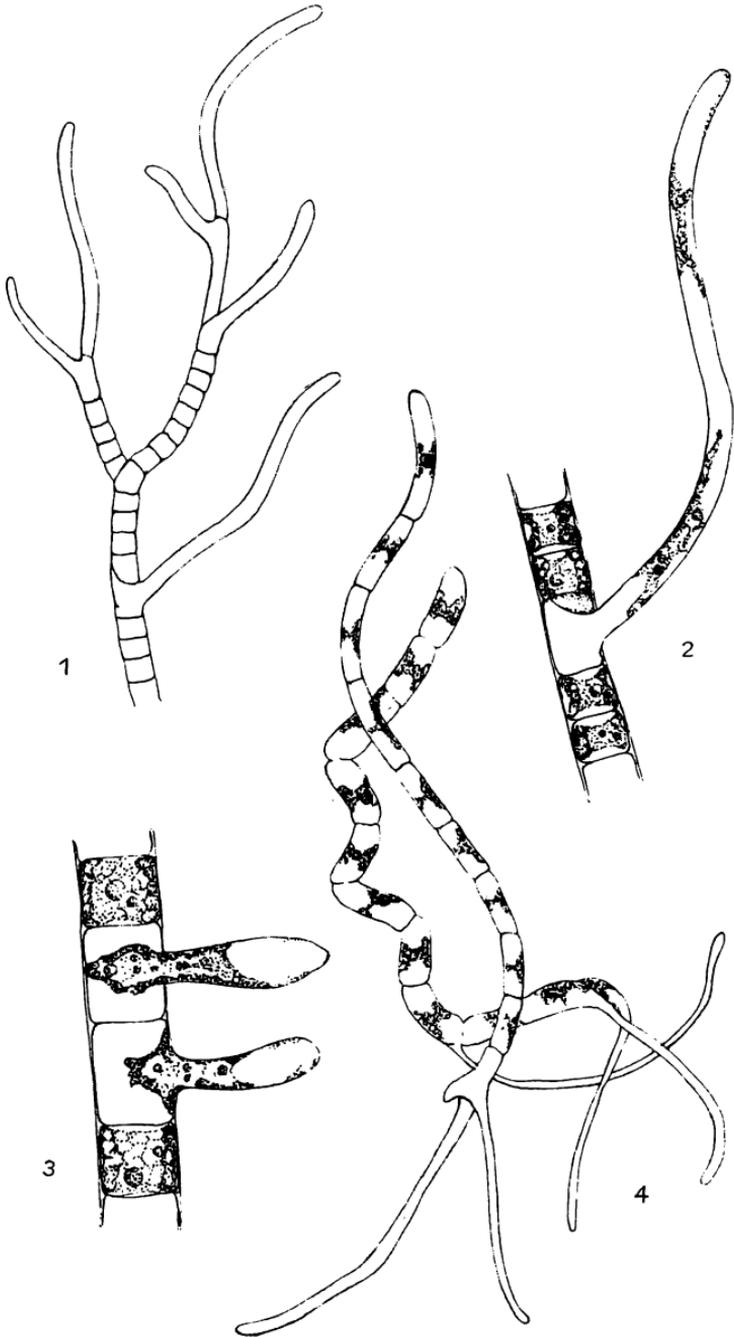


Fig. 3.

der Keimlinge bis zur Fortpflanzungsreife begreiflicherweise eine gewisse Zeit in Anspruch nimmt.

Ich habe bei meinen Kulturversuchen die Überzeugung gewonnen, daß man es tatsächlich bis zu einem gewissen Grade in der Hand

hat, Schwärmerbildung auszulösen bzw. zu vermeiden. Darin machten mich auch die im Freien angestellten Beobachtungen sicher, daß *Ulothrix*-Rasen, die in Bächen nahe der Wasseroberfläche wachsen, aus kurzen, meist nicht über 2—3 cm langen Fäden bestehen, während ich an tieferen Stellen zwar nicht immer, aber wiederholt Fäden von bedeutend größerer Länge gefunden habe. Es genügen eben wahrscheinlich die oben genannten Reize, zu denen es an der Oberfläche natürlich leichter kommt als in der Tiefe, um die Schwärmerbildung auszulösen. Dadurch erhalten sich diese Fäden auf einer konstanten, relativ geringen Länge.

Werden alle Einflüsse ausgeschaltet, dann wachsen die Fäden unbegrenzt in die Länge, ohne Schwärmer zu bilden.

Ich setzte am 15. Dezember eine Kultur an. Das Material war aus dem Wienfluß bei Preßbaum gesammelt. Wie zu erwarten war, schwärmten die Fäden sofort lebhaft aus, so daß nach ein paar Tagen von den alten Fäden fast nichts mehr zu sehen war. Die Schwärmer waren durchwegs Zoosporen und keimten sofort aus.

Die Kultur stand in einem Kulturraum, der zu dieser Zeit auf einer konstanten Temperatur von 10° erhalten werden konnte. Sie wurde, wie ich schon oben erwähnt habe, täglich 12 Stunden mit künstlichem Licht beleuchtet, war also keinen äußeren Veränderungen ausgesetzt.

So wuchsen die Fäden während der Zeit von 4—5 Wochen ständig in die Länge, ohne daß man irgendwelche Anzeichen von Schwärmerbildung sehen konnte und erreichten auf diese Art die relativ enorme Länge von 30—40 cm. Sie befanden sich dabei in tadellosem Zustand, die Zellen waren breit und ganz vom Chromatophor erfüllt. Am 18. Januar begann ich aus dieser Kultur Fäden zu isolieren. Ich gab sie zu diesem Zweck zuerst auf einen Objektträger in einen Tropfen Wasser, weil sich die Fäden auf diese Art leichter voneinander lösen lassen, dann erst auf eine neue Agarplatte. Die Fäden waren 2 Tage später voll von Schwärmern, die am Ende des 3. Tages nach der Übertragung fast zur Gänze ausgeschwärmt waren.

In der Stammkultur hatte sich während dieser Zeit nichts verändert. Erst als nach einer weiteren Woche die Temperatur plötzlich stieg, begann auch dieses Material lebhaft Schwärmer zu bilden, und zwar diesmal neben zahlreichen Zoosporen auch Gameten.

Aus diesen Beobachtungen geht hervor, daß man die Schwärmerbildung im allgemeinen wohl beeinflussen kann, und zwar mit Hilfe sehr einfacher Mittel. Dagegen hat man keinen Einfluß darauf,

welche Schwärmer zur Ausbildung gelangen. Schon KLEBS hat auf verschiedene Art versucht, Reize zu erzeugen, auf die die Pflanze mit Gametenbildung reagieren sollte, ohne irgendwelche Erfolge zu erzielen. Ich versuchte es mit: Einfrierenlassen und langsamem Auftauen nach einigen Tagen, Austrocknen und nachherigem Übergießen mit kaltem Wasser, Austrocknen und nachherigem Übertragen auf Agar, Übergießen von Agarkulturen mit Nährlösung.

Immer antwortete die Pflanze mit Bildung von Zoosporen. Daß im Januar in der früher beschriebenen Kultur Gameten auftraten, war gewiß nicht auf irgendeine Beeinflussung meinerseits zurückzuführen, denn ungefähr um dieselbe Zeit traten sowohl im Halterbach als auch im Wienfluß in beiden von mir gesammelten Arten Geschlechtspflanzen auf. Es weichen also meine Beobachtungen in dieser Beziehung etwas von denen, die G. KLEBS angestellt hat, ab, wenn er sagt, daß die Gametenbildung in keiner Weise an die Jahreszeit gebunden ist, sondern nur von zufälligen äußeren Einflüssen abhängig ist. Es scheint mir doch im zeitlichen Frühjahr eine deutliche Neigung zur Gametenbildung zu bestehen, wobei mich die Tatsache sehr unterstützt, daß ich in beiden Jahren meiner Beobachtung und bei beiden untersuchten Arten sowohl an allen natürlichen Standorten, als auch in den Kulturen dieselben Resultate erhalten habe, mit Ausnahme eines einzigen Males vor Weihnachten des zweiten Jahres (1929), wo ich einzelne Gameten beobachtet habe. Ich stimme in dieser Ansicht mit A. DODEL überein, der auch im Sommer, Herbst und Winter eine Reihe ungeschlechtlicher Generationen, im Frühjahr eine geschlechtliche Generation beobachtete, die Gameten und Zygoten bildete. Allerdings glaubt DODEL auf diese Beobachtungen hin einen Generationswechsel für *Ulothrix* annehmen zu können, was sich nach meinen cytologischen Untersuchungen, über die ich an späterer Stelle noch sprechen werde, als unrichtig erwiesen hat.

