

(Aus dem Kaiser-Wilhelm-Institut für Biologie, Berlin-Dahlem.)

Untersuchungen über die Sexualität von *Ectocarpus siliculosus*.

Von

M. Hartmann.

(Hierzu 4 Textfiguren und 10 Tabellen.)

Inhaltsübersicht.

	Seite
1. Einleitung	110
2. Material, Untersuchungsmethoden und Kultur	112
a) Material	112
b) Untersuchungsmethoden	113
c) Kultur	116
3. Die Getrenntgeschlechtlichkeit (Diözie) von <i>Ectocarpus siliculosus</i>	120
a) Das Vorkommen zweier geschlechtlich verschiedener Sorten von Pflanzen	120
b) Das geschlechtlich verschiedene Verhalten der männlichen und weiblichen Gameten	128
4. Kopulationsbedingende Faktoren	133
5. Die verschiedene Stärke der männlichen und weiblichen Gametensorten	136
6. Relative Sexualität	138
7. Die Art der Geschlechtsbestimmung von <i>Ectocarpus</i>	146
8. Zur Kritik der relativen Sexualität	148
9. Zusammenfassung	152
10. Literaturverzeichnis	153

1. Einleitung.

Die Untersuchungen über die relative Sexualität bei *Ectocarpus siliculosus* aus Neapel im Jahre 1925, über die nur in einer kurzen Mitteilung im Biologischen Zentralblatt berichtet worden ist (HARTMANN, 1925), wurden im darauffolgenden Frühjahr an einem weit

umfangreicheren Material wiederholt und dabei vor allen Dingen der mögliche Einwand, daß eine versteckte Monözie vorliegen könnte, eingehend geprüft. Zugleich wurden Kulturversuche unternommen mit verschiedenen Zusätzen zum Seewasser, um die Frage nach dem Modus der Geschlechtsbestimmung experimentell lösen zu können. Die Kulturversuche hat dann Herr Dr. HÄMMERLING mit den inzwischen erarbeiteten besseren Methoden im Frühjahr 1927 wiederholt, und außerdem war es ihm gelungen, die einzelnen Gametensorten durch Vitalfärbung kenntlich zu machen, was schon 1926 vergeblich versucht worden war. Mein Mitarbeiter FÖYN hat im Frühjahr 1930 nochmals die Frage der Sexualität von *Ectocarpus* an einer Reihe von Pflanzen untersucht, und Dr. BAUER und ich konnten schließlich Anfang Mai 1933 eine Reihe von Pflanzen auf ihr Geschlecht prüfen unter Verwendung von Vitalfärbung. Das Material in den Frühjahren 1927 und 1930 war viel spärlicher und ungünstiger als das der beiden ersten Versuchsjahre, das Material vom Mai 1933 war zwar recht günstig, aber relativ spärlich (Ende der Fortpflanzungsperiode), so daß hinsichtlich der relativen Sexualität nichts festgestellt werden konnte. Versuche, auch an anderen Orten als Neapel (zuerst in Teneriffa (1928) und später in Palma de Mallorca (1929, 1930 u. 1931), Banyuls (1929) und Rovigno (1930)) reaktionsfähiges Material von *Ectocarpus siliculosus* zu bekommen, blieben alle ohne Erfolg. Ich fand zwar an den 3 letzten Orten *Ectocarpus*-Pflanzen, die morphologisch völlig mit dem *Ectocarpus siliculosus* von Neapel übereinzustimmen schienen. Die Pflanzen besaßen auch reichlich plurikuläre Sporangien und bildeten Schwärmer, die ganz den Neapler Schwärmern glichen. Doch wurde trotz immer wiederholter vieler Versuche niemals eine Kopulation, weder bei Kombination verschiedener Schwärmersorten noch innerhalb einer Schwärmersorte beobachtet. Das gleiche war mit zwei Ausnahmen der Fall mit sämtlichen im Laboratorium in Dahlem weitergezüchteten *Ectocarpus*-Pflanzen Neapler Herkunft.

Die Veröffentlichung dieser Versuche wurde daher immer wieder hinausgezögert in der Hoffnung, noch einige Lücken ausfüllen zu können. Inzwischen wurden von verschiedener Seite [CZURDA (1930, 1932), PASCHER (1931), MAINX (1931, 1933)] die im Jahre 1925 mitgeteilten Ergebnisse der relativen Sexualität anders zu deuten versucht und von diesen Autoren auch über andere Phänomene bei der Befruchtung isogamer Algen, speziell über die Gruppenbildung, den Eintritt und Verlust der Reaktionsfähigkeit der Gameten usw., Ansichten auf Grund verhältnismäßig geringer experimenteller Erfahrungen

geäußert, die von den unseren zum Teil erheblich abwichen. Diese Veröffentlichungen ließen es daher wünschenswert erscheinen, unsere umfangreichen Erfahrungen auch so, wie sie jetzt vorliegen, zur Veröffentlichung zu bringen, um so mehr, als sich nicht überblicken läßt, wann es möglich sein wird, die beabsichtigten Ergänzungen bei einem neuen Aufenthalt in Neapel ausführen zu können. Die folgende Arbeit bringt daher den ausführlichen Bericht hauptsächlich über meine eigenen Versuche aus den Jahren 1925, 1926 und 1933 mit Berücksichtigung der Erfahrungen meiner Mitarbeiter, Dr. HÄMMERLING, Dr. FÖYN und Dr. BAUER, aus den Jahren 1927, 1930 und 1933.

2. Material, Untersuchungsmethoden und Kultur.

a) Material.

Als Material für die vorliegenden Untersuchungen diente ausschließlich der *Ectocarpus siliculosus* aus Neapel. Wie schon in der Einleitung erwähnt wurde, sind zwar auch in Palma de Mallorca und Banyuls morphologisch mit *Ectocarpus siliculosus* übereinstimmende Pflanzen gefunden worden, doch haben die Schwärmer dort niemals kopuliert. Ob es sich um eine andere Art handelt — die bisherigen Artabgrenzungen innerhalb der Gattung *Ectocarpus* sind äußerst unsicher — oder ob die dort herrschenden Bedingungen daran Schuld sind, daß die Gameten nicht kopulierten, also sog. neutrale Schwärmer vorlagen, läßt sich nicht einwandfrei entscheiden. Der Umstand, daß auch im Laboratorium in Dahlem die Nachkömmlinge des Neapler Materials mit wenigen Ausnahmen mehrere Jahre hindurch keine reaktionsfähigen Gameten bildeten, scheint zwar in erster Linie für die letztere Möglichkeit zu sprechen. Doch gibt es auch Beobachtungen, die den Gedanken nahelegen, daß es sich um verschiedene Arten oder Rassen handeln kann. So konnten im Jahre 1916 zum Schluß der Vegetationsperiode vom 5.—8. Mai, desgleichen Anfang Mai 1933 die Gameten einer Anzahl Pflanzen (die Pflanzen Nr. 108—118, 1926 und Nr. 1—38, 1933) auf ihre Sexualität geprüft werden, wobei das physiologische Verhalten unzweideutig ergab, daß diese *Ectocarpus*-Pflanzen einer anderen Art oder Rasse angehörten, obwohl sie morphologisch mit *Ectocarpus siliculosus* übereinstimmten. Es waren verhältnismäßig kleine Pflanzen mit kurzen gedrungenen plurilokulären Sporangien (s. Fig. 2). Da aber solche auch bei dem typischen *Ectocarpus siliculosus* vorkommen, vor allem aber in Kulturen von typischem Ausgangsmaterial auch erhalten werden, so kann der Form der Sporangien keine große Bedeutung für die Systematik beigelegt werden.

Ein spezifischer Unterschied bestand jedoch in dem physiologischen Verhalten der Gameten. Während die typische Form *Ectocarpus siliculosus* die Gameten in der Früh kurz nach Sonnenaufgang entläßt und dieselben stark positiv phototaktisch sind, geschah die Entleerung der Gametangien bei den erwähnten Pflanzen stets in den Nachmittagsstunden von etwa 2 Uhr ab, und die Gameten sammelten sich in der Kulturschale entweder überhaupt nicht an dem Lichtrande an, sondern zerstreuten sich mehr oder minder in der ganzen Schale, oder sie zeigten eine sehr schwache Phototaxis (1933).

Über die Morphologie der Pflanzen von *Ectocarpus siliculosus*, über den Bau der plurilokulären Sporangien und der in ihnen gebildeten Schwärmer und Gameten sowie über den Bau der Gameten selbst und ihr Verhalten bei der Befruchtung finden sich in dem OLTMANN'SCHEN Algenwerke alle Angaben. Die wesentlichen Verhältnisse, auf die es hier ankommt, haben bereits BERTHOLD (1888, 1897) und OLTMANN'S (1899) aufgeklärt. Neuerdings ist eine ausführliche Arbeit von M. KNIGHT über den Entwicklungszyklus und die Cytologie des Neapler *Ectocarpus siliculosus* erschienen. Sie hat gezeigt, daß die Reduktionsteilung in den monolokulären Sporangien erfolgt, daß die gametenbildenden Pflanzen haploid sind, daß aber auch plurilokuläre Sporangien auf diploiden Pflanzen gebildet werden, deren Fortpflanzungsprodukte natürlich keine Gameten sind. Letzteres hatte ich schon 1925 an Kulturen aus Zygoten feststellen können. Auf ihre übrigen interessanten Feststellungen brauchen wir für unsere Frage hier nicht näher einzugehen, doch scheint mir eine Nachprüfung an exakt kultiviertem Material wünschenswert ja notwendig¹⁾. Ich begnüge mich, zur Ergänzung der bisher vorliegenden Angaben einige Photographien von Pflanzen mit plurilokulären Sporangien, der Bildung und Entleerung der Gameten hier wiederzugeben (Fig. 1—4). Die Bilder zeigen, wie verschiedenartig die Form der plurilokulären Sporangien sein kann.

b) Untersuchungsmethoden.

Die Pflanzen von *Ectocarpus siliculosus*, die meist auf Fäden von *Scytosiphon lomentarius* festsaßen, wurden im Laboratorium zunächst in fließendem Seewasser, dann in sterilem Seewasser, und zwar Wasser aus dem äußeren Golf von Neapel, gründlich gewaschen und nun isoliert in einzelnen großen BOVERI-Schalen in sterilem Seewasser gehalten. Wenn man das Wasser in diesen Schalen öfter wechselt (das geschah oft täglich, jedenfalls stets dann, wenn die Pflanzen

¹⁾ Dies zeigen die neuen Arbeiten von PAPPENFUSS (1933) und FÖYN, BIRGITHE (1934).

Gameten gebildet hatten), dann halten sich die Pflanzen in solchen kleinen Schalen wochenlang sehr gut, solange sie noch Gameten bilden. Erst wenn die Gametenbildung weiter fortgeschritten ist,

Fig. 1—4. *Ectocarpus siliculosus* aus Neapel.



Fig. 1. Teil einer typischen *Ectocarpus*-Pflanze mit reifen und in Bildung begriffenen Gametangien.



Fig. 2. Dasselbe von der atypischen Form.



Fig. 3. Reifes Gametangium der typischen Form vor Entleerung der Gameten.



Fig. 4. Dasselbe während der Entleerung der Gameten.

werden sie hinfalliger und sterben ab. Die Gametenbildung kann sich bei unseren Versuchsobjekten, und das erwies sich als ein sehr günstiger Umstand für unsere Versuche, mehrere Tage, ja manchmal Wochen hinziehen, so daß man von ein und derselben Pflanze mehrmals die Gameten prüfen kann. In den günstigsten Fällen konnten so die Gameten derselben Pflanzen bis zu achtmal teils mit denselben, teils mit anderen Gametensorten kombiniert werden (s. Tab. 1—4 S. 116 bis 123). Meist erfolgt die Bildung der Gameten bei der gleichen Pflanze im Abstand von 3—5 Tagen, nicht sehr selten aber findet man Pflanzen, besonders größere Pflanzen, bei denen eine ganze Woche lang jeden Tag Gameten gebildet wurden.

Die Prüfung der Gameten wurde in folgender Weise vorgenommen: In den Vormittagsstunden, oft schon kurz nach Sonnenaufgang zwischen 5 und 6 wurden die Gameten kurz nach Entleerung aus den Gametangien mit steriler Pipette aus den Kulturschalen entnommen und in kleine BOVERI-Schalen oder Uhrschaalen mit sterilem Seewasser überführt. Das sterile Seewasser wurde entweder durch Filtrierung durch BERKEFELD-Filter gewonnen oder aber später meist durch einmaliges oder zweimaliges Erhitzen des Seewassers bis auf 80°. Wie wir noch sehen werden, ist es wichtig, die Gameten vor Ansetzung der Versuche in der angegebenen Weise in steriles Seewasser zu bringen, da bei direkter Entnahme aus den Ausgangskulturen manchmal hemmende Einflüsse sich geltend machen. Von den in der eben geschilderten Weise gewonnenen isolierten und genau bezeichneten Gametensorten wurden dann in hohlgeschliffenen Objektträgern die verschiedenen Kombinationen angesetzt und zwar in der Regel mit einem nicht zu kleinen Tropfen von Gametenmaterial. Gewöhnlich wurden 6—12 Kombinationen hergestellt und dann sofort untersucht. Die Untersuchung geschah unter dem Mikroskop mit dem schwachen Apochromaten von 24 mm von Winkel und Kompensationsokular 12. Große Tropfen, ja selbst eine größere Flüssigkeitsmenge in einer Boveri-Schale konnten auf diese Weise infolge des großen Gesichtsfeldes des Objektivs verhältnismäßig leicht durchmustert und dabei infolge der Gruppenbildung, die der Befruchtung vorausgeht, auch ganz vereinzelt Kopulationen festgestellt werden. Vielfach wurden außerdem auch noch in verschiedenen Zeiträumen nach der Herstellung der Kombination Deckglasausstriche angefertigt, fixiert und gefärbt (fixiert mit Bouin, gefärbt mit Hämatoxylin DELAF. oder Hämalaun), um zu kontrollieren, ob auch Kopulationen ohne Gruppenbildung vorkommen. Doch wurde in keinem einzigen Fall irgendein Stadium eines Kopulationsvor-

Übersicht der weiblichen Pflanzen, die vom 16. März bis 24. April weiblich

	♀																		
	1	2	4	5	7	10	13	14	16	18	20	22	23	24	25	27	30	31	32
16. III.	1		4	5		10													
18. „			4	5	7		13	14											
19. „			4	5	7		13	14											
20. „	1		4	5	7		13												
21. „				5	7		13												
24. „				5				16				23				27	30		
25. „				5					18	20	22	23	24	25			30		
26. „			4	5			13	16	18	20	22	23					30		
7. IV.																		31	32
8. „																			
9. „																			
10. „																			
16. „																			
17. „																			
18. „																			
24. „																			

ganges in diesen Präparaten beobachtet, bei dem nicht bei vorausgegangener Untersuchung im Leben eine größere Anzahl von Gruppen festgestellt werden konnte. Die Beobachtung von Gruppenbildungen in der Kulturschale oder im hohlgeschliffenen Objektträger ist demnach die viel sichere Methode der Feststellung einer stattfindenden oder stattgefundenen Kopulation als die Durchmusterung von fixierten Präparaten. Dementsprechend wurden später auf alle Feststellungen über positiven oder negativen Ausfall der Kombinationen nur nach Beobachtungen im Leben durch Nachweis von Gruppenbildung sichergestellt.

c) Kultur.