### Fortpflanzung und Sexualität.

Schon von A. DODEL und G. KLEBS wird angegeben, daß sich *Ulothrix* auf zweierlei Art fortpflanzt: Asexuell und sexuell. In DODEL's Arbeit werden Morphologie und Entwicklung der beiden Schwärmerarten einer eingehenden Betrachtung unterzogen. Er beschreibt viergeißelige Schwärmer, die sich ungeschlechtlich fortpflanzen und zweigeißelige, die in der Regel erst nach voran-

gegangener Copulation und darauf folgendem Ruhestadium wieder auskeimen und sich nur ausnahmsweise auch parthenogenetisch weiter entwickeln. G. KLEBS bestätigt die Angaben A. DODEL's, beschreibt aber außerdem noch eine dritte Art von Schwärmern, die er als „Microsporen“ bezeichnet. Sie sollen zwischen den beiden schon genannten Formen stehen, kleiner sein als die Zoosporen, größer als die Gameten, abwechselnd vier oder zwei Geißeln besitzen, eine andere, etwas stetigere Art der Fortbewegung haben als die Gameten und nicht copulieren.

Ich will gleich hier vorwegnehmen, daß ich diese letztere Art von Schwärmern in meinem Material nicht finden konnte. Es waren wohl Schwärmer zu beobachten, die der Größe nach zwischen den als normalgroß anzusprechenden Zoosporen und Gameten standen, ich konnte jedoch keinen Grund sehen, sie nicht trotzdem in diese beiden Gruppen einzureihen. Ich beobachtete bei zweigeißeligen Schwärmern immer Copulation, bei viergeißeligen ein normales Festsetzen und Auswachsen zu Fäden.

Die Arbeiten G. KLEBS und vor allem A. DODEL's bringen neben einigen widersprechenden Angaben eine übersichtliche Darstellung der Entwicklung von *Ulothrix zonata* vom Keimling bis zur Zoospore bzw. Gameten, sowie eine z. T. sehr ins Detail gehende Beschreibung des Verhaltens und der Morphologie dieser Schwärmer, weisen jedoch, abgesehen vom Fehlen jeglicher cytologischer Untersuchungen — DODEL arbeitete nur mit lebendem Material — mancherlei Lücken auf. Diese unvollständigen und z. T. unrichtigen Angaben beziehen sich auf Angaben über die Art des Herausmodellierens der Schwärmer, über deren Festsetzung und Auskeimung sowie auf die Beobachtung über die Gametencopulation.

Ich will mich in meinen Ausführungen der Hauptsache nach auf die Richtigstellung dieser Angaben, bzw. auf die Ergänzung der genannten Lücken beschränken. Außerdem muß ich Stellung nehmen zu den Arbeiten von C. CRAMER und von H. KNIEP „Die Sexualität bei niederen Pflanzen“. C. CRAMER hält ebenso wie A. DODEL, ohne mit isolierten Fäden gearbeitet zu haben, eine Paarung der Gameten desselben Fadens für wahrscheinlich, welche Annahme sich im Experiment nicht bestätigte. H. KNIEP wies darauf hin, daß bei *Ulothrix* — die Richtigkeit dieser Angaben C. CRAMER's und A. DODEL's vorausgesetzt — ebenso wie bei *Spirogyren* eine Geschlechtsverschiedenheit bestehe, die nicht genotypisch bestimmt sei. Er betont jedoch ausdrücklich, daß die Angaben

A. DODEL's und C. CRAMER's einer Nachprüfung bedürfen, ehe man mit Bestimmtheit diese Schlußfolgerung ziehen könne.

Bevor ich auf die Beschreibung der Schwärmerentwicklung eingehe, muß ich vorausschicken, daß meine Untersuchungen nicht wie bei A. DODEL nur an lebendem Material vorgenommen wurden,

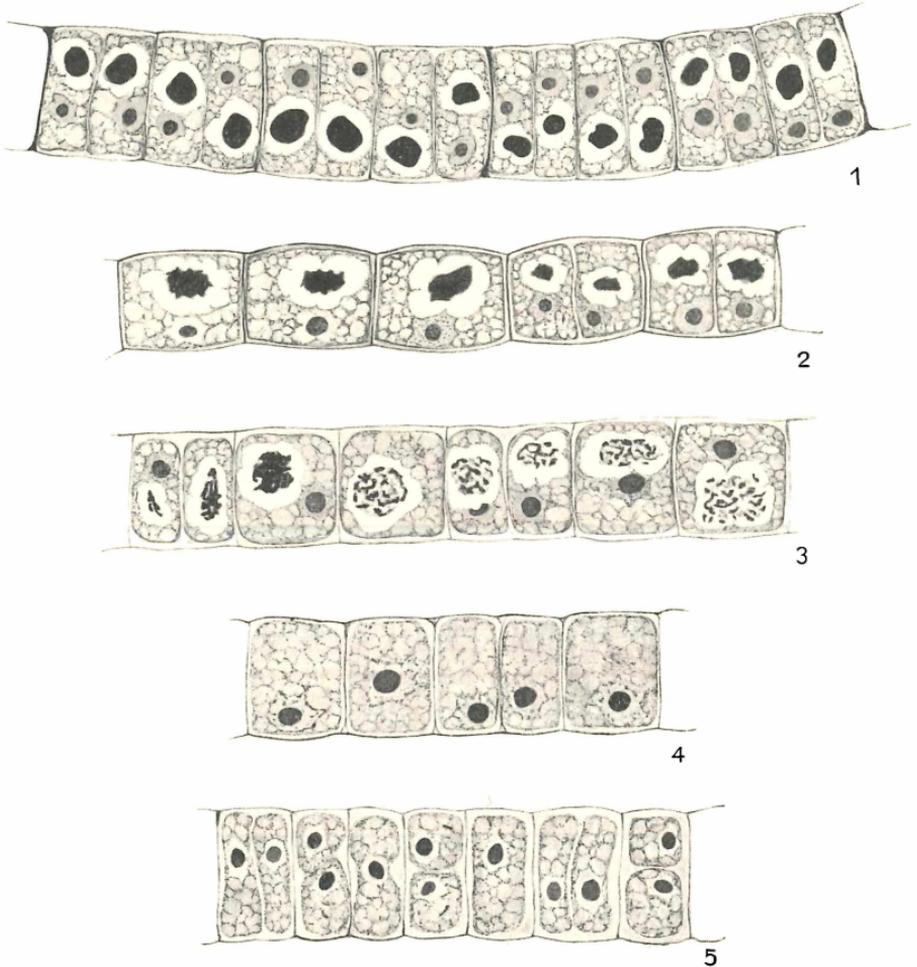


Fig. 4.

sondern auch an gefärbten Präparaten. Das Material wurde in heißem „Susa“-Gemisch nach HEIDENHAIN fixiert und nach der von B. SCHUSSNIG für Siphoneen ausgearbeiteten Methode mit Eisenhämatoxylin in toto gefärbt. Für die Zeichnungen sind geeignete Zellen aus verschiedenen Fäden genommen, worauf die Unterschiede in der Breite zurück zu führen sind. Alle Abbildungen stammen von *Ulothrix zonata*, mit Ausnahme von Fig. 4 und 8, die nach

*Ulothrix oscillarina* gezeichnet sind. Diese Form zeigt in allen wesentlichen Punkten denselben Verlauf bei der Schwärmerbildung wie *Ulothrix zonata*. Der einzige Unterschied besteht in dem Verhalten des Pyrenoides, das vor der Schwärmerbildung in kleine Stücke zerfällt (Fig. 4<sub>3</sub>) und sich im weiteren Verlaufe vollständig auflöst (Fig. 4<sub>4</sub>), so daß während der Teilungsvorgänge nichts davon zu sehen ist. Erst in den fertigen Schwärmern läßt sich wieder ein kleines Pyrenoid feststellen (Fig. 4<sub>5</sub>).

Um ein vollständiges Bild über die Vorgänge bei der Schwärmerentwicklung zu geben, ist es notwendig, mit der Beschreibung der ersten Teilungsstadien, die zur Schwärmerbildung führen, zu beginnen, weil gerade die Periode von der ersten Kernteilung bis zum Herausmodellieren der Schwärmer bisher wenig beachtet wurde und einer genaueren Beschreibung und bildlichen Darstellung bedarf.

Da die erste generative Teilung von der vegetativen Zellteilung nicht zu unterscheiden ist, wurde, um mit größerer Wahrscheinlichkeit auf generative Teilungen zu stoßen, nur Material benützt, das bei Tag fixiert worden war, denn die vegetative Teilung geht in der Nacht vor sich. Außerdem stammen Fig. 5<sub>2, 3, 4, 5</sub> durchwegs aus Fäden, die sich im Zustand der Schwärmerbildung befanden, so daß die Wahrscheinlichkeit, daß es sich auch hier um generative Teilungen handelt, sehr groß ist. Ein direkter Beweis des generativen Ursprungs läßt sich jedoch infolge der vollkommenen Gleichheit des ersten Zell- und Kernteilungsschrittes bei der vegetativen und generativen Teilung nicht bringen.

In Fig. 5 und 6 sind die einzelnen Teilungsschritte in fortlaufender Reihe dargestellt. Schon bei der ersten Teilung läßt sich beobachten, daß die Durchspaltung des Protoplasten nicht an ein bestimmtes Stadium gebunden ist. Fig. 5<sub>2</sub> u. <sub>3</sub> zeigen den Protoplasten schon deutlich gespalten, obwohl sich die Kerne erst im Zustand der Prophase befinden. Umgekehrt sieht man in Fig. 5<sub>7</sub> die Kerne bereits in der Anaphase, ohne daß die Protoplasten sich auch nur andeutungsweise mit geteilt hätten. Erst mit der Trennung der geteilten Kerne zeigt sich auch eine Einschnürung des Plasmas, dann jedoch immer. Fig. 5<sub>9</sub> u. 6<sub>11</sub>.

Es muß an dieser Stelle besonders hervorgehoben werden, daß die Teilung des Cytoplasten, sowohl beim ersten Teilungsschritt als auch bei den nachfolgenden als eine zentripetale Spaltung des Plasmas vor sich geht. Irgendwelche Beziehungen zum Kernteilungsprozeß, in zeitlicher und morphologischer Hinsicht, bestehen hier nicht, und zwar gilt das auch von der vegetativen Zellteilung.

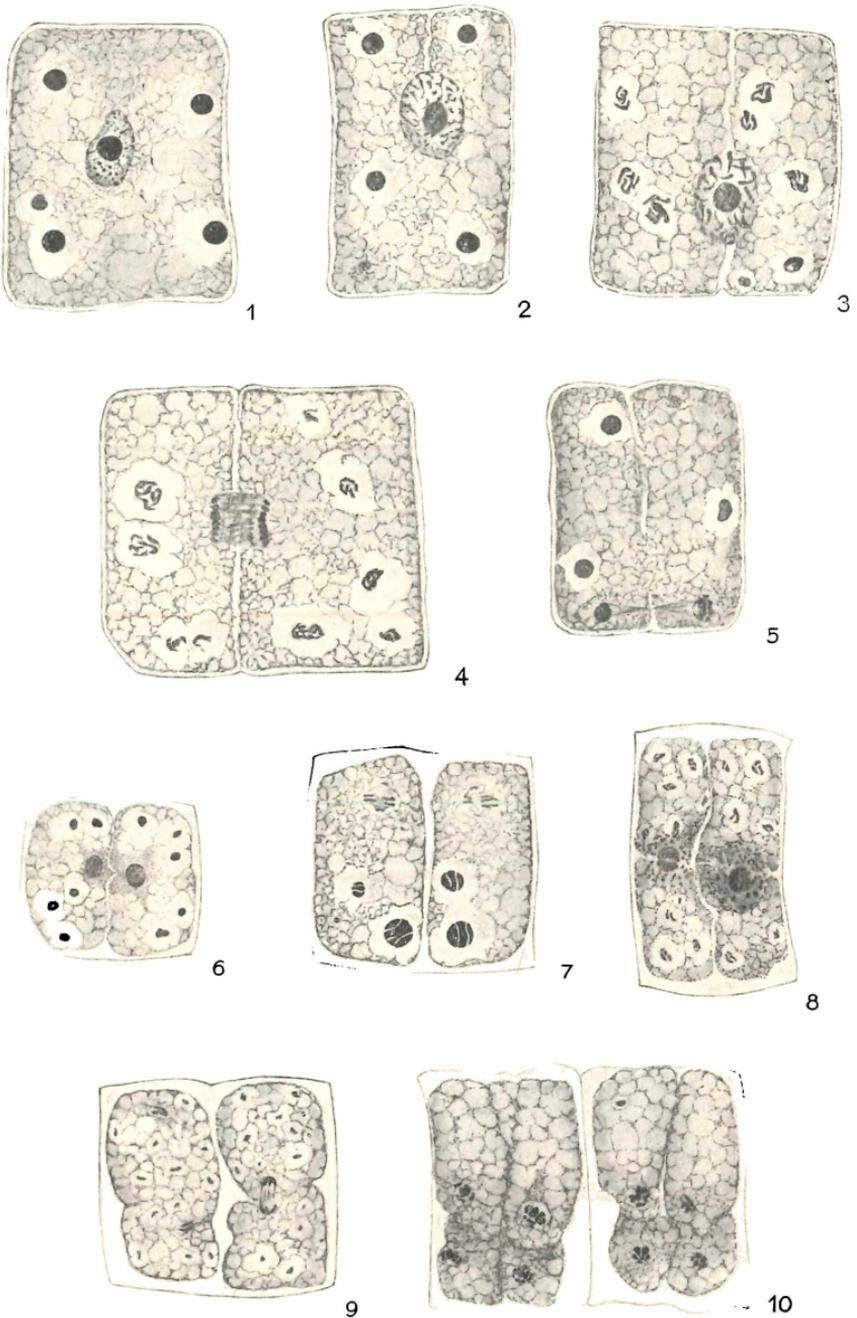


Fig. 5.