Sowohl um die Frage nach der Geschlechtsbestimmung sicher prüfen zu können, wie auch aus anderen Gründen, so zur Feststellung des genauen Entwicklungszyklus von *Ectocarpus*, schien es

Tabelle 2.

Übersicht der männlichen Pflanzem, die vom 16. März bis 24. April 1925 Gameten bildeten und dabei an den verschiedenen Tagen männlich reagierten.

	♂															
	3	12	15	17	19	21	28	29	33	35	36	38	40	44	45	46
16. III.	3															
18. „	3	11														
19. „	3	11														
20. „	3	11														
21. „	3															
24. „	3						28									
25. „	3		15		19	21	28	29								
26. „	3		15	17	19	21		29								
7. IV.									33	35		38	40	44		
8. „														44	45	46
9. „																46
10. „									33	35	36	38	40	44		
11. „														44		
17. „															45	
18. „															45	46

in den ersten 14 Tagen überhaupt keine parthenogenetische Entwicklung der Gameten beobachtet werden, weder bei isolierten männlichen und weiblichen Gametensorten noch in Kombinationen neben Zygoten. Erst im Laufe des April entwickelten sich die haploiden zur Ruhe gekommenen Gameten, wobei dann die obigen Angaben von BERTHOLD und OLTMANNs über die spätere Keimung und das schwächere Wachstum dieser Keimlinge bestätigt wurden. Genau so verhielten sich die Keimungsvorgänge der Zygoten und Gameten im Frühjahr 1926 in reinem Seewasser. In diesem Jahre wurden nun eine größere Anzahl Versuche angesetzt, um durch Zusätze von verschiedenen Salzen zum Seewasser die Kulturbedingungen zu verbessern und ein besseres Wachstum zu erzielen. Es zeigte sich nämlich, daß in reinem Seewasser die Keimlingspflänzchen nur ein geringes Wachstum zeigen, nach kurzer Zeit bald Sporangien bilden und meistens dann zugrunde gehen.

Die wesentlichste Bedingung für eine bessere Entwicklung der Keimlingskulturen ist eine möglichst gründliche Säuberung des verwendeten Gametenmaterials. Unterbleibt dieselbe, so treten in den Kulturen sehr rasch verschiedenartige Diatomeen auf, die sich als äußerst ungünstig für die weitere Entwicklung von *Ectocarpus* erweisen. Die Diatomeen überwuchern nicht nur durch ihre reichliche Vermehrung in kurzer Zeit die kleinen *Ectocarpus*-Pflänzchen, sie scheinen auch, eventuell durch Ausscheidungen, direkt giftig auf den *Ectocarpus* zu wirken. Es wurden daher die Gameten durch mehrmaliges Durchschwimmenlassen durch sterile Lösungen zunächst gründlich gereinigt und nur solche isolierten Gameten resp. Zygoten, die von solchen Gameten erhalten waren, zu Kulturversuchen verwandt. Als Kulturflüssigkeiten diente nebst Seewasser zunächst die von ALLEN angegebene Nährlösung, ferner die von KILLIAN für Rotalgen zusammengestellte Nährlösung. Die besten Resultate erhielt ich, als ich der KILLIAN'schen Nährlösung noch einen stärkeren Zusatz von Stickstoff und Phosphorsalzen zufügte.

Mit der so modifizierten Nährlösung nach KILLIAN gelang es dann im Jahre 1926 und 1927, zahlreiche gute Kulturen von *Ectocarpus*, und zwar sowohl von Zygotenkeimlingen wie von Gametenkeimlingen, zu gewinnen. Es sei hervorgehoben, daß in diesen Kulturlösungen die Keimung der Zygoten wie die der Gameten gleichzeitig erfolgt, und zwar schon nach 12—24 Stunden. Um in Zygotenkulturen Zygotenkeimlinge isolieren zu können, setzt man daher diese zunächst nur in sterilem Seewasser an. Allerdings blieben auch hier die einzelnen Pflanzen verhältnismäßig klein, erreichten höchstens die Größe von 1—2 cm und bildeten dann plurilokuläre Sporangien.

Als im Jahre 1928 die Arbeit von SCHREIBER über die Kultur von marinen Diatomeen erschien, wurde dessen Lösung versucht, die nur aus Seewasser + NaNO_3 + Na_2HPO_4 besteht, und festgestellt, daß sie genau so günstig für *Ectocarpus* ist wie die modifizierte KILLIAN-Lösung. Es wurde daher seit jener Zeit einfach nur SCHREIBER-Lösung benutzt. Die günstige Wirkung der modifizierten KILLIAN-Lösung beruht wohl auch nur auf der stärkeren Beigabe der Stickstoff- und Phosphorsalze.

Da aber auch in der an sich günstigen SCHREIBER-Lösung die *Ectocarpus*-Pflanzen nie die Größe erreichten wie im Frühjahr in Neapel, so bestand die Vermutung, daß doch irgend etwas zum Wachstum noch fehlen würde. Nach den günstigen Erfahrungen, die Herr FÖYN und andere meiner Mitarbeiter für die Kultur mariner Grünalgen mit der von FÖYN hergestellten Erdschreiberlösung er-

zielt haben, lag es nahe, daß diese Lösung auch für *Ectocarpus* bessere Ergebnisse liefern würde. Kulturversuche im Jahre 1933 in Neapel haben diese Vermutung vollauf bestätigt, und man kann in dieser Lösung Pflanzen von *Ectocarpus* erhalten, die etwa dieselbe Größe wie die im freien Meer in Neapel auftretenden erreichen. Leider wurden nach meiner frühzeitigen Abreise von Neapel nur Kulturen mit Zygotenkeimlingen hierher gesandt, so daß die wichtigen Gametenkeimlingskulturen mit dieser Kulturmethode nicht zur Verfügung stehen.

3. Die Getrenntgeschlechtlichkeit (Diözie) von *Ectocarpus siliculosus*.

a) Das Vorkommen zweier geschlechtlich verschiedener Sorten von Pflanzen.

Wie schon in der vorläufigen Mitteilung mitgeteilt, konnten die Angaben von BERTHOLD (1888) vollauf bestätigt werden, daß bei *Ectocarpus* nicht nur die Gameten, die aus verschiedenen Gametangien stammen, sexuell verschieden sein können, sondern daß es zwei Sorten von *Ectocarpus*-Pflanzen gibt, männliche und weibliche, mithin eine ausgesprochene Getrenntgeschlechtlichkeit vorliegt. Demgegenüber hatte OLTMANN'S (1899) angegeben, daß in Neapel nicht so selten auch monözische Individuen von *Ectocarpus* vorkommen, und auch BERTHOLD (1897) bemerkte in einer späteren Mitteilung, daß „oft ein ganz geringer Prozentsatz der Gameten eines Individuums von anderer Qualität gewesen sei als die übrigen“. Wir kommen auf diese Angaben am Schluß dieses Absatzes noch zurück und berichten zunächst einmal über die Versuche vom Jahre 1925 und 1926, die von HÄMMERLING aus dem Jahre 1927 und von BAUER und mir vom Jahre 1933.

Während der Versuchsdauer des Jahres 1925 wurden 70 Einzelindividuen von *Ectocarpus siliculosus* in Einzelkultur genommen, von denen 56 genauer und zwar in 400 Kombinationen auf ihre Sexualität geprüft werden konnten. Das Material des Frühjahrs 1926 war noch reichhaltiger und günstiger; während dieser Versuchszeit konnten von 118 kultivierten Pflanzen 99 in 683 Kombinationen genauer geprüft werden. Im ganzen wurden also in diesen beiden Jahren über 1000 Kombinationen geprüft. Diese doch immerhin an einem reichlichen Versuchsmaterial in erheblichem Ausmaß durchgeführten Untersuchungen ergaben mit einigen wenigen Ausnahmen, über die unten näher berichtet wird, eine völlige Getrenntgeschlechtlichkeit des

Neapler *Ectocarpus*. Auch HÄMMERLING fand im Frühjahr 1927 bei der Untersuchung von 23 Individuen mit Ausnahme von einem Fall, der ebenfalls noch genauer besprochen werden soll, reine Geschlechtstrennung, desgleichen FÖYN 1930 sowie BAUER und ich 1933.

Von den 56 Pflanzen im Frühjahr 1925 waren 16 männlich, 39 weiblich. Wie die Tabelle Nr. 1 u. 2 zeigen, waren die Pflanzen 3, 11, 15, 17, 19, 21, 28, 29, 33, 35, 36, 38, 40, 44, 45 und 46 männlich. Die Pflanzen 1, 4, 5, 7, 10, 13, 14, 16, 18, 20, 22, 23, 24, 25, 27, 30, 31, 32, 34, 37, 39, 41, 42, 43, 47, 48, 49, 50, 51, 47—55, 59—64 weiblich. In den meisten Fällen konnte das Geschlecht der verschiedenen Pflanzen nicht nur einmal, sondern mehrmals geprüft werden, worüber die Tabelle ebenfalls Aufschluß gibt. So konnten bei der Pflanze Nr. 3 die Gameten 8 mal als männlich reagierend festgestellt werden, die der weiblichen Pflanze Nr. 5 ebenfalls 8 mal. Noch umfangreichere Resultate liegen aus dem Jahre 1926 vor. Von den 99 genau geprüften Pflanzen waren 36 ♂, 64 ♀. Auch hier konnte in den meisten Fällen die Art der Geschlechtlichkeit ein und derselben Pflanze mehrmals, in vielen Fällen 5—7 mal an verschiedenen Tagen geprüft werden und hat sich stets als gleich herausgestellt. Auch die Versuche mit den geprüften Pflanzen vom Jahre 1926 sind in den Tabellen 3 u. 4 übersichtlich wiedergegeben.

Da einige Versuchspflanzen besonders des Jahres 1926, auf die noch näher eingegangen werden soll, sich als zwittrig erwiesen und daher der Verdacht entstehen konnte, daß die in der vorläufigen Mitteilung genauer beschriebenen Fälle von relativer Sexualität nur auf einer versteckten Zwitterigkeit beruhen könnte, so wurden besonders in der zweiten Hälfte des Aufenthaltes in Neapel im Jahre 1926 die Gameten der verschiedenen Pflanzen einer besonders eingehenden Prüfung unterzogen. So wurde die Untersuchung der Pflanzen von Planze Nr. 52 an in aller Frühe zwischen 5 und 6 Uhr vorgenommen und beim ersten Ausschlüpfen der Gameten aus den Gametangien sofort in der Originalschale geprüft, ob nicht doch vereinzelte Kopulationen unter Gameten derselben Pflanze vorkommen. Die Prüfung wurde dann nach Übertragung der Gameten in eine frische Kulturschale mit frischem Wasser nochmals wiederholt und dann erst die Kombinationen angesetzt. Außer der noch genauer zu beschreibenden Pflanze Nr. 28 von Dr. HÄMMERLING aus dem Frühjahr 1927 und den Pflanzen Nr. 50—53 in meinen Versuchen vom Frühjahr 1926 konnten aber niemals trotz all dieser Vorsichtsmaßregeln zwittrige Pflanzen festgestellt werden. Die genau durchgeführte vielseitige Prüfung ergab bei all diesen Pflanzen, wie aus den obigen

Tabellen ersichtlich ist, stets ein ganz eindeutiges Resultat, die Gameten einer Pflanze gehörten immer nur einem Geschlecht an. Es kann somit nach diesen Versuchsergebnissen aus 3 Jahren, wozu noch Versuche von Dr. FÖYN an einem nicht sehr umfangreichen Material aus dem Jahr 1931 und von Dr. BAUER und mir von 1933 dazukommen, mit Sicherheit geschlossen werden, daß der *Ectocarpus siliculosus* aus Neapel normalerweise streng getrenntgeschlechtlich ist.

Vielfach wurde auch die Sexualität bei einer isolierten Pflanze in der Weise genauer geprüft, daß sie in mehrere Teile zerschnitten wurde, und nun die Gameten der verschiedenen Teile unter sich sowohl wie mit Gameten anderer Pflanzen kombiniert wurden. Diese Versuche ergaben, daß die Teilstücke in ihrem sexuellen Verhalten stets demselben Geschlecht angehörten. Die Möglichkeit, daß zwittrige Pflanzen vorliegen, bei denen durch irgendeine unbekannte Ursache die Gameten des einen Geschlechts in ihrer Wirksamkeit gehemmt wären (solche Hemmungen in den Reaktionsfähigkeiten der Gameten kommen, wie wir noch sehen werden, vor) und auf diese Weise eine strenge Getrenntgeschlechtlichkeit nur vorgetäuscht würde, erscheint nach diesen Untersuchungen im höchsten Grade unwahrscheinlich.

Bei über 200 genauer auf ihre Sexualität geprüften Pflanzen konnten nur zweimal Ausnahmen von dieser Regel der strengen Getrenntgeschlechtlichkeit festgestellt werden. Die eine Ausnahme betrifft die Pflanzen Nr. 50—53, aus meinen Versuchen vom Frühjahr 1926, die andere die Pflanze Nr. 28 von HÄMMERLING im Frühjahr 1927.

Bei den 4 Ausnahmepflanzen vom Frühjahr 1927 handelte es sich um ganz besonders große Pflanzen, die auf einem Scitosyphonfaden saßen. Es waren sehr starke Büschel von *Ectocarpus*, üppig entwickelt, von der außerordentlichen Größe von etwa 8—10 cm, während sonst die *Ectocarpus*-Pflänzchen, die zu den Versuchen benutzt wurden, höchstens 4—5 cm lang, meist sogar kleiner waren. Die Pflanzen gaben außerordentlich reichlich Gameten und zwar zunächst mehrere Tage hintereinander, so daß sie ein sehr günstiges Material zu sein schienen. Die genauere Untersuchung zeigte aber ein sehr widerspruchsvolles Bild von den Geschlechtsverhältnissen der Pflanzen. Nur die ähnlich große Pflanze Nr. 54, die viermal auf ihre Sexualität geprüft werden konnte, hat sich dabei stets als weiblich erwiesen. So verhielt sich Pflanze Nr. 52 bei Kombination mit der männlichen Pflanze Nr. 42 und der weiblichen Pflanze Nr. 43 am 25. März weiblich. Bei allen folgenden Prüfungen am 26., 27. und 31. März und am 1., 2. und 3. April erwies sie sich dagegen bei der Prüfung mit

verschiedenen anderen Gametensorten, deren Geschlecht unzweifelhaft feststand, als männlich, während sie zwischendurch am 28. und 29. März mit sicher männlichen Gametensorten sich weiblich verhielt (s. Tab. 5 u. 6). Von der Pflanze Nr. 50 reagierten die Gameten am 25. März männlich, am 26. und 27. weiblich, am 28. und 29. März und 2. April wieder männlich. Im letzteren Falle konnte allerdings die Prüfung teilweise nur mit Gameten von Pflanzen geprüft werden, die zu diesen zweifelhaften Pflanzen gehörten. Ähnlich wechselnde Geschlechtsverhältnisse gaben auch die Pflanzen Nr. 51 und 53, wie aus den beiliegenden Tabellen 4 und 5 ohne weiteres ersichtlich ist. Die Pflanze Nr. 52 wurde nun in vier Stücke untergeteilt 52, 52 a, 52 b und 52 c. Auch diese Stücke waren mit Ausnahme von 52 a, die nun bei sämtlichen Prüfungen sich an 5 verschiedenen Tagen immer als männlich erwies, in ihrem Geschlecht durchaus nicht einheitlich. So kopulierte 52 c am 28. März mit dem sicheren ♂ Nr. 60, am 30. März mit den Gameten von 52 a, die als männlich in allen weiteren Kontrollen nachgewiesen wurde. Am 29. und 31. März, sowie am 1. und 2. April kopulierten die Gameten dieser Pflanze positiv mit den nachweislich weiblichen Pflanzen Nr. 43, 34, 61, 63, 58, 55, waren also nun männlich.

Tabelle 5.

Übersicht der männlichen oder weiblichen Reaktion der Pflanzen Nr. 50—54 vom 25. März bis 9. April 1926.

	50	51	52	52a	52b	52c	53	54
25. III.	♂	♂	♀				♂	
26. „	♀		♂					
27. „	♀		♂					
28. „	♂	♀	♀		♀	♀		♀
29. „	♂		♀			♂		
30. „				♂		♀		♀
31. „			♂	♂		♂		
1. IV.			♂	♂		♂		
2. „	♂		♂	♂		♂	♀	
3. „			♂	♂				♀
9. „					♂			

In der Tabelle 5 ist das Verhalten der Pflanzen Nr. 50—54 an verschiedenen Tagen zusammengestellt. In der nächsten Tabelle 6 ist getrennt das weibliche Verhalten derselben Pflanzen, unter Angabe der als Partner geprüften männlichen fungierenden Pflanzen,

Tabelle 6.

Das gleiche wie Tab. 4, jedoch die weibliche und männliche Reaktion der Pflanzen getrennt dargestellt mit Angabe von Nr. und Geschlecht der Pflanze, mit denen sie an dem betreffenden Tage positiv reagierte. Bei den fett gedruckten Nummern ist das Geschlecht durch Kombination mit sicheren ♂ und ♀ festgestellt.

	♀								♂				♂						♀				
	50	51	52	52a	52b	52c	53	54					50	51	52	52a	52b	52c	53	54			
25. III.			52						42				50	51						53		43	52
26. „	50								52						52							32	
27. „	50								52						52							33	
28. „		51	52		52b	52c		54	60	50			50										54
29. „			52						46	50			50					52c				43	34
30. „						52c		54	52a							52a						52c	54
31. „															52	52a		52c				61	63
1. IV.															52	52a		52c				58	
2. „							53		50	52	52a	52c	50		52	52a		52c				55	53
3. „								54	60	56					52	52a						54	63
9. „																	52b						72

gesondert von ihrem männlichen Verhalten in der gleichen Zeit angegeben. Der Vergleich dieser beiden Tabellen läßt erkennen, daß sämtliche Pflanzen vom 31. Mai ab nur noch eingeschlechtlich reagierten und zwar Nr. 50—52c männlich, Nr. 53 und 54 weiblich. Nr. 50 und Nr. 52a hatten schon bereits an den vorhergehenden Tagen dieselbe Reaktion ergeben. Überblickt man die Gesamtergebnisse, so erscheint die nächstliegende Deutung die, daß diese besonders großen Pflanzen keine aus einer Keimzelle entstandene Pflanzenindividuen waren (das läßt sich bei *Ectocarpus* bei den Pflanzen aus der freien Natur überhaupt nie mit Sicherheit feststellen), sondern daß hier verschiedengeschlechtliche Pflanzen durcheinandergewachsen waren, wobei allerdings das eine Geschlecht überwiegend war, so daß schließlich nur noch Teile von einem Geschlecht übrig geblieben sind.

Nach diesen Erfahrungen wurde, wie schon oben (S. 121) berichtet, die einzelnen Pflanzen noch schärfer als bisher auf mögliche Monözie geprüft, doch ließen sich trotz aller Kontrollversuche nie die geringsten Beobachtungen nach dieser Richtung erbringen und die scharfe Getrenntrennung sich jederzeit feststellen.

Dagegen hat Herr Dr. HÄMMERLING im Frühjahr 1927 eine Pflanze prüfen können, bei der auch beiderlei Geschlechtszellen gebildet wurden. Die Gameten dieser Pflanze Nr. 28 zeigten in der Originalschale am 29. und 31. März keine Kopulationen, reagierten dagegen mit den Weibchen Nr. 25, 27 und 31 positiv, mit dem Männchen Nr. 18 dagegen negativ. Am 4. April bei neuer Gametenbildung kopulierten die Gameten in der Originalschale nicht, doch zeigte sich, als die Gameten in einem hohlgeschliffenen Objektträger isoliert wurden, starke Gruppenbildung. Das wiederholte sich bei allen Prüfungen am gleichen Tage; in der Originalschale absolute Hemmung, im Ausschiff lebhaft Kopulation. Es blieb völlig unaufgeklärt, wodurch die Hemmung bedingt war; denn es zeigte sich, daß sie schon vollkommen aufgehoben wurde, wenn die Gameten mit einer trockenen Pipette auf den Objektträger überführt wurden. Sie verblieben also in genau dem gleichen Medium. Danach können schon Änderungen der Außenfaktoren von außerordentlich geringem Ausmaß völlige Hemmungen resp. Aufhebung derselben bewirken. Nun sahen wir, daß die Gameten dieser Pflanze an den früheren Tagen nur mit weiblichen Gametensorten positiv kopulierten, nicht dagegen mit der männlichen Sorte Nr. 18. Das könnte nun darauf beruhen, daß, wie in den oben geschilderten Fällen, an einem bestimmten Tage nur Gameten des einen Geschlechtes zur Entwicklung gelangten, am 4. April dagegen beide Sorten. Über den Grund der Hemmung der Kopulation der beiden Gametensorten in der Originalschale am 4. April läßt sich mit Sicherheit nichts aussagen.

An dem Grundergebnis, daß bei *Ectocarpus siliculosus* aus Neapel fast allgemein die in der Natur vorkommenden Pflanzen stets nur männliche oder weibliche Gameten liefern, können diese wenigen Ausnahmeergebnisse nichts ändern. Da aller Wahrscheinlichkeit nach bei *Ectocarpus* phänotypische Geschlechtsbestimmung vorliegt (s. später S. 146), und da außerdem eine sog. *Ectocarpus*-Pflanze ja meist nicht nur aus einer Zoospore hervorgegangen ist, sondern in der Regel einer ganzen Gruppe von Keimpflänzchen ihre Herkunft verdankt, und gerade die Pflanzen Nr. 50—54 vom Jahr 1926 besonders große und daher aus besonders vielen Einzelindividuen zusammengesetzte Pflanzen darstellen, so hat das Vorkommen solcher zwittriger Ausnahmen nichts weiter Verwunderliches an sich. Auch BERTHOLD (1897) hat in seiner zweiten Mitteilung betont, daß „oft ein geringer Prozentsatz der Gameten einer Pflanze von anderer geschlechtlicher Qualität gewesen sei als die übrigen“. Da aber bei größeren Pflanzen, wie schon hervorgehoben ist, es unmöglich ist, zu sagen,

ob es sich wirklich um ein einziges Individuum gehandelt hat, so liegt auch hier die Möglichkeit vor, daß verschiedene Individuen zu einer scheinbar einheitlichen Pflanze zusammengewachsen sind und ein kleiner Teil derselben ein anderes Geschlecht aufweist.

b) Das geschlechtlich verschiedene Verhalten der männlichen und weiblichen Gameten.

Die Feststellung der Getrenntgeschlechtlichkeit des *Ectocarpus siliculosus* von Neapel läßt sich einmal dadurch feststellen, daß man zwei Sorten von Pflanzen resp. Gameten unterscheiden kann, indem die Gameten, die der einen Sorte angehören, nie unter sich, dagegen mit jeder Gametensorte, die zur zweiten Gruppe gehört, kopulieren. Auf diese Weise erhält man bei vielen Kombinationen ein scharfes Zweierschema, in ähnlicher Weise wie dies von der genotypischen Geschlechtsbestimmung isogamer Haplonten bekannt ist. Bei *Ectocarpus* kommen nun noch zwei weitere Erfahrungen dazu, die anscheinend eine physiologische Differenz der beiden Gametensorten sichtbar in Erscheinung treten lassen, und die es gestatten, die Gameten der einzelnen Pflanzen direkt als männliche und weibliche zu kennzeichnen. Das eine ist die längere Beweglichkeit der männlichen Gameten gegenüber den weiblichen; das zweite das verschiedene Verhalten bei der Gruppenbildung, indem eine weibliche Gamete sich festsetzt und von einer größeren Anzahl männlicher umschwärmt wird.

1. Während man bei dem typischen *Ectocarpus siliculosus*, der bald nach Sonnenaufgang Gameten entläßt, zunächst in der Frühe die isolierten männlichen und weiblichen Gameten kaum unterscheiden kann und sie mehr oder minder gleich stark beweglich sind, bemerkt man nach einigen Stunden, daß die eine Sorte anfängt, die Beweglichkeit zu verlieren und sich festzusetzen. So kann es eintreten, daß manche Gametensorte bereits um die Mittagszeit ganz, oder zum mindesten zu einem größeren oder kleineren Teil zur Ruhe gekommen war, während andere noch am Abend, ja am nächsten Tage durchgängig lebhaftere Bewegung zeigten. Nach eingehender Vertrautheit mit dem Versuchsobjekt war es daher schon 1925 und ebenso 1926 und 1933, möglich, nach dem Grade der Beweglichkeit und der Dauer der Beweglichkeit männliche und weibliche Gametensorten zu unterscheiden. Ja es gelang vielfach sogar schwach männliche von stark männlichen und schwach weibliche von stark weiblichen frühzeitig zu erkennen. Während nämlich stark männliche Gametensorten bis in die Abendstunden oft noch bis zum

nächsten Tag in großer Menge in lebhafter Bewegung angetroffen werden, kommen stark weibliche häufig schon nach einer Stunde teilweise zur Ruhe und setzen sich fest. Diese verschiedene Beweglichkeit und das frühere oder spätere Zurruhekommen wurde daher im Frühjahr 1926 bei der ersten Prüfung der verwendeten Pflanzen von vornherein vor Vornahme jeglicher Kopulationsversuche zur vorläufigen Trennung in männliche und weibliche Gameten benutzt. In einem großen Prozentsatz der Fälle, vielleicht 70—80 Proz., hat sich diese vorzeitige Geschlechtsbestimmung bei den vorgenommenen Kopulationsversuchen immer als richtig erwiesen. Es sei noch darauf hingewiesen, daß das einmal festgestellte Verhalten der Gameten der einzelnen *Ectocarpus*-Pflanzen bei den späteren Gametenbildungen sich stets vollkommen gleich mit dem bei der ersten Feststellung verhielt.