Die Ansicht von A. PASCHER und B. SCHUSSNIG, daß es sich bei der Zellteilung von *Ulothrix* um einen Vorgang handelt, der phylogenetisch von der Autosporenbildung des Protococcalentypus abzu-

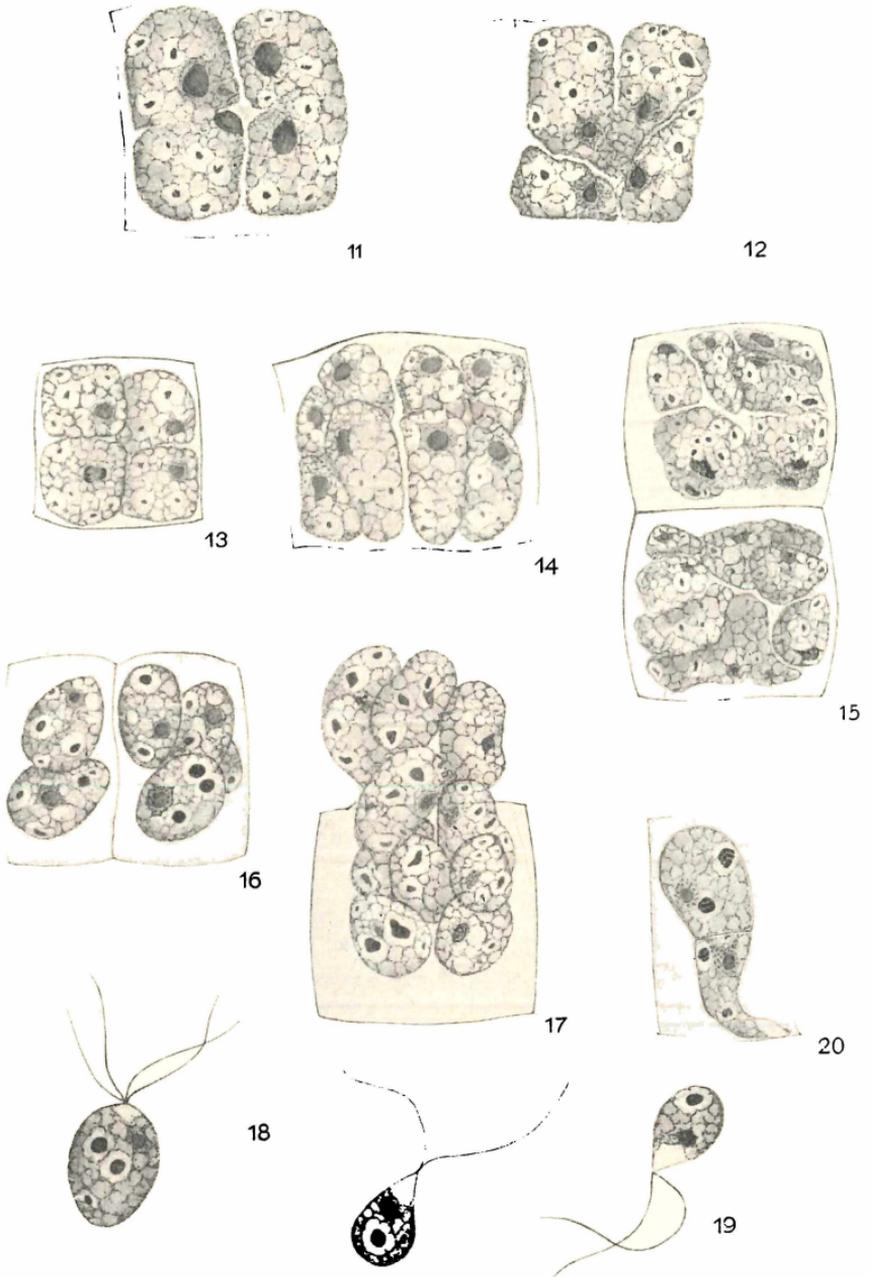


Fig. 6.

leiten ist, findet gerade in den feineren Modalitäten des Zellteilungsprozesses, wie ich sie immer wieder beobachten konnte, eine wesentliche Stütze.

Ein nochmaliges Teilen der Kerne ohne vorhergehende Plasma-spaltung kommt in der Regel nicht vor. Ein einziges Mal kamen mir zwei Zellen vor, deren Kerne sich anders verhielten (Fig. 7).

In der linken sieht man die beginnende Zerklüftung des Proto-plasten, in der rechten ist noch nicht einmal eine Andeutung davon zu beobachten, obwohl die vier Kerne schon vollkommen fertig sind.

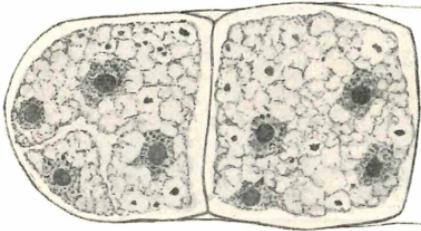


Fig. 7.

Aus Fig. 8 ist zu ersehen, daß in Zellen mit einer großen Anzahl von Schwärmern — hier sind es offenbar 64 — die Teilungsvorgänge nicht in der ganzen Mutterzelle gleich schnell vor sich gehen.

Die beiden Zeichnungen sind ein- und derselben Zelle bei verschiedener Einstellung entnommen. In der einen Hälfte der Zelle sind die Teilungsvorgänge schon deutlich weiter fortgeschritten als in der anderen, wie sich aus der Größe der um die Kerne gelagerten Plasmaballen leicht konstatieren läßt.

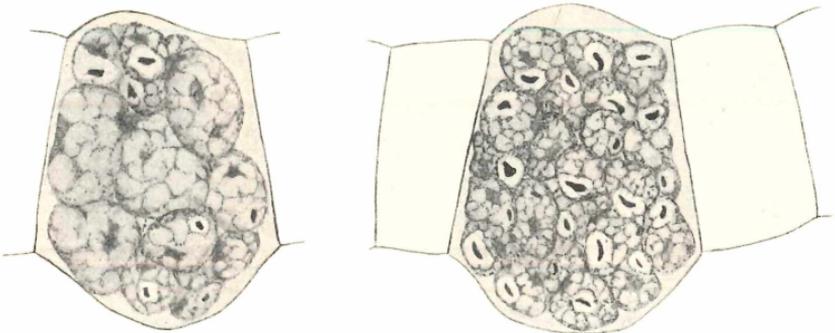


Fig. 8.

Trotz dieser hier erwähnten, nur einmalig beobachteten Ausnahme ist es unzweifelhaft für *Ulothrix zonata* die Regel, daß die Schwärmer, und zwar Gameten und Zoosporen, sukzedan entstehen. Widersprechende Angaben (vgl. E. STRASSBURGER) dürften darauf zurückzuführen sein, daß sich nicht alle Arten gleich verhalten und Beobachtungen an einer anderen Art zu falschen Verallgemeinerungen führten. Fig. 9 bringt ein Beispiel simultaner Schwärmerbildung.

Hier vermehren sich die Kerne erst bis zu einer bestimmten Zahl, dann erst beginnt sich das Plasma um die Kerne herumzuballen und abzukugeln. Wir haben es jedoch in diesem Falle weder mit *Ulothrix zonata* noch mit *U. oscillarina*, sondern mit einer dritten Art zu tun, die ich nicht näher bestimmen konnte.

Daraus geht jedenfalls hervor, daß innerhalb der Gattung *Ulothrix* bei verschiedenen Arten sowohl sukzedane als auch simultane Kernvermehrung vor der Schwärmerbildung vorkommen kann. Das ist von einem gewissen Interesse mit Rücksicht auf ähnliche Feststellungen, die L. GEITLER für einige Protococcaceen gemacht hat.

Die Teilungsebenen liegen, wie schon A. DODEL beobachtet hat, so, daß die erste normal, die zweite und dritte parallel zur Fadenachse, aber um 90° gegeneinander verdreht liegen. Aus Fig. 6<sub>11</sub> u. 14 sind diese Verhältnisse deutlich zu erkennen. Nur ausnahmsweise, und dann haben wir es immer mit besonders

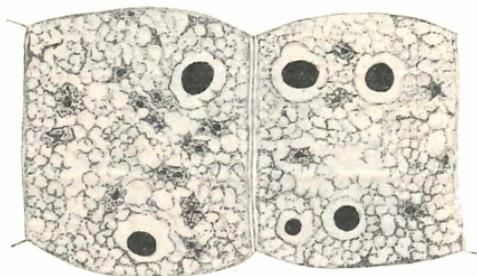


Fig. 9.

schmalen Fäden zu tun, geht die erste Teilungsebene durch die Längsachse (Fig. 4<sub>5</sub>).

Betreffs der Vorgänge bei der Kernteilung verweise ich auf die Arbeit von B. SCHUSSNIG, der seine Beobachtungen an demselben Material machte, auf das sich auch die vorliegende Arbeit stützt.