Noch leichter und sicherer war diese vorzeitige Erkennung des Geschlechts von *Ectocarpus* bei der neuen Rasse, von der oben bereits die Rede war und von der ich bereits im Frühjahr 1926 8 Pflanzen auf ihre Sexualität prüfen konnte. Die Gameten dieser Rasse werden erst in den Nachmittagsstunden frei und die weiblichen Gameten fangen schon nach kurzer Zeit, spätestens nach einer halben Stunde, an, ihre Beweglichkeit zu verlieren. Hier konnten die männlichen und die weiblichen Gameten bald nach ihrem Ausschwärmen auf zwei Gruppen verteilt werden, von denen die eine als männlich, die andere als weiblich bezeichnet wurde, noch bevor irgendein Kopulationsversuch angesetzt worden war. Alle daraufhin vorgenommenen Kopulationen von verschiedenen Gametensorten ergaben, daß die betreffende Voraussage richtig war, und zwar konnte das damals bereits an drei verschiedenen Tagen bei späterer Gametenbildung bestätigt werden. Von dieser Rasse konnte ich zusammen mit Herrn Dr. BAUER im Frühjahr 1933 eine größere Anzahl von Pflanzen prüfen und das Ergebnis vom Jahre 1926 vollkommen bestätigen. Man kann also mit Sicherheit von vornherein die männlichen und weiblichen Pflanzen dieser Rasse an dem Verhalten ihrer Gameten unterscheiden, noch bevor man sie zusammengebracht hat, und das Geschlecht bleibt ein für allemal festgelegt, also auch bei den späteren Gametenbildungen stets das gleiche.

2. Die zweite für die geschlechtliche Verschiedenheit der beiden Gametensorten sprechende Beobachtung ist die von BERTHOLD (1888) zuerst gemachte, später von OLTMANN (1899), KUCKUCK und mir bestätigte sog. Gruppenbildung bei der Kopulation. Bei Zusammenbringen zweier geschlechtlich verschiedener Gametensorten, die in

der Frühe, isoliert gehalten, beide mehr oder minder gleich beweglich sind, setzen sich vereinzelt Gameten der einen Sorte fest, verlieren ihre Geißeln und werden nun von einer größeren Anzahl der anderen Sorte umschwärmt. BERTHOLD hat daher schon die letzten als männliche, die ersten als weibliche Gameten bezeichnet. Eine der umschwärmenden männlichen Gameten nähert sich dann nach kurzer Zeit der festsitzenden weiblichen und verschmilzt mit ihr. Ist das geschehen, so verlassen nach und nach die übrigen männlichen Gameten die nun befruchtete Zygote. Aus einer solchen Gruppe geht also immer nur eine Zygote hervor. Diese Art der Gruppenbildung kann bei Beobachtung im hängenden Tropfen bei starker Vergrößerung stets festgestellt werden, und auch meine Mitarbeiter, Herr Dr. HÄMMERLING und Herr Dr. FÖYN haben sich, unabhängig von mir, von dieser Sachlage überzeugt. Ob im hohlgeschliffenen Objektträger, wo bei Zusammenbringen stark reagierender Gametensorten sehr viele verhältnismäßig große Gruppen gebildet werden, auch stets nur eine sich festsetzende weibliche von vielen männlichen umschwärmt wird und nur ein Zygote hervorgeht, läßt sich mit Sicherheit nicht entscheiden, da hier die Beobachtung nur bei schwacher Vergrößerung vorgenommen werden kann. Es könnte sein, daß in solchen Fällen mehrere typische Gruppen in einem Haufen beisammen liegen, und es läßt sich bei dieser Art der Untersuchung auch nicht mit Sicherheit feststellen, ob die weiblichen Gameten wirklich immer auf der Unterlage festsitzen. Bei starker Vergrößerung kann aber in allen Fällen der typische Sachverhalt immer wieder mit Sicherheit festgestellt werden. Die Art der typischen Gruppenbildung bei *Ectocarpus* ist mithin eine ganz andere als die später von FÖYN (1929) und mir bei der Gruppenbildung von verschiedenen Grünalgen, wie *Ulva* und *Chaetomorpha*, beobachtete, wo in der Regel stets mehrere Gameten der gleichen Sorte in einer Gruppe vereinigt sind und mehrere Zygoten gebildet werden, und bei denen in keiner Weise ein Unterschied im Verhalten von männlichen und weiblichen Gameten feststellbar war. Bei *Cladophora* ist zwar nach FÖYN (1929 u. 1934) das äußere Bild der Gruppenbildung ähnlich wie bei *Ectocarpus*, indem eine Gamete des einen Geschlechts von vielen des anderen umschwärmt wird, doch konnte FÖYN dabei zeigen, daß das verschiedene Verhalten der beiden Gametensorten nicht mit Geschlechtsverschiedenheiten zusammenhängt und daß je nachdem sowohl $+$ -Gameten wie $-$ -Gameten das Zentrum einer Gruppe bilden können (Näheres darüber bringt die Arbeit von FÖYN in diesem Heft). Es sei noch hervorgehoben, daß Herr Dr. FÖYN

nach seinen eingehenden Beobachtungen an *Cladophora* und *Ulva* an der Darstellung der Gruppenbildung von BERTHOLD und mir bei *Ectocarpus* zunächst Zweifel hegte, sich aber im Frühjahr 1930 überzeugte, daß tatsächlich bei *Ectocarpus* die Verhältnisse anders liegen und eine Unterscheidung der beiden Sorten von Gameten möglich ist. Weitere Angaben über die Verschiedenheit der Gruppenbildung von *Ectocarpus* gegenüber der verschiedener Grünalgen finden sich auch in der in diesem Heft erscheinenden Arbeit von HÄMMERLING über *Acetabularia*.

Schon BERTHOLD hatte das Vorkommen von lebhaften und trägen Gametensorten und die Art der Gruppenbildung bei der Kopulation in Verbindung gebracht, indem er annahm, daß die trägeren sich festsetzen und von den beweglicheren umschwärmt werden. Dementsprechend hat er die festsitzenden als weibliche, die lebhaften „angreifenden“ als männliche Gameten bezeichnet. Diese Annahmen sind von späteren Untersuchern ohne weiteres übernommen worden und in dieser Weise in die Literatur eingegangen. Aus den bisherigen Beobachtungen war jedoch nicht einwandfrei erwiesen, daß wirklich immer nur die trägen Gameten in der Mitte einer Gruppe sich befinden. Die Annahme, daß ein an sich zur „lebhaften“ Sorte gehöriger Gamet die Mitte einer Gruppe einnimmt und von mehreren „trägen“ umschwärmt wird, war an sich nicht auszuschließen. (Siehe FÖYN bei *Cladophora*.) Daß aber tatsächlich die BERTHOLD'sche Auffassung richtig war, geht schon aus folgendem Versuch hervor: Man verwendet zu einer Kombination in bereits späterer Stunde eine möglichst kleine Menge Gameten einer schwach beweglichen Sorte, die schon teilweise unbeweglich sind und sich leicht festsetzen. Dieselben sammeln sich zunächst am Lichtrande an, und man kann schon etwas vor dem Lichtrand vielfach vereinzelt liegende schwach bewegliche Gameten beobachten. Nun bringt man an der dem Licht abgewandten Seite des Tropfens oder der Schale Gameten der lebhaft beweglichen Sorte hinzu und verfolgt sie bei ihren phototaktischen Bewegungen nach dem Lichtrand. Man kann dann in manchen Fällen deutlich feststellen, wie solche stark beweglichen Gameten um vereinzelt liegende ruhende Gameten der anderen Sorte, wenn sie in ihre Nähe kommen, sich ansammeln und Gruppen bilden. Da bei dieser Versuchsanordnung die weiblichen Gameten meist nicht mehr so gut reaktionsfähig sind, so gelingt dieser Versuch leider nur sehr selten.

Es schien mir nun von Wichtigkeit, mit voller Sicherheit festzustellen, daß das Verhalten der Gameten von *Ectocarpus* bei der

Gruppenbildung der Ausdruck der Geschlechtsverschiedenheit der männlichen und weiblichen Gametensorte sei und daß hier nicht nur ein unbewiesener Analogieschluß vorliegt, indem einfach das Verhalten bei typischer Eibefruchtung, etwa bei *Fucus* und *Cutleria*, auf die Verhältnisse von *Ectocarpus* übertragen wird. Aus diesem Grunde hatte ich bereits 1926 versucht, durch Vitalfärbung der einen Sorte resp. verschiedene Färbung der beiden Sorten eine sichere Entscheidung herbeizuführen. Dabei wurde die Farbe nur so stark verdünnt, daß das Resultat der Färbung noch bei schwacher Vergrößerung wahrgenommen werden konnte. Es zeigte sich aber, daß dadurch die Gameten so stark beschädigt wurden, daß keine Gruppenbildung und normale Befruchtung mehr erfolgte.

Herr Dr. HÄMMERLING hat daher die Versuche im Frühjahr 1927 von neuem aufgegriffen. Die Gameten wurden dabei auf einen hohlgeschliffenen Objektträger gebracht und der einen Sorte 1—2 Tropfen einer kornblumenblauen Methylenblaulösung in Meerwasser zugesetzt, so daß keine Färbung des Wassers mehr zu erkennen war; der anderen Sorte wurden 2—4 Tropfen einer hellroten Neutralrotlösung zugefügt, so daß eine ganz schwache rosa Färbung zu sehen war. Nach 20 Minuten Aufenthalt in den Farblösungen wurden die Gameten unter Ausnutzung der Phototaxis mehrmals gewaschen, da besonders geringe Spuren von Neutralrot eine Übertönung der blaugefärbten Gameten bewirkt. Auf diese Weise erhält man eine sehr schwache Färbung gewisser Plasmagranula der Gameten, die nur bei Beobachtung mit Immersion feststellbar ist. Letzteres bildet eine große Erschwerung für die Untersuchung, da bei gut reagierendem Material die Gruppenbildung vielfach schon zu Ende ist, wenn alle zur Untersuchung nötigen Manipulationen ausgeführt sind. In einem Falle konnte jedoch Herr Dr. HÄMMERLING die Prüfung einwandfrei durchführen, und zwar bei der Kombination der Pflanzen Nr. 39 \times 40. Die Gameten Nr. 39 waren mit Neutralrot, die Nr. 40 mit Metylenblau gefärbt. Unter der Immersion wurden viele Gruppen geprüft, in denen die roten Gameten vor 39 stets in der Einzahl in der Mitte einer Gruppe von den blauen umschwärmt waren. Auf Grund der Beweglichkeit war zuvor Nr. 39 als ♀, Nr. 40 als ♂ vorausgesagt worden, und diese Voraussage wurde durch das Vitalfärbungsergebnis bestätigt.

Die Vitalfärbungsversuche wurden im Frühjahr 1933 in Neapel nochmals von Dr. BAUER wiederholt. Hierbei wurden nicht die bereits geschwärmten Gameten, sondern die ganzen gametenbildenden Pflanzen 20 Minuten lang in sehr schwacher Neutrallösung gefärbt

und dann gründlich gewaschen. Um die umständliche und die Feststellung erschwerende Beobachtung mit Immersion zu vermeiden, kam Herr Dr. BAUER auf den Gedanken, die Prüfung bei schwacher oder mittlerer Vergrößerung im Dunkelfeld vorzunehmen. Dabei ergab sich, daß die vital gefärbten Gameten rot aufleuchten. Bei der Kombination der Gameten Nr. 15 \times 41, wobei die Pflanze 41 zuvor vital gefärbt war, ergab die Beobachtung im Dunkelfeld, daß nicht vital gefärbte Gameten von den rotleuchtenden Gameten Nr. 15 umschwärmt wurden. Nr. 15 und ebenso 16 und 17 konnten auf diese Weise als ♀ nachgewiesen werden. Bei der Kombination Nr. 17 \times 39, wobei 17 vital gefärbt war, erwiesen sich bei der Gruppenbildung die weiblichen Gameten als vital gefärbt, also umgekehrt wie im vorhergehenden Fall. Durch diese Vitalfärbungsversuche ist mithin gezeigt, daß in der Tat bei der Kombination zweier miteinander unter Gruppenbildung reagierender Gametensorten die eine Sorte immer diejenige ist, die sich festsetzt, während die der anderen Sorte die festsitzende umschwärmen, und daß zugleich die sich festsetzenden mit den beweglicheren Gametensorten identisch sind. Das heißt aber, daß es bei *Ectocarpus* nicht nur zwei Sorten von Gameten gibt, die von verschiedenen Pflanzen gebildet werden, sondern daß man diese beiden Sorten nach dem Grad ihrer Beweglichkeit und dem Verhalten bei der Gruppenbildung auch als männliche und weibliche unterscheiden kann.

4. Kopulationsbedingende Faktoren.

BERTHOLD hatte schon beobachtet, daß Gameten zuvor dunkel gehaltener Pflanzen bei richtiger Kombinierung männlicher und weiblicher Sorten zunächst überhaupt nicht oder nur sehr schwach kopulieren und daß die stürmische Gruppenbildung erst nach einiger Zeit einsetzt. Auch diese Angaben des ausgezeichneten Beobachters konnte ich bestätigen. Die Gameten sind am frühesten Morgen gleich nach Entlassen aus den Gametangien noch nicht recht kopulationsreif und werden es erst nach einiger Zeit. Da inzwischen mein Mitarbeiter MOEWUS (1933) für Süßwasseralgen gezeigt hat, daß die Kopulation unter Gruppenbildung von der Bildung zweier geschlechtlich verschiedener „Reiz“stoffe abhängig ist, diese Stoffe jedoch erst nach einem halbstündigen Aufenthalt der Gameten in Licht in genügender Konzentration im Kulturmedium vorhanden sind, so wird wohl diese „Unreife“ der Gameten von *Ectocarpus* in derselben Weise

zu erklären sein, zumal man, wie wir noch sehen werden, auch bei *Ectocarpus* das Vorhandensein zweier verschiedener sexueller Reizstoffe annehmen muß.