Es entstehen also die Schwärmer durch fortgesetzte Zweiteilung und zwar Gameten in gleicher Weise wie Zoosporen. In der Art der Ausbildung der beiden Schwärmer lassen sich keine prinzipiellen Unterschiede feststellen. Man hat jedoch durch die Zahl und Größe der in einer Zelle anzutreffenden Schwärmer einige Anhaltspunkte; die Zoosporen sind in der Regel in geringerer Zahl in den Mutterzellen enthalten und sind größer als die Gameten. Außerdem haben gametenführende Fäden immer eine gewisse Breite (bei *Ulothrix zonata* mindestens 24  $\mu$ ), die oft knapp vor der Entstehung der Gameten noch bedeutend zunimmt. Das tonnenförmige Aussehen vieler dieser Zellen geht auf den großen inneren Druck zurück (Fig. 8). Wenn in schmalen Fäden Schwärmer gebildet werden, sind es immer Zoosporen.

Häufig läßt sich besonders am lebenden Material konstatieren, daß die Schwärmer, wenn sie in genügender Zahl vorhanden sind, in der Mutterzelle in einer Hohlkugel angeordnet liegen, die an einer Stelle offen ist (Fig. 10).

Man kann wohl annehmen, daß alle Zellen potentiell die Fähigkeit besitzen, beiderlei Schwärmer zu bilden. Was dann schließlich den Ausschlag nach der einen oder anderen Seite gibt, kann man nicht ermitteln, solange es nicht gelingt, beide Vorgänge willkürlich hervorzurufen und eventuelle histologische Unterschiede zwischen den zweierlei Schwärmern nachzuweisen.



Fig. 10.

Leider ist es mir nicht gelungen mit Sicherheit festzustellen, bis zu welcher Höchstzahl die Zoosporen in einer Mutterzelle entstehen. A. DODEL gibt an, daß die ungeschlechtlich sich fortpflanzenden Schwärmer in der 1-, 2- und 4-Zahl in einer Zelle entstehen, selten vielleicht auch zu 8. Bei einer Zahl von 16 und mehr habe man es immer mit Gameten zu tun. In allen von mir untersuchten Fällen habe ich die Angaben DODEL'S bestätigt gefunden. Trotzdem scheint mir die Möglichkeit, von der auch

G. KLEBS spricht, daß mehr als acht Zoosporen in einer Mutterzelle entstehen, nicht völlig ausgeschlossen. Fig. 6<sub>17</sub> scheint diese Angabe zu bestätigen. Sie zeigt eben austretende Schwärmer, scheinbar 16 an der Zahl, die man nach Form und Größe für Zoosporen halten muß. Über die Ursache für die Verschiedenheit der Anzahl der Schwärmer in einer Mutterzelle ist es nicht möglich, etwas Endgültiges zu sagen. Soviel scheint mir gewiß zu sein, daß die größere Breite der Fäden nicht notwendigerweise eine größere Anzahl von Schwärmern mit sich bringt. Ich habe sehr oft in schmalen Fäden viele, wenn auch verhältnismäßig kleine Schwärmer angetroffen und umgekehrt in breiten Fäden wenige große. Es ist auch nicht ohne weiteres verständlich, wodurch auf ein- und demselben Nährboden die Breite der einzelnen Fäden so sehr schwankt. Nach Beobachtungen G. KLEBS, daß aus parthenogenetisch sich entwickelnden Gameten besonders schmale Fäden entstehen, liegt

die Annahme nahe, daß die Breite der Fäden von der Beschaffenheit der Schwärmer abhängig sei, aus denen sie hervorgegangen sind, eine Vermutung, die ich jedoch durch keinerlei Experimente belegen kann.

Der Vorgang des Ausschwärmens der Zoosporen und Gameten wurde von A. DODEL so eingehend beschrieben, daß seinen Darlegungen nichts mehr hinzuzufügen ist. Dagegen sind ihm Eigentümlichkeiten bei der Festsetzung und Auskeimung der Zoosporen entgangen. Er schreibt: „Die Makrozoosporen setzen sich — zur Ruhe kommend — mit dem vorderen hyalinen Ende fest, verlieren ihre Cilien und beginnen sofort zu keimen. Die kugelig-eiförmige Zelle erhält eine Cellulose-Membran und streckt sich nach zwei Richtungen derart, daß der vordere hyaline festsitzende Theil der Makrozoosporen alsbald ein wurzelartiges farbloses Haftorgan darstellt, während der hintere chlorophyllhaltige Theil der Zoospore allseitig in die Dicke und in die Länge wächst und den vegetativen assimilierenden oberen Theil des jungen Pflänzchens darstellt.“

Bereits G. KLEBS hat auf die Unrichtigkeit dieser Darstellung hingewiesen, er unterließ es jedoch, diesen Vorgang genauer zu beschreiben und durch Zeichnungen zu belegen. Fig. 11 zeigt eine Reihe von Bildern, um den Vorgang vom Schwärmen bis zum Festsetzen und Auskeimen der Zoosporen klarzulegen.

Wir können dabei beobachten, daß im ersten Stadium der Abrundung das vordere hyaline Ende des Schwärmers sich verbreitert (Fig. 11<sub>2</sub>), wobei der Chromatophor eine Spaltung erfährt, die im weiteren Verlauf immer tiefer greift. Der Schwärmer verkürzt sich in der Richtung der ursprünglichen Längsachse so sehr, daß diese allmählich zur Breitenachse wird und befindet sich während dieses ganzen Vorganges in einem Zustand metabolischer Bewegung (Fig. 11<sub>4, 5, 6</sub>). Schließlich wirft er die Geißeln ab und nimmt eine nierenförmige Gestalt an, deren Längsachse der früheren Breitenachse des Schwärmers entspricht. Am lebenden Material kann man beobachten, daß der Augenfleck schon zu Beginn der Abrundung an das dem Geißelpol gegenüberliegende Ende rückt und bis zur Auskeimung dort verbleibt (Fig. 12<sub>1-5</sub>).

Die Auskeimung erfolgt somit immer senkrecht zur ursprünglichen Längsachse der schwärmenden Zoospore (Fig. 11<sub>10</sub> und Fig. 12<sub>7</sub>), so daß also die Längsachse des neuen Fadens zu der des Schwärmers um 90° gedreht erscheint.

Das Vorkommen der Zoosporen und Gameten in den *Ulothrix*-Fäden ist kein völlig regelloses, es ließen sich vielmehr folgende Fälle beobachten:

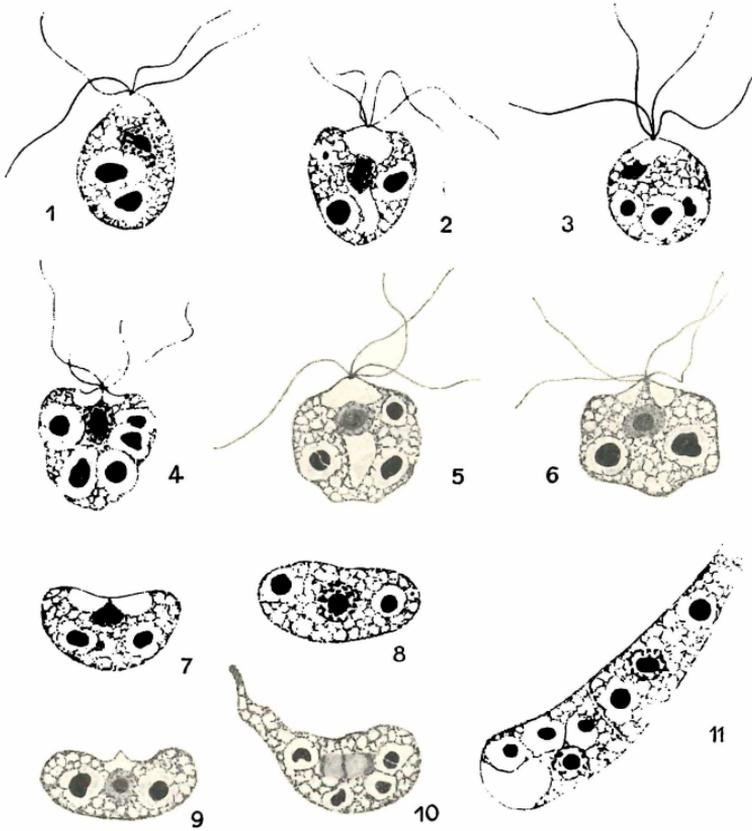


Fig. 11.