Entsprechend der „Unreife“ gibt es auch eine „Überreife“ der *Ectocarpus*-Gameten, d. h. in vorgerückter Nachmittagsstunde ergeben die noch beweglichen männlichen und weiblichen Gameten beim Zusammenbringen keine Gruppenbildung und Kopulation mehr. Das ist besonders der Fall, wenn von einer oder beiden Gametensorten nur noch wenig Material in der Isolierschale vorhanden war. Fügt man jedoch aus den Stammkulturen, in der inzwischen vielfach weitere Gameten gebildet werden, frisches Gametenmaterial hinzu, dann erhält man mit denselben Gametensorten wieder gute positive Reaktionen. Das geschieht vielfach schon durch Zufügung von Material von nur einer Sorte aus der Ausgangskultur. Auch diese Erfahrungen lassen sich durch die „Reiz“stoffe erklären, die bei den „überreifen“ Gameten mehr oder minder aufgebraucht sind, während durch Zufügung von frischem Gametenmaterial wieder Reizstoffe zugefügt werden und daher Gruppenbildung und Kopulation möglich ist.

Schon oben wurde hervorgehoben, daß man für die Gruppenbildung von *Ectocarpus* das Vorhandensein zweier verschiedener Reizstoffe annehmen muß. Das ergibt sich aus folgender Beobachtung: Am frühen Morgen sind die männlichen wie die weiblichen Gameten, wie schon an anderer Stelle bemerkt, beide gleich gut beweglich. Bringt man nun isolierte männliche und weibliche Gameten in einem hohlgeschliffenen Objektträger zusammen, so beobachtet man nach kurzer Zeit, daß nun Gameten der einen Sorte in großer Anzahl sich festsetzen und ihre Geißeln verlieren, während die der anderen Sorte in Mengen um vereinzelt festsitzende sich anhäufen und dadurch die Gruppenbildung zustande kommt. Die isoliert gebliebenen weiblichen Gameten sind dagegen nach wie vor gleichmäßig beweglich. Es muß also durch das Zufügen der männlichen Gametensorte ein Einfluß auf die weiblichen stattfinden, der sie veranlaßt, ihre Bewegung aufzugeben und sich festzuheften, und umgekehrt muß nun von den festsitzenden weiblichen Gameten ein Einfluß ausgehen, der die sonst gleichmäßig herumschwimmenden männlichen Gameten zur Ansammlung, d. i. Gruppenbildung um die weiblichen veranlaßt. Die nächstliegende Annahme zur Erklärung dieser Erscheinung ist die, daß es sich hierbei um die Abgabe zweier verschiedener chemotaktisch wirkender Stoffe von den Gameten an die Kulturflüssigkeit handelt. Es wurde daher schon im Frühjahr 1926

versucht, die Kulturflüssigkeit der isolierten Gametensorten durch Filtration durch BERCKEFIELD-Filter von den Gameten selbst zu trennen, um auf diese Weise das Vorhandensein und die Wirksamkeit der angenommenen Reizstoffe prüfen zu können. Die Versuche führten jedoch damals nicht zum Ziele, was bei der geringen Menge der zur Verfügung stehenden Kulturflüssigkeit und der Umständlichkeit des Verfahrens nicht weiter verwunderlich ist. Doch waren diese Beobachtungen der Ausgangspunkt für die späteren Versuche von MOEWUS (1933) bei *Chlamydomonas eugametos* und anderen Süßwasser-algen, die mit den viel leichter zu handhabenden Membranfiltern zu vollem Erfolg geführt haben. Leider haben Versuche im Frühjahr 1933 mit Hilfe von Membranfiltern, bei *Ectocarpus* die Stoffe nachzuweisen, wieder keinen Erfolg gehabt, denn der Versuch konnte infolge Mangel an Material nur einmal durchgeführt werden (12. Mai 1933). Dabei ergab die Kombination Nr. 54 \times Bakterien + Filtrat von Nr. 55 in einem Falle Ansätze zur Gruppenbildung, doch war keine sichere Feststellung möglich. Da nicht mit Bakterienreinkulturen gearbeitet wurde, so ist dieses ungewisse Resultat verständlich.

Abgesehen von den Erscheinungen der „Früh- und Überreife“ fielen an manchen Tagen vereinzelte Kombinationen von männlichen und weiblichen Gametensorten negativ aus. Solche Fälle sind schon in den Tabellen der Veröffentlichung von 1925 mitgeteilt, ohne daß im Text besonders darauf hingewiesen worden war, weil es in jenem Zusammenhang nur darauf ankam, die prinzipiellen Erscheinungen zur Darstellung zu bringen. Die gleichen Erfahrungen konnten in allen Versuchsjahren gelegentlich gemacht werden, ohne daß es möglich war, einen stichhaltigen Grund für diesen negativen Ausfall ausfindig zu machen. (Schon in dem früheren Kapitel S. 127 wurde ja eine solche Hemmung bei der Pflanze Nr. 28 im Jahre 1927 genauer mitgeteilt, die durch einfache Übertragung mit einer trockenen Pipette auf ein anderes Glas behoben worden war.) Da an anderen Tagen bei den gleichen Gametenkombinationen starke positive Gruppenbildung erfolgt, zudem vielfach auch am gleichen Tage bei weiterer Gametenbildung in der Kulturschale nach neuerlicher Isolierung und Kombination positive Reaktion erhalten wurde, so war ich seit 1925 geneigt, die negativen Ergebnisse schwer definierbaren Milieuveränderungen zuzuschreiben, so wie das später CZURDA (1930) für verschiedene Zygnetalen auf Grund ähnlicher Erfahrungen angenommen hat. Wenn allerdings CZURDA den negativen Ergebnissen dieselbe Wichtigkeit für die Feststellung der Geschlechtsverteilung zuzu-

sprechen scheint, und glaubt, daß durch Nichtbeachtung dieser Fälle „eine relative Sexualität vorgetäuscht werden kann“, so beruht das auf einem Mißverständnis; denn einmal haben meine Mitarbeiter und ich seit 1925 „diesen Dingen eine entsprechende Beachtung gewidmet“ und dann haben uns solche negativen Ergebnisse nie „die Existenz einer Erscheinung nahegelegt, die in den Erscheinungskomplex der relativen Sexualität gehört“. Zur Feststellung von relativer Sexualität wurden selbstverständlich nur positive Reaktionen benutzt und auch für die Bestimmung des Geschlechts der einzelnen Pflanzen nur die positiven Reaktionen herangezogen.

Im allgemeinen spielen die nicht feststellbaren geringen Milieuunterschiede wenigstens für den positiven Ausfall der Kombination nur eine geringfügige Rolle, und sie lassen sich, wenn genügend Gametenmaterial an dem betreffenden Tage vorhanden ist, mit Leichtigkeit ausschalten. Dagegen scheinen diese nicht faßbaren Außenfaktoren nach den Erfahrungen des Jahres 1926 auf die verschiedene Stärke (Valenz) der männlichen und weiblichen Gametensorten gelegentlich einen nicht unerheblichen Einfluß ausüben, wie wir im nächsten Kapitel noch sehen werden. Bei *Acetabularia* hat HÄMMERLING vielfach den Einfluß äußerer und innerer Faktoren auf Gruppenbildung und Kopulation festgestellt, worüber in der in diesem Heft erschienenen Arbeit genauer berichtet ist.

5. Die verschiedene Stärke der männlichen und weiblichen Gametensorten.

Im Jahre 1925 war sowohl mir selbst wie unabhängig davon Herrn Dr. JOLLOS, der auf meinen Wunsch gleichzeitig eine größere Zahl von Kombinationen geprüft hatte, ein deutlicher Unterschied in dem geschlechtlichen Verhalten der verschiedenen Gametensorten aufgefallen. Bei einigen Kombinationen war schon nach wenigen Sekunden, spätestens nach etwa $\frac{1}{2}$ Minute der ganze Ausschluß voll von charakteristischen Befruchtungsgruppen. Bei anderen trat die Reaktion etwas später ein, und die Befruchtungsgruppen waren in deutlich geringerer Zahl anzutreffen, und bei wieder anderen war diese Zahl noch erheblich geringer, manchmal bloß zwei, drei in einem Gesichtsfeld. Schließlich wurden Kombinationen angetroffen, bei denen nur ganz vereinzelt Gruppen, etwa 2—5 im ganzen Ausschluß, angetroffen wurden. Bei Prüfung derselben Kombinationen an späteren Tagen konnte man die gleiche verschieden starke Reaktion feststellen, und bei der Prüfung sämtlicher Kombinationen wurde daraufhin

der Grad der Reaktion mitnotiert, d. h. ganz starke Reaktion wurde mit 3 Kreuzen, mittelstarke mit 2 und schwache oder ganz schwache mit 1 Kreuz bezeichnet. Schon BERTHOLD (1897) fand „allgemein eine Abstufung des geschlechtlichen Gegensatzes derart, daß einzelne Exemplare nur schwach ausgesprochenen Geschlechtscharakter besaßen, andere dagegen sehr energisch männlich oder weiblich reagierten“. Die Erfahrungen vom Frühjahr 1925 haben das durchgängig bestätigt, indem 2 Beobachter unabhängig voneinander die verschiedenen ♂ und ♀ Pflanzen von *Ectocarpus* nach der Stärke ihrer Reaktion als starke, mittelstarke und schwache ♂ resp. ♀ bezeichnen konnten. Fraglos muß also die verschieden starke Reaktion der verschiedenen Gametensorten irgendwie durch die verschiedene Konstitution der betreffenden gametenliefernden Pflanzen bedingt sein.

Der Grad der Sicherheit, mit der die Stärke der Reaktion einer Kombination festgestellt werden kann, ist allerdings verschieden und er hängt in hohem Maße von den Bedingungen ab, unter denen die Beobachtung vorgenommen wird; und zwar sind es zwei Bedingungen, die ohne Rücksicht auf die Konstitution der betreffenden Gametensorte einen hemmenden Einfluß auf die Stärke der Reaktion aufweisen. Die eine ist die geringe Anzahl von Gameten, die zu dem Versuch verwendet werden, die zweite der späte Zeitpunkt der Vornahme der Kombination im Laufe des Tages, Bedingungen, auf die im vorigen Kapitel ja schon hingewiesen worden war. Sowohl bei geringem Material als auch bei der Vornahme der Kombination in den späteren Nachmittagsstunden tritt die erwartete Reaktion entweder in zu geringer Stärke ein oder sie bleibt überhaupt aus. Falls in den Vormittagsstunden noch reichlich Gameten in der Ausgangskultur vorhanden waren und die betreffende Kombination von neuem angesetzt wurde, wurde in der Regel bei einem zweiten Versuch die Stärke der Reaktion richtig erhalten. Auf diese Weise war es bei den Versuchen im Jahre 1925 in den weitestmeisten Fällen möglich, bei den wichtigeren Gametensorten, besonders denen, bei denen relative Sexualität beobachtet wurde, den Stärkegrad der betreffenden starken oder schwachen Gametensorte festzustellen.

Bei den Versuchen des Jahres 1926, zu denen ein größeres, aber auch viel verschiedenartigeres Material (was Herkunft wie die Größe der Pflanzen anlangt) zur Verfügung stand, wurden während der ganzen Versuchsdauer viel größere Schwankungen bei der Geschlechtsreaktion der verwendeten Gametensorten bemerkbar. Das trat schon darin zutage, daß die eben erwähnten beiden Außen-

bedingungen, zu geringes Material und Prüfungen in den Nachmittagsstunden, noch einen viel stärkeren Einfluß ausübten als im Jahre 1925. Die Konstitution der verwendeten Gametensorten war also viel stärker modifizierbar als im Jahre vorher. Aber auch in den früheren Vormittagsstunden wurde schon in diesem Jahre eine viel stärkere Variabilität der Reaktion bei ein und derselben und erst recht beim Vergleich verschiedener Gametensorten beobachtet. Aus den Versuchen des Jahres 1926 allein wären wir wohl nicht zu der Feststellung verschiedener sexueller Stärke der verschiedenen männlichen und weiblichen Gametensorten gekommen. Die Erfahrungen von HÄMMERLING im Jahre 1927 und von mir im Jahre 1933 ließen jedoch wiederum die verschiedene Stärke der Reaktion deutlich erkennen, das Material scheint einheitlicher und nicht so leicht modifizierbar gewesen zu sein wie das des Jahres 1926. Leider war es nicht umfangreich genug, um genügend Kombinationen herstellen zu können, so daß Fälle von relativer Sexualität in diesen Jahren nicht festgestellt werden konnten.