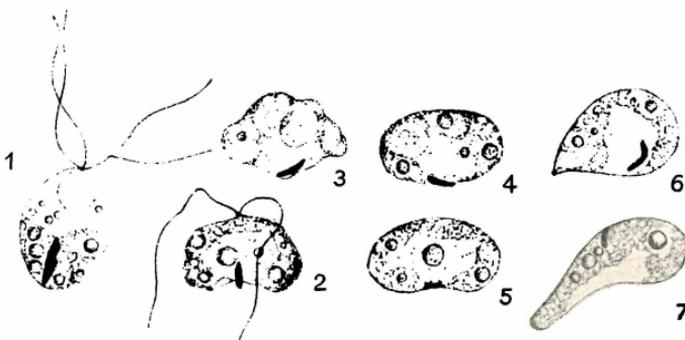


Fig. 12.

1. Fäden, die nur Zoosporen enthalten; es ist dies der häufigste Fall.

2. Fäden, die nur Gameten ausbilden. Diese beiden Arten von Fäden sind schon makroskopisch leicht auseinanderzuerkennen da-

durch, daß die reinen Gametenfäden im Schwärmerzustand meist eine starke schraubige Verdrehung aufweisen (Fig. 13).

3. Gibt es Fäden, und diese sind zu einer bestimmten Zeit ebenfalls sehr zahlreich, die sowohl Zoosporen als auch Gameten zur Ausbildung bringen. Man kann in diesen Fällen keine regelmäßige Anordnung der zoosporen- und gametenführenden Zellen erkennen, es liegen meist einige derselben Art nebeneinander, wechseln aber in einem langen Faden ganz unregelmäßig miteinander ab. Meistens kann man beobachten, daß an ein und demselben Faden die Zoosporen um 2—3 Tage früher ausschwärmen als die Gameten.

Dazu kommt noch eine weitere Differenzierung der Fäden. Um die Frage der Sexualität der Gameten zu untersuchen, habe ich Gametenfäden isoliert und konnte in allen daraufhin

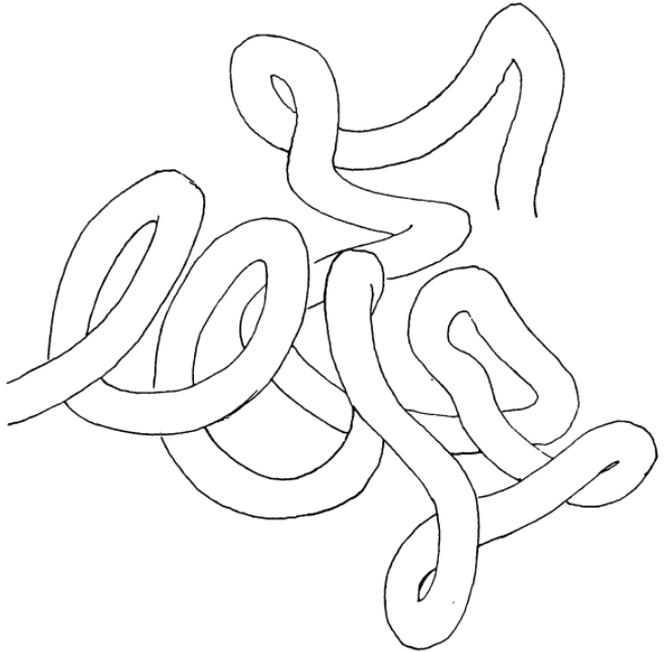


Fig. 13.

untersuchten Fäden keine Copulation der Gameten aus einem und demselben Faden beobachten. Diese Tatsache steht im Widerspruch mit den Beobachtungen C. CRAMER's und A. DODEL's, die wahrscheinlich darauf zurückzuführen sein dürfte, daß diese Forscher nicht mit isolierten Fäden gearbeitet haben. Bei C. CRAMER geht das direkt aus dem Text hervor. Aus DODEL's Arbeit ist über seine Methode dieser Untersuchungen nichts zu ersehen.

Das Verhalten von *Ulothrix* stimmt mit dem der Gametophyten von *Ulva* und *Enteromorpha* überein, worüber M. HARTMANN und B. FÖYN berichtet haben; nur war es mir nicht möglich, meine experimentellen Untersuchungen auf so breiter Basis anzustellen, wie es HARTMANN und FÖYN getan haben. Denn es fällt die hauptsächlichste Gametenperiode in den März, also in eine Zeit, in der die

Außentemperatur schon ziemlich hoch ist, man also das Material schwer auch nur einige Tage hindurch ganz gesund erhalten kann. Es sind außerdem die Gameten noch weitaus empfindlicher als die Zoosporen. Sie unterlassen oft das Ausschwärmen, obwohl man in der ganzen übrigen Pflanze nicht die geringste Veränderung feststellen kann.

Ich machte die Versuche teilweise so, daß ich zwei Fäden in einem Tropfen Wasser auf einen Objektträger brachte und diesen in eine feuchte Kammer stellte; teilweise legte ich je zwei Fäden möglichst nahe zusammen auf eine Agarplatte. Letzteres hat den Nachteil, daß die Fortbewegung der Gameten auch für geringe Entfernung sehr erschwert wird, ist aber insofern günstiger, als sich die Fäden leichter gesund erhalten lassen. Dazu kommt noch eine Schwierigkeit, nämlich die, daß die Gameten nicht mit derselben Sicherheit wie die Zoosporen auf das Übertragen aus fließendem in stehendes Wasser oder auf Agar mit Ausschwärmen reagieren. Es ist daher nicht oft vorgekommen, daß die beiden Fäden, die ich zusammengebracht hatte, auch zur selben Zeit schwärmten. Alle diese Schwierigkeiten machten es unmöglich, in der kurzen Zeit, in der die Gameten auftraten, eine größere Anzahl von Copulationsversuchen anzustellen, wie sie nötig wären, um die Getrenntgeschlechtigkeit mit absoluter Sicherheit zu begründen. In den ca. zehn Fällen, in denen das Experiment gelungen ist, konnte ich aber deutlich zwei verschiedene Resultate feststellen: In manchen Fällen hatten sich reichliche Zygoten gebildet, in anderen blieben die Gameten nebeneinander liegen, copulierten nicht und gingen nach einiger Zeit zugrunde.

Auf Grund dieser angeführten Ergebnisse läßt sich wohl mit großer Wahrscheinlichkeit annehmen, daß *Ulothrix zonata* und *Ulothrix oscillarina* diözische Pflanzen sind und daß sie geschlechtlich differenzierte, aber morphologisch vollkommen gleiche Gameten besitzen; und zwar nehme ich auf Grund meiner cytologischen Untersuchungen, bei denen ich die Reduktionsteilung in der Zygote feststellen konnte, eine genotypisch bestimmte Geschlechtsdifferenzierung an.

Die von H. KNIPE geäußerte Vermutung, daß es sich bei *Ulothrix* um eine phänotypische Geschlechtsdifferenzierung handelt, d. h. daß innerhalb desselben Fadens im Laufe der Entwicklung die einzelnen Zellen eine verschiedene Geschlechtstendenz erhalten, hat sich also auf Grund meiner Experimente nicht bestätigen lassen.