6. Relative Sexualität.

Als „relative Sexualität“ bezeichnete ich eine positive sexuelle Reaktion zwischen zwei verschiedenen Gametensorten desselben Geschlechts. Dabei wurde angenommen, daß die betreffenden Gametensorten verschiedene sexuelle Stärke (Valenz) besäßen und bei Vorhandensein eines physiologischen Unterschiedes im Geschlechtsverhalten die Gameten mit schwächerer Valenz nun das Verhalten des entgegengesetzten Geschlechtes annehmen würden. Da im Falle von *Ectocarpus* die männlichen und weiblichen Gameten, wie oben geschildert wurde, sich stets verschieden verhalten und dieses verschiedene Verhalten, mit Sicherheit feststellbar war, so trifft für *Ectocarpus* diese letztere Annahme zu. Die wichtigste Voraussetzung für die sichere Feststellbarkeit einer relativen Sexualität bei *Ectocarpus* ist also der Nachweis einer strengen Zweigeschlechtlichkeit bei dieser Braunalge. Nach dem, was in dem früheren Kapitel näher ausgeführt wurde, kann dieser Nachweis für den *Ectocarpus siliculosus* von Neapel als gesichert angesehen werden. Es liegt nicht der geringste Anhaltspunkt vor, daß es, abgesehen von den oben beschriebenen wenigen Ausnahmen, bei *Ectocarpus* monözische oder versteckt monözische Individuen gibt. Damit ist die erste und wesentlichste Voraussetzung für den Nachweis relativer Sexualität erbracht. Die zweite Voraussetzung: die Annahme einer verschieden starken Valenz

der sexuellen Determination der betreffenden Pflanzen resp. Gameten bedeutet, wenn sich eine solche verschiedene Stärke objektiv nachweisen läßt, natürlich eine erhebliche Erleichterung bei der Durchführung von Kombinationsversuchen für den Nachweis der relativen Sexualität. Wenn dieser Nachweis aber infolge modifizierend wirkender Versuchsbedingungen nicht zu erbringen ist, so müssen sich trotzdem Fälle von relativer Sexualität bei genügend großer Zahl der Versuche feststellen lassen, und zwar um so sicherer, je sicherer das Geschlecht der verwendeten Pflanzen durch andere Kombinationen geprüft und sicher festgestellt ist. Wie nach den Angaben im vorigen Kapitel ohne weiteres ersichtlich ist, findet sich in dieser Hinsicht ein Unterschied in den Befunden über relative Sexualität vom Frühjahr 1925 und 1926. Während im Jahre 1925 bei den meisten Fällen von relativer Sexualität die stärkere oder schwächere Valenz der betreffenden Pflanzen mit großer Wahrscheinlichkeit festgestellt werden konnte, war dies in den Versuchen vom Jahre 1926 in den meisten Fällen nicht möglich, und zwar wegen der oben bereits erwähnten stärkeren Modifizierbarkeit des Materials in diesem Jahre.

Im Jahre 1925 waren unter 400 Kombinationen, die von 56 Gametensorten durchgeführt worden waren, 15mal eine Geschlechtsreaktion zwischen 2 Gametensorten des gleichen Geschlechtes beobachtet worden, und zwar sowohl zwischen 2 weiblichen Gametensorten, wie zwischen 2 männlichen Gametensorten. Bei diesen Fällen von relativer Sexualität waren insgesamt 12 Individuen beteiligt, nämlich die ♂ Nr. 33, 35, 36 und 28 und die ♀ Nr. 4, 7, 13, 14, 23, 30, 52 und 55. Auf die genauere Schilderung dieser Fälle sei unter Hinweis auf die vorläufige Mitteilung verzichtet und nur eine Tabelle (Tab. 7) als Beispiel der Versuche dieses Jahres wiedergegeben. Es handelt sich um einen Fall, bei dem männliche Gameten miteinander positiv reagiert haben. Von den dabei in Frage kommenden Pflanzen haben sich Nr. 33, 35, 38 und 40 als ♂ und 33 und 32 als ♀ erwiesen. Die Gameten Nr. 33 ergaben in allen Kombinationen, auch in solchen mit anderen ♀, so mit den ♀ 34, 35, 39, 41 und 43 starke oder mittelstarke Reaktion, Nr. 35 dagegen in denselben Kombinationen nur mittelstarke bis schwache. Da auch Nr. 38 sich wieder als stark erwiesen hat, 37 aber mit 33 und 38 positiv, wenn auch sehr schwach, reagierte, so kann man in diesem Falle wohl annehmen, daß die schwächeren Gameten Nr. 35 diejenigen sind, die bei der Kombination mit den anderen stark männlichen Gameten weiblich reagierten.

Tabelle 7.

Kombination der Gameten von 6 Pflanzen von *Ectocarpus siliculosus*.
(Versuche von 1925.)

Nr. 33, 35, 38 und 40 ♂♂; Nr. 31 und 32 ♀♀. Die Zahlen (1—3) bedeuten verschiedene Stärke der sexuellen Tendenz der Gameten. Das schwache ♂ Nr. 35 reagiert positiv mit dem starken ♂ Nr. 33, desgleichen mit ♂ Nr. 38. * nur 3 Gruppen.

	♂ 33	♂ 35	♂ 38	♂ 40	♀ 31	♀ 32
♂ 33	—	1	—	—	3	3
♂ 35	1	—	1*	—	3	2
♂ 38	—	1*	—	—	3	3
♂ 40	—	—	—	—	3	2
♂ 31	3	2	3	3	—	—
♀ 32	3	2	3	2	—	—

	♀ 34	♀ 37	♀ 39	♀ 41	♀ 43
♂ 33	3	2	3	2	3
♂ 35	1	2	1		2

Im Jahre 1926 wurden 23 Fälle von relativer Sexualität unter 683 Kombinationen, die von insgesamt 99 Pflanzen angestellt worden waren, festgestellt. Der Prozentsatz ist also ungefähr derselbe in beiden Jahren, doch wurden im Jahre 1925 mehrere Fälle von relativer Sexualität bei weiblichen als bei männlichen Gameten festgestellt, während umgekehrt im Jahre 1926 die Zahl der Fälle von männlicher relativer Sexualität weit überwog. Es waren insgesamt 22 Individuen beteiligt, und zwar die ♂ Nr. 9, 13, 21, 23, 25, 35, 37, 42, 46, 60, 68, 69, 82, 83, 84, 87, 88, 101 und 102 und die ♀ Nr. 22, 24 und 26.

Der erst beobachtete Fall von relativer Sexualität im Jahre 1926 war der zwischen den Männchen Nr. 9 und Nr. 13 vom 13. März. Nr. 9 hatte sich 2 Tage vorher bei Kombination mit vier verschiedenen Weibchen (Nr. 6, 10, 11, 12) als sehr stark reagierende männliche

Tabelle 8.

Kombination der Gameten von 10 Pflanzen von *Ectocarpus siliculosus*.
(Versuche von 1926.)

Nr. 21, 23, 25 und 37 ♂♂, Nr. 20, 22, 24, 26 und 28 ♀♀. Die Zahlen 1—3 bedeuten die verschiedene Stärke der sexuellen Tendenz der Gameten. Fälle von männlicher und weiblicher relativer Sexualität.

		♂					♀				
		21	23	25	35	37	20	22	24	26	28
♂	21	0	1	1—2	2	2		3	2	2	2
	23	1	0	2			2	2	3	3	2
	25	1—2	2	0			3	3	2	2	
	35	2			0	0					3
	37	2			0	0				2	3
♀	20		2	3			0				
	22	3	2	3				0	1	1	
	24	2	3	2				1	0	0	
	26	2	3	2		2		1	0	0	
	28	2	2		3	3					0

Gametenpflanze erwiesen, während Nr. 13 am 13. März sowie am 15. und 16. März ebenfalls mit mehreren anderen weiblichen Pflanzen gut reagiert hatte (Nr. 10, 18, 12, 15, 24). Leider konnte diese Reaktion zwischen ♂ 9 und ♀ 13 nur einmal angesetzt werden, da später nie gleichzeitig genügend Gametenmaterial von beiden zur Verfügung stand. Dagegen konnte mehrmals die positive Kopulation zwischen den männlichen Gameten von Nr. 21 und 23, 21 und 25 sowie 23 und 25 beobachtet werden (am 20., 22., 24. März). Auch in diesem Falle waren alle übrigen Kombinationen mit eindeutigen ♀ stets positiv, solche mit sicheren ♂ stets negativ ausgefallen, und zwar mit einer ganz großen Anzahl verschiedener ♀ und ♂ Gameten-sorten. Auffallend ist, daß hierbei die Reaktion zwischen ♂ Nr. 21 und 23 verhältnismäßig sehr stark war, daß sie etwa den Stärkegrad 2 erreichte (Tab. 8). Eine Entscheidung darüber, welche der miteinander reagierender Pflanzen als stark männlich und als schwach männlich anzusprechen war, konnte infolge des schon oben hervor-gehobenen starken Variierens bei der Reaktion nicht mit Sicherheit

entschieden werden, wenn auch manche der Kombinationen darauf hinzuweisen schienen, daß man Nr. 25 als starkes ♂ bezeichnen konnte. Die Versuche mit diesen Pflanzen sind in der Tabelle 8 zusammengestellt, gleichzeitig mit denen der ♀ Nr. 20, 22, 24, 26, 28, von denen 22, 24 und 26 nun ihrerseits miteinander reagierten, also Fälle von weiblicher relativer Sexualität darstellten. Hierbei ließen sich mit einiger Wahrscheinlichkeit die ♀ 24 und 26 als starke ♀, Nr. 22 als schwaches ♀ ansprechen; doch war auch hier die Zahl der ausgeführten Kombinationen nicht groß genug, um diese Annahme völlig sicherzustellen. Nur soviel steht nach Kombination mit anderen eindeutigen ♂ (wie Nr. 35, 37, 42) sowie der negativen Reaktion mit sicheren anderen ♀ (wie Nr. 7, 8, 27, 39, 40) fest, daß Nr. 22, 24 und 26 sicher drei weibliche Pflanzen sind.

Die bisher berichteten Fälle von weiblicher wie männlicher relativer Sexualität waren an Pflanzen festgestellt worden, bei denen noch nicht kurz nach Sonnenaufgang beim Entlassen der Gameten die einzelnen Pflanzen auf Zwitterigkeit geprüft worden waren. Das geschah erst nach den oben berichteten Erfahrungen bei den Pflanzen 50—53. Ich gebe daher noch eine Tabelle, in der die Versuche zusammengestellt sind von einer Serie von männlichen Pflanzen, die gleichfalls an verschiedenen Tagen miteinander reagierten und bei denen diese Kontrolle sehr genau vorgenommen worden war (Tab. 9). Bei einem Teil der Pflanzen war es zudem möglich, ihr Geschlecht durch Kombination mit einer großen Anzahl von anderen männlichen und weiblichen Pflanzen zu prüfen. Ein genauer Auszug aus dem Versuchsprotokoll von 6 Tagen, in dem alle positiven und negativen Reaktionen der in Frage kommenden Pflanzen mitgeteilt sind, gibt darüber nähere Auskunft (Tab. 10). Es handelt sich um die ♂ Nr. 68, 69, 80, 82, 83, 84, 87 und 88. In den meisten Fällen lag ganz schwache Reaktion vor, nur bei der Kombination 68×87 war einigemal die Reaktion etwas stärker. Leider läßt sich auch hier aus den Versuchsprotokollen aus den schon mehrmals erwähnten Gründen nicht entnehmen, welche der miteinander reagierenden männlichen Pflanzen als stark männlich, welche als schwach männlich aufzufassen sind. Doch geht sowohl aus den positiven wie negativen Reaktionen, die in dem Auszug aus dem Versuchsprotokoll wiedergegeben sind, unzweideutig hervor, daß es sich um männliche Pflanzen hierbei handelt. Wie aus dem Protokoll ersichtlich, gaben die männlichen Gameten Nr. 87 an drei verschiedenen Tagen (13., 14. und 19. April) positive Reaktion mit verschiedenen anderen männlichen Pflanzen (Nr. 82, 68, 83), und die

Tabelle 9.

Kombination der Gameten von 25 Pflanzen von *Ectocarpus*.

(Versuche von 1926.)

Bezeichnungen wie bei der vorigen Tabelle, Fälle von männlicher relativer Sexualität.

		♂													♀											
		68	69	80	82	83	84	85	87	88	92	70	71	72	73	74	75	76	78	86	89	90	91	93	94	95
♂	68	0	0	1	0	0		0	1-2	1	0	2	3	2-3		2	2		1	3			0			
	69	0	0		0				0	1	0		2	2			2			2						
	80	1		0	0			0	0	0	0	2				1		1-2	2							
	82	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	2				1				3	2					
	83	0			0	0	1	0	1	0	0					1				3	2					
	84				0	1	0	0	0	1						1-2		2		3	2-3					
	85	0		0	0	0	0	0	0	0		3	2	1	2	2				3	3					
	87	1-2	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	2	3	2	2	2	3	1	2	2	2				1
	88	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0			1					1-2	3	2	3	2	2	2	2
	92	0	0	0	0	0			0	0	0			2					2	2	2	2	2	3	2-3	2
♀	70	2		2	2			3	0			0	0	0	0	0			0							
	71	3	2					2	2			0	0	0	0	0	0		0							
	72	2-3	2					1	3	1	2	0	0	0	0	0	0			0						
	73							2	2			0	0	0	0	0	0			0						
	74	2					1-2	2	2			0	0	0	0	0	0	0	0							
	75	2	2	1	1	1			2				0	0	0	0	0	0		0						
	76						2		3							0	0	0	0							
	78	1		1-2					1	1-2	2		0			0		0	0							
	86	3	2	2	3	3	3	3	2	3	2	0		0	0					0	0					
	89				2	2	2-3	3	2	2	2										0	0	0	0	0	0
	90								2	3	2											0	0	0	0	0
	91	0								2	2											0	0	0	0	0
	93									2	3											0	0	0	0	0
	94									2	2-3											0	0	0	0	0
	95								1	2	2											0	0	0	0	0

Gametensorte Nr. 88 reagierte an zwei verschiedenen Tagen (15. und 19. April) mit den ♂ Nr. 68 und 69 resp. 84.

Schließlich sei in der Tabelle Nr. 11 noch die positive Reaktion der ♂ Nr. 101 und 102 sowie ihre Reaktion mit verschiedenen sicher

Tabelle 10.

Auszug aus dem Protokoll der Kombinationsversuche
vom 13. April bis 19. April 1926.