### Reduktionsteilung.

Für die völlige Kenntnis des Entwicklungsganges von *Ulothrix* war es unbedingt notwendig, sich Klarheit zu verschaffen über den Ort der Reduktionsteilung. Es bestanden dafür folgende Möglichkeiten:

1. Vor der Zoosporenbildung,
2. vor der Gametenbildung,
3. beim Auskeimen der Zygote.

Die cytologischen Untersuchungen ergaben, daß für *Ulothrix* der letztgenannte Fall zutrifft. Die erste Möglichkeit, wonach die Reduktionsteilung vor der Zoosporenbildung erfolgt, fiel von dem Augenblick an weg, als man erkannte, daß bei *Ulothrix* mehrere nur zoosporenbildende Generationen unmittelbar aufeinander folgen, ehe es wieder zu einer Gametenbildung kommt. Auch die Untersuchung der Kernteilung vor der Gametenbildung ergab ein negatives Resultat. Damit war die Frage nach dem Ort der Reduktionsteilung eigentlich schon entschieden. Der Vollständigkeit halber versuchte ich aber doch, in die Teilungsvorgänge der Zygote einen Einblick zu gewinnen.

Diese cytologischen Untersuchungen sind nicht nur schwierig dadurch, daß die mit einer dicken, stark färbbaren Membran umgebenen Zygoten samt ihrer Unterlage eingebettet und geschnitten werden müssen, sondern sind auch sehr zeitraubend, weil diese Zygoten normalerweise ein sehr langes — nach A. DODEL und G. KLEBS sind es 5—9 Monate — Ruhestadium durchmachen.

Ich muß es als einen besonderen Glücksfall ansehen, daß eine Anzahl von Zygoten, offenbar infolge der abnormen Bedingungen ohne vorhergehendes längeres Ruhestadium und noch vor Ausbildung der undurchsichtigen Membran zu keimen anfangen. Ich trachtete damals, die in einer Petrischale schwärmenden Gameten auf der Lichtseite der Schale auf mehreren Deckgläsern aufzufangen und erhielt auf diese Art in der Höhe der Wasseroberfläche einen feinen Streifen von Gameten in allen Stadien der Copulation. Nach ca. 24 Stunden fixierte und färbte ich das so gewonnene Material. Zu meinem Erstaunen machte ich dabei die Feststellung, daß die soeben entstandenen Zygoten statt wie sonst in ein Ruhestadium zu treten, bereits wieder zu keimen angefangen hatten, wie aus dem bestehenden Keimschlauch und aus dem Zustand des Kernes ersichtlich war. Die genaue Durchsicht dieser Präparate ergab folgende Resultate:

Gleich nach der Copulation, bezüglich deren Verlaufes ich wieder auf die Arbeit von DODEL verweise, nähern sich die beiden Kerne einander und verschmelzen (Fig. 14).

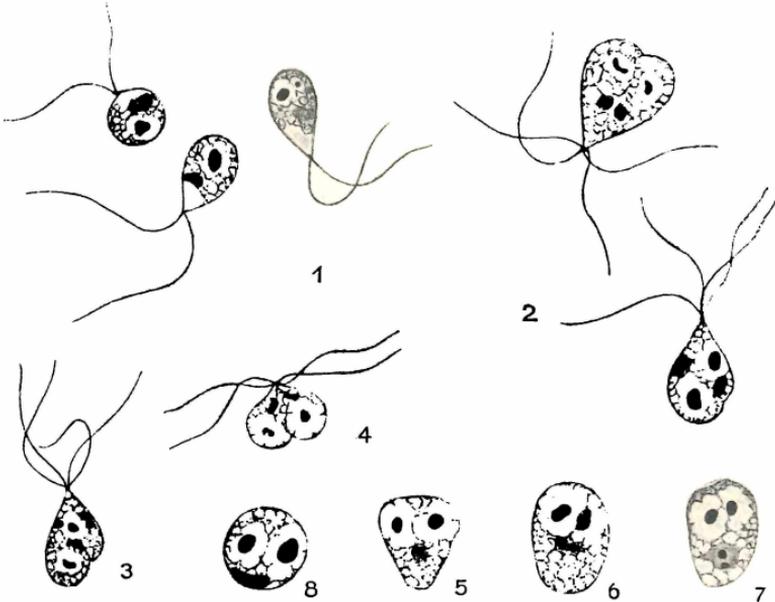


Fig. 14.

Im Syncaryon sind deutlich zwei Nucleolen sichtbar (Fig. 14 6, 7). Schon in A. DODEL'S Arbeit wird erwähnt, daß es gelegentlich vorkommt, daß drei Schwärmer miteinander copulieren. Interessant



Fig. 15.

ist dabei, daß es in diesem Fall auch zu einer Verschmelzung der drei Kerne kommt.

In Fig. 15 ist an den drei Nucleolen des Kernes deutlich zu ersehen, daß er ein Verschmelzungsprodukt dreier Gametenkerne darstellt.

Erwähnen möchte ich noch eine oft zu beobachtende Besonderheit bei der Copulation. Die in Fig. 16 wiedergegebenen Stadien, die nach lebendem Material gezeichnet sind, veranschaulichen diese Vorgänge. Zwei Gameten legen sich aneinander, verschmelzen jedoch nicht miteinander, sondern runden sich innerhalb einer feinen Membran, der anfangs noch von der Copulation her die vier Geißeln aufsitzen, gegeneinander ab. Die Membran wird allmählich stärker und kreisrund. Die innerhalb derselben befindlichen Gameten verändern zum Teil ihre Form, wobei nicht nur die Kerne, sondern

auch das Plasma säuberlich getrennt bleibt. Neben den Gameten kann man meistens einige kleine Körper beobachten, die stärker lichtbrechend sind. Eine Deutung dieses merkwürdigen Verhaltens weiß ich nicht zu geben. A. DODEL, dem dieser Vorgang ebenfalls



Fig. 16.

aufgefallen ist (Fig. 17), hält die die Schwärmer umgebende Membran für eine „Spezialumhüllungsblase zweier vereint schwärmender Zoosporen“.

Abgesehen davon, daß es nicht erklärlich wäre, wieso diesen Umhüllungsblasen die Geißeln aufsitzen, ist durch meine Beobachtung erwiesen, daß dieser Umschließung mit einer Membran zweifellos eine Copulation vorausgeht, während DODEL annimmt, daß die Schwärmer noch nicht geboren sind. Über das Schicksal dieser Zygoten — denn als solche muß man sie wohl bezeichnen — wie auch über die Bedeutung dieses geschilderten Vorganges kann ich leider nichts aussagen.



Fig. 17.

In den Zygoten, in denen es zur Kernverschmelzung gekommen war, setzte sehr bald die erste Kernteilung ein, die, wie aus den Abbildungen zu ersehen ist, eine Reduktionsteilung ist. Von den typischen Phasen konnte ich allerdings nur Diakinesen und zwar in verhältnismäßig großer Zahl finden (Fig. 18<sub>4, 5, 6</sub> und Fig. 19<sub>2, 3, 4</sub>), die infolge der geringen Chromosomenzahl (4) bei *Ulothrix* sehr deut-

lich zu erkennen sind, dagegen keine Synapsisstadien. Außerdem sah ich einige Prophasen, in Fig. 18<sub>1</sub> u. <sub>2</sub> frühe, in Fig. 19<sub>1</sub> eine



Fig. 18.



Fig. 19.

spätere, in der sich bereits die Gemini aus der Chromatinsubstanz heraus differenzieren. In Fig. 19<sub>2-4</sub> habe ich außerdem die Bilder von Diakinesen bei

stärkerer Vergrößerung gezeichnet und man sieht daher ganz deutlich die vier Chromosomenpaare.

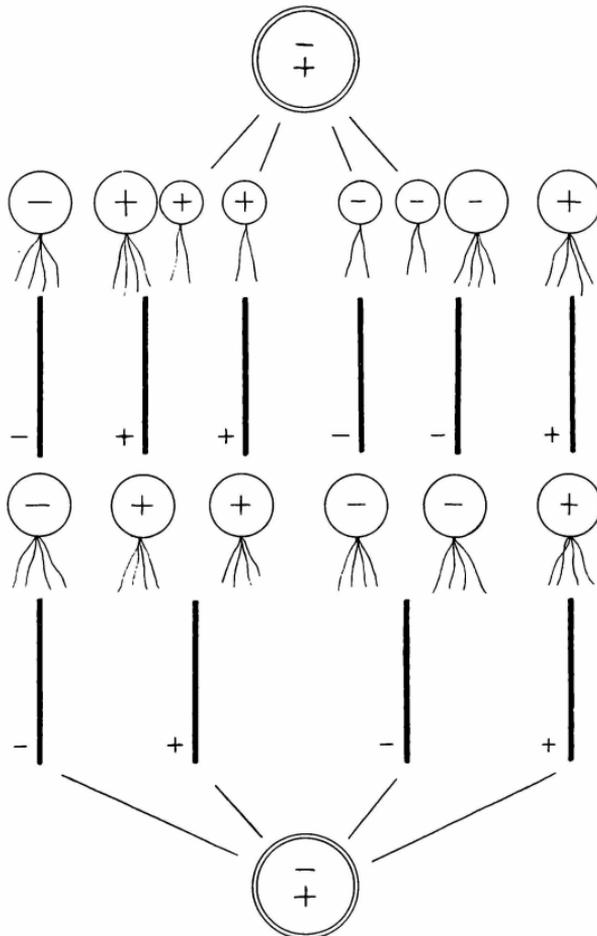


Fig. 20.

Dadurch, daß als Ort der Reduktionsteilung mit Sicherheit die erste Kernteilung bei der Zygotenkeimung festgestellt ist, sind die cytologischen Verhältnisse von *Ulothrix zonata* eindeutig bestimmt. Wir haben es mit einer Alge zu tun, die ihren haploiden Charakter während der ganzen Zeit ihrer ontogenetischen Entwicklung beibehält, außer während ihres Zygotenstadiums. Da wir wissen, daß dieses Stadium normalerweise

5—9 Monate dauert — auch in meinen Kulturen liegen die Zygoten seit 6 Monaten unverändert — können wir aus der Tatsache, daß im Herbst und Winter in der Regel keine Gameten auftreten, mit einiger Sicherheit schließen, daß die aus der Zygote hervorgehenden Fäden sich einige Generationen hindurch nur durch Zoosporen fortpflanzen.

Aus allen diesen Ergebnissen und der schon früher gemachten Feststellung, daß *Ulothrix zonata* eine diözische Pflanze ist, läßt sich das, ihre Entwicklung betreffende Schema (Fig. 20) aufstellen.

Aus diesem Schema ist nicht nur ersichtlich, welcherlei Fäden bei *Ulothrix* vorkommen, sondern auch wie ihr Vorkommen zeitlich verteilt ist: daß es eine Zeit gibt, in der nur reine Zoosporenfäden auftreten und eine solche, wo neben ihnen auch gametenführende Fäden zu verzeichnen sind. Demnach haben wir es bei *Ulothrix zonata* mit sechserlei konstitutionell verschiedenen Fäden zu tun, die morphologisch bis zur Schwärmerausbildung keine Unterschiede aufweisen:

1. Reine (+) Zoosporenfäden,
2. Reine (—) Zoosporenfäden,
3. Gemischte Fäden mit (+) Gameten,
4. Gemischte Fäden mit (—) Gameten,
5. Reine (+) Gametenfäden,
6. Reine (—) Gametenfäden.

### Zusammenfassung.

Wenn wir die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit noch einmal kurz zusammenfassen, so läßt sich folgendes sagen:

1. *Ulothrix zonata* weist trotz der isogamen Befruchtung eine physiologische Geschlechtsdifferenzierung auf.

2. Sie ist eine diözische Pflanze.

3. Da der Geschlechtscharakter genotypisch bestimmt ist und es dreierlei Fäden gibt, die mit dem Merkmal männlich und weiblich ausgestattet sind, besitzt *Ulothrix zonata* sechserlei verschiedene Fäden.

4. Die Reduktionsteilung geht in der ersten Kernteilung bei der Auskeimung der Zygote vor sich. Daher ist

5. *Ulothrix zonata* in allen ihren Entwicklungsstadien, mit Ausnahme der Zygote, haploid.

Zum Schlusse möchte ich noch Herrn Doz. Dr. SCHUSSNIG dafür, daß er mir diese Arbeit zuwies und mich dabei in jeder Beziehung förderte und unterstützte, meinen besonderen Dank aussprechen. Zu Dank verpflichtet bin ich auch Herrn Hofrat Prof. Dr. WETTSTEIN für die Überlassung eines Arbeitsplatzes in seinem Institut und für die zur Verfügung gestellten Institutsbehelfe.

### Literaturverzeichnis.

- COLLINS, F. S. (1905—09): The green Algae of North America.
- CHODAT, R. (1902): Algues vertes de la Suisse. Bern.
- CRAMER, C.: Über Entstehung und Paarung der Schwärmsporen bei *Ulothrix*.
- DODEL, A. (1876): Die Kraushaaralge *Ulothrix zonata*.
- FÖYN, B. (1929): Vorläufige Mitteilungen über die Sexualität und den Generationswechsel von *Cladophora* und *Ulva*. Ber. d. deutsch. bot. Ges. Heft 7.
- GEITLER, L. (1924): Die Entwicklungsgeschichte von *Sorastrum spinulosum* und die Phylogenie der *Protococcales*. Arch. f. Protistenk.
- HANSGIRG, A.: Grundzüge der Algenflora in Niederösterreich.
- HARTMANN, M. (1929): Untersuchungen über die Sexualität und den Generationswechsel von *Chaetomorpha* und *Enteromorpha*. Ber. d. deutsch. bot. Ges.
- KLEBS, G. (1896): Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen.
- KNIEP, H. (1928): Die Sexualität der niederen Pflanzen.
- KUETZING, F. T. (1850—52): *Tabulae Phycologicae*. Vol. 2.
- LINDAU, G. (1914): Die Algen II in Kryptogamenflora für Anfänger. IV.
- OLTMANN, F. (1923): Morphologie und Biologie der Algen.
- PASCHER, A. (1914): Die Süßwasserflora, Chlorophyceae. III.
- (1914): Beziehungen zwischen Flagellaten und Algen. Ber. d. deutsch. bot. Ges.
- PRINTZ, H. (1927): Chlorophyceae. In EUGLER-PRANTL 2. Aufl.
- SCHUSSNIG, B. (1915): Über einige neue und seltene Chlorophyceen der Adria. Sitz.-Ber. Ak. Wiss. Bd. 124. Wien.
- (1928): Zur Entwicklungsgeschichte der Siphoneen. Ber. d. deutsch. bot. Ges.
- (1929): 2. Mitteilung. Ibid.
- (1928): Die Reduktionsteilung bei *Cladophora glomerata*. Österr. bot. Zeitschr. Bd. 77.
- : Der Generations- und Phasenwechsel bei den Chlorophyceen. Österr. bot. Zeitschr. Jahrg. 79 Heft 10.
- (1930): Die mitotische Kernteilung bei *Ulothrix zonata* KUETZING. Zeitschr. f. Zellforsch. und mikr. Anat. Bd. 10 Heft 4.
- DE TONI, G. B. (1889): *Sylloge Algarum*. Vol. 1.
- STRASBURGER, E.: Zellbildung und Zellteilung.
- WETTSTEIN, R. (1927): Handbuch der systematischen Botanik. 3. Aufl.
- WILLE, N. (1912): Om udviklingen af *Ulothrix flaccida* KUETZ. Svensk bot. Tidskrift Vol. 6.
- WILLIAMS, M. (1925): The Cytology of the Gametangia of *Codium tomentosum*. Proc. Linn. Soc. New South Wales Vol. 50,
- WOLLE, F. (1887): Fresh Water Algae of the United States.

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Archiv für Protistenkunde](#)

Jahr/Year: 1931

Band/Volume: [73\\_1931](#)

Autor(en)/Author(s): Gross I.

Artikel/Article: [VII. Entwicklungsgeschichte, Phasenwechsel und Sexualität hei der Gattung Ulothrix 206-234](#)