Nr. 68, 69, 80, 82, 83, 84, 85, 87, 88 ♂♂, Nr. 70, 71, 72, 73, 74, 75, 76, 78, 86, 89, 90, 91, 93, 94, 95 ♀♀. Die verschiedene Zahl der + hinter den Kombinationen bedeutet die Stärke der Reaktion, +| bedeutet Reaktion zwischen 1 und 2, — bedeutet negative Reaktion, * vor der Kombination Fälle von relativer Sexualität

13. IV.	82 × 70 ++	87 × 71 ++	87 × 85 —		
	*82 × 87 +	87 × 72 +++	87 × 80 —		
		87 × 73 ++	82 × 85 —		
		87 × 74 ++			
		87 × 75 ++			
		87 × 76 +++			
14. IV.	*68 × 80 +	80 × 70 ++	68 × 80 —		
	68 × 86 ++	80 × 86 ++	68 × 85 —		
	*68 × 87 +				
	68 × 70 +				
	68 × 72 +++				
	68 × 75 ++				
	68 × 86 +++				
	*68 × 87 ++				
15. IV.	68 × 71 +++	69 × 71 ++	86 × 92 ++	88 × 78 +	68 × 69 —
	68 × 72 ++	69 × 72 ++		88 × 89 +	68 × 92 —
	68 × 74 ++	69 × 86 +		88 × 72 +	69 × 92 —
	68 × 78 +	*69 × 88 +		88 × 86 ++	88 × 92 —
	68 × 86 +++				
	*68 × 88 +				
16. IV.	80 × 78 +	88 × 78 +—	88 × 80 —		
		88 × 90 ++	88 × 91 —		
			88 × 92 —		
17. IV.	68 × 75 +	82 × 75 +	83 × 87 +	87 × 75 ++	
		82 × 86 +	83 × 75 +		
	68 × 80 —	69 × 82 —	83 × 85 —	87 × 82 —	
	68 × 82 —	69 × 87 —		87 × 83 —	
	68 × 85 —	69 × 88 —		87 × 88 —	
	68 × 87 —				
	68 × 88 —				
19. IV.	82 × 86 +++	*83 × 84 +	84 × 86 +++	88 × 86 +++	
	82 × 89 ++	83 × 86 +++	*84 × 88 +	88 × 89 ++	
		*83 × 87 +	84 × 89 +++	88 × 90 +++	
		83 × 89 ++		88 × 91 ++	
			87 × 86 ++	88 × 93 ++	
			87 × 89 ++	88 × 94 ++	
				88 × 95 ++	
	82 × 83 —	83 × 88 —	87 × 85 —	88 × 92 —	
	82 × 85 —		87 × 88 —		
	82 × 87 —	84 × 85 —	87 × 92 —		
	82 × 88 —	84 × 87 —			
	82 × 92 —				

weiblichen Pflanzen wiedergegeben. Nach diesen Versuchen scheint Nr. 102 das stärkere ♂ zu sein, doch ist auch das nur eine Vermutung, die mangels einer größeren Zahl von Kombinationen nicht

Tabelle 11.

Kombination der Gameten von 8 verschiedenen Pflanzen: 4 männlichen und 4 weiblichen (Versuche von 1926).

Bezeichnungen wie in Tab. 7. Ein Fall von männlicher relativer Sexualität.

		♂				♀			
		101	102	113	115	96	97	98	103
♂	101	0	1	0		2	2-3	2	2-3
	102	1	0	0	0	2-3	3	2-3	2
	113	0	0	0			2	3	
	115		0		0		2	2	
♀	96	2	2-3			0	0	0	0
	97	2-3	3	2	2	0	0	0	0
	98	2	2-3	3	2	0	0	0	0
	103	2-3	2			0	0	0	0

eingehender geprüft werden konnte. Dagegen ist in diesem Falle die Prüfung bei einzelnen Pflanzen auf Zwitterigkeit sehr genau und sorgfältig durchgeführt worden, und auch hier geben die doch immerhin zahlreichen Kombinationen von vier verschiedenen Tagen genügende Sicherheit, daß es sich um reine ♂ dabei handelt.

Die hier mitgeteilten Befunde scheinen mir kaum ein andere Deutung zuzulassen als in dem hier geschilderten Sinne als Fälle von relativer Sexualität. Welche der dabei in Frage kommenden Gametensorten bei Kopulation der Gameten desselben Geschlechts sich in ihrem sexuellen Verhalten geändert haben und somit die eigentlich „relativ sexuellen“ darstellen, konnte allerdings in den meisten Fällen nicht nachgewiesen werden. In manchen Versuchen, besonders denen vom Jahre 1925, ließ sich nur mit einiger Wahrscheinlichkeit der Schluß ziehen, daß es die schwach reagierenden Sorten waren. Der exakte Nachweis dafür ließe sich nur durch

Vitalfärbung der verwendeten Gameten führen, doch konnte dieselbe, wie schon oben erwähnt, leider nicht bei Fällen von relativer Sexualität bisher in Anwendung gebracht werden. Soviel steht aber auch ohne diesen Nachweis fest, daß in diesen abnormen Fällen das geschlechtliche Verhalten einer der kopulierenden Gametensorten ein anderes ist als sonst, nämlich das des entgegengesetzten Geschlechts. Eingehender habe ich mich über das Zustandekommen von relativer Sexualität und ihre Bedeutung für eine allgemeine Sexualitätstheorie in verschiedenen zusammenfassenden Darstellungen (HARTMANN, 1929, 1931) ausgelassen. Da ich diesen Ausführungen nichts weiter hinzuzufügen habe, sei hier unter Hinweis auf diese Arbeiten auf eine weitere Diskussion verzichtet.

7. Die Art der Geschlechtsbestimmung von *Ectocarpus*.

Nach den in dem früheren Kapitel berichteten Beobachtungen und Versuchen unterliegt es wohl keinem Zweifel, daß der *Ectocarpus siliculosus* von Neapel getrenntgeschlechtlich ist. Damit ist jedoch nicht das geringste darüber gesagt, ob diese Geschlechtstrennung erblich, genetisch bedingt oder ob sie in irgendeiner Weise durch Außenbedingungen bestimmt ist, durch die die Pflanzen mehr oder minder schon vor ihrer Gametenbildung veranlaßt werden, nur Gameten eines Geschlechtes, entweder des männlichen oder des weiblichen, zu bilden. Im letzteren Falle läge dann phänotypische Geschlechtsbestimmung vor. Schon die oben berichteten Fälle von dem gelegentlichen Vorkommen monözischer Pflanzen legen nun den Gedanken nahe, daß tatsächlich phänotypische Geschlechtsbestimmung vorliegt. Doch beweisen diese Fälle insofern nichts für den Modus der Geschlechtsbestimmung, als ja bei ihnen nicht zu ermitteln war, ob die beiderlei Gameten tatsächlich von einer einzigen Pflanze stammten und nicht vielmehr in der scheinbar einheitlichen Pflanze mehrere Individuen verwachsen waren. Ja, alles, was an jener Stelle mitgeteilt wurde, sprach ja für diese letztere Erklärung, und es konnte niemals an einer aus einem einzigen Zellfaden erwachsenen Pflanze oder Pflanzenteil zweierlei Sorten von Gameten nachgewiesen werden. Nun hat es sich schon 1925 gezeigt, daß nicht nur in der Regel die einzelnen ganzen Pflanzen oder Teilstücke einer ganz großen *Ectocarpus*-Pflanze in ihrem sexuellen Verhalten völlig gleich waren, sondern daß auch ganze Büschel von Einzelpflanzen, die auf Fäden von *Scytosiphon lomentarius* saßen, in den meisten Fällen sich als sexuell gleich erwiesen. Ja, oft waren sämtliche Büschel, die auf einem *Scytosiphon*-Faden festsaßen, entweder

nur männlich oder nur weiblich. (Vgl. z. B. die Pflanzen mit fortlaufenden Nummern der Tab. 8.) Die gleichen Erfahrungen wurden im Jahre 1927 und im Jahre 1933 gemacht. Alle diese Erfahrungen sprechen natürlich in hohem Maße dafür, daß die Geschlechtsbestimmung bei *Ectocarpus* phänotypisch erfolgt.

Ein sicherer Beweis kann natürlich auf Grund solcher Beobachtungen nicht erbracht werden, das ist nur möglich auf Grund exakter Kulturversuche. Nun besitzen, wie schon BERTHOLD festgestellt hat, sowohl die männlichen wie weiblichen Gameten von *Ectocarpus* die Fähigkeit, sich parthenogenetisch zu entwickeln. Da die Gameten ja von haploiden Pflanzen gebildet werden, so müssen sämtliche parthenogenetischen Keimlinge einer Pflanze und ihre gesamte Nachkommenschaft genetisch alle gleich sein. Dadurch ist die Möglichkeit gegeben, zum mindesten den Modus einer phänotypischen Geschlechtsbestimmung, wenn ein solcher vorliegen sollte, sicher festzustellen. Lassen sich nämlich nach Aufzucht und Gametenbildung solcher parthenogenetischer Keimlingspflanzen beiderlei Sorten von Gameten und ihre Kopulation nachweisen, so muß phänotypische Geschlechtsbestimmung vorliegen.

Wenn auch die Kultur der azygoten Keimlinge leicht gelingt, (siehe oben S. 117) und auch relativ häufig Schwärmer, und zwar aus plurilokulären Sporangien, in solchen Kulturen gebildet werden, so ist der erwähnte Nachweis phänotypischer Geschlechtsbestimmung auf diese Weise doch mit größten Schwierigkeiten verbunden, und zwar aus dem Grunde, weil die in der Kultur gebildeten Schwärmer in der Regel nicht kopulieren. So gelang es bisher nur Herrn Dr. HÄMMERLING einige Male, mit vollkommener Sicherheit Kopulationen in Kulturen solcher azygoter Keimlinge zu erhalten, und zwar an den Keimlingen Nr. 40 aus dem Jahre 1927, deren in Neapel geprüfte Ausgangspflanze ein ♂ war. Vorher war schon 5mal mit dieser und anderen Pflanzen — auch in vielfachen Kombinationen mit anderen Pflanzen — eine Prüfung vorgenommen worden, ohne daß eine Kopulation eingetreten wäre. Erst am 3. Februar 1928 konnten sichere Kopulationen aus Keimlingen der Pflanze Nr. 40 nachgewiesen werden, und zwar in Kulturen verschiedener Vorgeschichte: in 2 stets getrennt gehaltenen Kulturen der Ausgangsgeneration, in einer Kultur der F_2 - und in einer weiteren der F_3 -Generation. Ob bei diesen späteren Generationen die Schwärmer (Gameten) ausnahmslos sich parthenogenetisch entwickelt haben, oder ob unbeobachtet Kopulationen vorgekommen sind, steht nicht fest, ist jedoch, da alle diese Kulturen von genetisch einheitlichen

haploiden männlichen Gameten abstammen, für die Prüfung der phänotypischen Geschlechtsbestimmung gleichgültig. Jedenfalls kopulierten die am 3. Februar 1929 entlassenen Gameten, und zwar in der Stärke 3. In den Originalschalen herrschte vorerst völlige Kopulationshemmung. Erst nach Zusatz neuer Nährlösung sowie in neuen Schalen fand die Kopulation statt. Bei späteren Prüfungen war sie nicht mehr sicher festzustellen, wenn auch wahrscheinlich vorhanden. Auch in den Keimlingskulturen zweier weiblichen Pflanzen, Nr. 23 und 41, fanden wahrscheinlich positive Kopulationen statt, doch konnte in diesen Fällen das Resultat nicht völlig gesichert werden. Für 4 verschiedene Zuchten der männlichen Pflanze Nr. 40 war dagegen die Kopulation sicher feststellbar. Dieses Ergebnis spricht sehr für phänotypische Geschlechtsbestimmung, besonders in Verbindung mit den oben berichteten Beobachtungen, daß viele dem gleichen Scytosiphonfaden angeheftete Pflanzen vom gleichen Geschlecht waren. Eine weitere Sicherstellung dieses Ergebnis an anderen Keimlingspflanzen wäre natürlich sehr wünschenswert, ist aber bis heute nicht gelungen.

8. Zur Kritik der relativen Sexualität.

Die Erscheinungen der relativen Sexualität, wie sie in der vorliegenden Arbeit erneut bestätigt und beschrieben sind, sind in den letzten Jahren von CZURDA (1930, 1932) und MAINX (1933) im Zusammenhang mit allgemeinen Fragen der Sexualität der niederen Organismen in Zweifel gezogen worden, und die beiden Forscher haben die von mir mitgeteilten Erscheinungen in anderer Weise umzudeuten versucht. Die Deutungsversuche der beiden Autoren weichen allerdings teilweise voneinander ab. CZURDA (1930, 1932) glaubt, wenn ich ihn recht verstehe, daß die von mir beschriebenen Fälle von relativer Sexualität bei *Ectocarpus* nur auf versteckte Monözie zurückzuführen seien. Diese Möglichkeit ist von mir von Anfang in Betracht gezogen worden, und die Versuche im Jahre 1926 waren in erster Linie darauf gerichtet, diese Möglichkeit nach jeder Richtung hin zu prüfen. Die in der vorliegenden Arbeit mitgeteilten Beobachtungen und Versuche zeigen wohl eindeutig, daß es bei *Ectocarpus siliculosus* aus Neapel nicht nur zwei verschiedene Sorten von Geschlechtspflanzen und Gameten gibt, sondern daß man auch diese verschiedenen Sorten stets deutlich physiologisch als männlich und weiblich unterscheiden kann. Damit ist die Grundvoraussetzung für das Vorkommen von relativer Sexualität, die

völlige Getrenntgeschlechtlichkeit, erwiesen. Da alle Pflanzen, deren Gameten Reaktionen mit Gameten des gleichen Geschlechts ergeben haben, durch vielfache andere Kombinationen, und zwar positive wie negative Kombinationen, mit sicheren männlichen und weiblichen Pflanzen stets eindeutig als männlich oder weiblich festgestellt werden konnten, so ist an dem Vorkommen von relativer Sexualität bei unserem Versuchsobjekt wohl kaum mehr zu zweifeln. Eine Erklärung durch versteckte Monözie müßte eine ganze Anzahl unbewiesener und unbeweisbarer Hilfsannahmen machen. Zunächst müßte angenommen werden, daß alle die betreffenden Pflanzen gemischtgeschlechtlich seien und beiderlei Sorten von Gameten bilden, daß aber strenge Selbststerilität vorliegt. Für diese Annahme läßt sich aber nicht der geringste Anhalt finden, ja die Tatsache, daß die Gameten der Pflanze Nr. 28 im Frühjahr 1927 miteinander kopulierten, ließe sich eher dagegen anführen. Allerdings haben wir selbst diese Pflanze nicht als echten Zwitter, sondern als eine Verwachsungspflanze gedeutet. Aber, zugegeben, es läge strenge Selbststerilität gemischtgeschlechtlicher Pflanzen vor, dann muß noch angenommen werden, daß die betreffenden relativ sexuellen Pflanzen auch gegenüber den meisten übrigen stets nur männlich oder nur weiblich reagierenden Pflanzen hinsichtlich des einen ihrer Geschlechtspartner steril wären, während der andere Geschlechtspartner regelmäßig kopulationsfähig ist. Denn die Tabelle 10 zeigte uns ja deutlich, daß auch diese „relativ-sexuellen“ Pflanzen den meisten übrigen Gametensorten gegenüber sowohl in positiver wie in negativer Reaktion sich eindeutig als männliche oder weibliche Pflanzen erwiesen haben, während sie nur mit jenen wenigen gleichgeschlechtlichen Gametensorten auch mit ihrem angenommenen sterilen anderen Geschlecht reagieren, und zwar immer schwach. Derartige Verhältnisse sind weder „an anderen Objekten experimentell sehr gut belegt noch allgemeinbiologisch sehr nahelegend“, vielmehr im höchsten Grade unwahrscheinlich. Wenn man allerdings den *Ectocarpus siliculosus* als gemischtgeschlechtlich betrachtet, weil bei Getrenntgeschlechtlichkeit in Klonkulturen keine Kopulation auftreten dürfte, wie das CZURDA (1930) anzunehmen scheint, so handelt es sich hierbei um die Verwechslung von Gemischtgeschlechtlichkeit und phänotypischer Geschlechtsbestimmung. Niemand wird den Wurm *Dinophilus apatris* mit seiner ausgesprochenen Geschlechtsverschiedenheit in Zwergmännchen und Weibchen für zwittrig ansprechen, weil parthenogenetische Eier beiderlei Geschlechter liefern, somit phänotypische Geschlechtsbestimmung vorliegt. Im Prinzip sind die Verhältnisse bei *Ectocarpus* die gleichen

wie bei *Dinophilus*. Es handelt sich zwar wahrscheinlich um phänotypische Geschlechtsbestimmung, dabei aber um sichere Getrenntgeschlechtlichkeit. Letzten Endes scheint aber CZURDA für *Ectocarpus* wohl überhaupt nicht das Vorhandensein zweier Geschlechter anzunehmen, sondern die Kopulation nur auf einen verschiedenen physiologischen Zustand einer einzigen Gametensorte zurückzuführen. Und damit kommen wir auf die Auffassung von MAINX und seine Anwendung für die relative Sexualität.

MAINX (1933) nimmt an, daß die Gametangien von *Ectocarpus* ihre Gameten in einem verschiedenen Zustand physiologischer Reife entlassen können. Sie seien zunächst stark schwärmfähig, schieden kein Chemotaktikum aus und verhielten sich „männlich“, während sie später zur Festsetzung neigen und gleichzeitig beginnen, einen chemotaktisch wirksamen Stoff auszuschleiden und dadurch sich „weiblich“ verhielten. Die Zwischenstufen dieser Stimmungsänderung erzeugen Gameten, die zunächst noch schwärmen, dann aber durch eine geringe „Nachreife“ außerhalb des Gametangiums in das festsitzende „weibliche“ Stadium übergehen. Der verschiedene Reifungsgrad, in dem die Gameten aus dem Gametangium entlassen werden, soll letzten Endes von Milieufaktoren bewirkt sein. Es gibt also nach MAINX nur eine Sorte von Gameten, die je nach ihrem verschiedenen „Reifegrad“ sich als männlich oder weiblich verhalten. Diese rein physiologische Hypothese von MAINX steht mit den tatsächlichen Beobachtungen über die Sexualitätsverhältnisse von *Ectocarpus*, wie sie schon teilweise 1925 veröffentlicht waren und in der vorliegenden Arbeit ausführlich dargestellt wurden, in krassem Widerspruch. Die nach MAINX „noch unbekanntem Größen weiblicher und männlicher Tendenz“ sind nicht, wie er meint, ungenügende hypothetische Annahmen, sondern bei *Ectocarpus* feststehende Tatsachen genau so wie bei irgendeiner getrenntgeschlechtlichen Blütenpflanze oder einem getrenntgeschlechtlichen Metazoon. Die Zustände physiologisch verschiedener Reife, die auch uns seit 1925 an vielen Objekten bekannt sind, haben mit der Geschlechtsverschiedenheit von männlich und weiblich bei *Ectocarpus* nicht das geringste zu tun, wie gleichfalls aus den oben berichteten Beobachtungen ohne weiteres hervorgeht. Auch die MAINX'sche Annahme eines einzigen Chemotaktikums als Ursache der Gruppenbildung und Kopulation läßt sich mit den Beobachtungen an *Ectocarpus* nicht in Einklang bringen. Nötigt hier doch allein schon das verschiedene Verhalten der männlichen und weiblichen Gameten nach ihrem Zusammensetzen dazu, zwei geschlechtsverschiedene Chemotaktika anzunehmen, wie das oben S. 134

auseinandergesetzt wurde. Wenn auch diese beiden Chemotaktika bei *Ectocarpus* durch Filtrationsversuche bisher nicht isoliert werden konnten, so haben doch die Beobachtungen an *Ectocarpus* dazu geführt, in anderen Fällen durch derartige Filtrationsversuche den Nachweis zweier geschlechtsverschiedener Chemotaktika zu erbringen, wie dies in den Versuchen von MOEWUS (1933) geschehen ist.

CZURDA (1932) hat zwar gegen die Methodik dieser Versuche und ihre Deutung auf Grund der vorläufigen Mitteilung (HARTMANN, 1932) Bedenken erhoben, denen MAINX (1933) sich anschließt. Worin diese Bedenken bestehen, hat aber MAINX auch nach der ausführlichen Mitteilung von MOEWUS (1933) unterlassen mitzuteilen. Jedenfalls ist die Versuchsmethodik so einfach, daß das Vorhandensein zweier Chemotaktika jederzeit mit Leichtigkeit jedem Besucher demonstriert werden kann. Da inzwischen MOEWUS (siehe HARTMANN, 1934) auch für *Chlamydomonas paupera* genotypische Getrenntgeschlechtlichkeit und das Vorhandensein zweier geschlechtsverschiedener Chemotaktika festgestellt hat, so ist auch für diesen Fall, auf den MAINX so großen Wert legte und für den er kaum eine andere Deutung als die von PASCHER und ihm angeführte für möglich erklärte, diese Deutung nicht zutreffend. Wenn aber gar MAINX unter der Voraussetzung, daß die Ergebnisse der MOEWUS'schen Versuche richtig wären, trotzdem annimmt, „daß prinzipiell auch innerhalb der beiden Gameten-sorten Kopulation möglich wäre, aber praktisch niemals zustande kommt, da die zur Verschmelzung nötige gegenseitige Anlockung fehlt“, und diese Annahme als jedenfalls einfacher betrachtet als meine Auffassung zweier verschiedener Geschlechter und einer bipolaren Sexualität, so heißt das wohl die wissenschaftliche Logik auf den Kopf stellen und bedeutet eine Verkennung des Wesens induktiver Forschung und fruchtbarer wissenschaftlicher Theorienbildung. Seine rein physiologische Interpretation ist daher aus denkökonomischen Gründen nicht nur nicht vorzuziehen, sondern sie entspricht vor allem nicht den festgestellten Tatsachen und ist falsch. Bisher liegt nicht der geringste Grund vor, die Auffassung der bipolaren Sexualität und der relativen Sexualität aufzugeben, sie haben vielmehr ihren Wert als fruchtbare Hypothesen in hohem Maße erwiesen, wie die in diesem Heft veröffentlichten Arbeiten meiner Mitarbeiter (siehe speziell HÄMMERLING und MOEWUS) zeigen und wie in noch höherem Maße weitere Arbeiten von MOEWUS ergeben haben. Dem Letzteren ist es gelungen, an genotypisch getrenntgeschlechtlichen *Chlamydomonas*-Arten genotypisch festgelegte verschiedene sexuelle Stärkegrade aufzufinden und durch verschiedenartige Rassen-

und Artkreuzungen dieser *Chlamydomonas*-Arten auch relative Sexualität auf genotypischer Grundlage vollkommen sicherzustellen¹⁾. Angesichts dieser neuen klaren Ergebnisse von MOEWUS scheint mir jede weitere Diskussion über das Vorkommen von relativer Sexualität überflüssig.

9. Zusammenfassung.

1. Für *Ectocarpus siliculosus* aus Neapel wurde durch über 1000 Kombinationsversuche mit Gameten von etwa 200 Pflanzen Kopulation nach dem Zweierschema und somit bipolare Zweigeschlechtlichkeit nachgewiesen.

2. Nach ihrer Beweglichkeit und ihrem Verhalten bei der Kopulation (Gruppenbildung) können die beiden Sorten von Gameten jederzeit als weiblich resp. männlich erkannt werden. Die Identifizierung der stärker beweglichen Gameten mit dem männlichen Verhalten bei der Kopulation, der schwächer beweglichen mit dem weiblichen Verhalten wurde durch Vitalfärbungen sichergestellt.

3. Die Kopulation männlicher und weiblicher Gameten hängt von dem Vorhandensein männlicher und weiblicher „Reiz“stoffe in genügender Menge ab (sog. „Unreife“ und „Überreife“ der Gameten). Außerdem können unbekannte Milieubedingungen hemmend auf die Kopulation verschiedengeschlechtlicher Gameten wirken. Die Zustände verschiedenen „Reife“grades und die äußeren kopulationshemmenden Faktoren haben mit dem verschiedenen Geschlechterverhalten der weiblichen und männlichen Gameten nichts zu tun.

4. Es ließ sich ein verschiedener Stärkegrad der männlichen resp. weiblichen Reaktion verschiedener Gameten nachweisen, der aber in manchen Jahren durch unbekannte Milieubedingungen stark modifiziert werden kann.

5. Im Frühjahr 1926 wurden an genau auf ihr Geschlecht geprüften Pflanzen 23 weitere Fälle von relativer Sexualität beobachtet.

6. Die Deutung dieser Fälle durch versteckte Monözie (CZURDA) ist in höchstem Grade unwahrscheinlich. Ihre Erklärung durch Kopulation von Gameten einer einzigen Gametensorte von verschiedenem Reifegrad (MAINX) ist ausgeschlossen.

¹⁾ Näheres darüber siehe bei HARTMANN (1934).

Literaturverzeichnis.

- BERTHOLD, G. (1881): Die geschlechtliche Fortpflanzung der eigentlichen Phaeosporen. Mitt. a. d. Zool. Stat. Neapel Bd. 2.
- (1897): Bemerkungen zu der Abhandlung von FR. OLTMANNs: „Über Scheinkopulationen bei Ectocarpeen und anderen Algen“. Flora Bd. 83 p. 415.
- CZURDA, V. (1930): Experimentelle Untersuchungen über die Sexualitätsverhältnisse der Zygnetalen. Beih. z. bot. Zentralbl. I. Bd. 47.
- (1932): Über einige Grundbegriffe der Sexualitätstheorie. Ibid. Bd. 50.
- (1933): Experimentelle Analyse der Kopulationsbedingungen bei einigen Algen. Ibid. Bd. 51.
- HÄMMERLING, J. (1934): Die Geschlechtsverhältnisse von *Acetabularia mediterranea* und *Acetabularia wettsteinii*. Arch. f. Protistenk. Bd. 83 Heft 1.
- FÖYN, BJÖRN (1929): Vorläufige Mitteilung über die Sexualität und den Generationswechsel von *Cladophora* und *Ulva*. Ber. Deutsch. Bot. Ges. Bd. 47 p. 495—586.
- (1934 a): *Cladophora shuriana*. Arch. f. Protistenk. Bd. 83 Heft 1 p. 1.
- (1934 b): Lebenszyklus und Sexualität der Chlorophyceen *Ulva lactuca* L. Ibid. Bd. 83 Heft 1.
- , BIRGITHE (1934): Über den Lebenszyklus einiger Braunalgen. BERGENS Museums-Arbok 1934.
- HARTMANN, M. (1925): Untersuchungen über relative Sexualität. I. Versuche an *Ectocarpus siliculosus*. Biol. Zentralbl. Bd. 45 Heft 8.
- (1929): Verteilung, Bestimmung und Vererbung des Geschlechts bei den Protisten und Thallophyten. Handb. d. Vererbungswiss. Lfg. 9.
- (1931): Relative Sexualität und ihre Bedeutung für eine allgemeine Sexualitäts- und eine allgemeine Befruchtungstheorie. Naturwissenschaften Bd. 19 Heft 1.
- (1932): Neue Ergebnisse zum Befruchtungs- und Sexualitätsproblem. Ibid. Bd. 20.
- (1934): Beiträge zur Sexualitätstheorie. Mit besonderer Berücksichtigung neuer Ergebnisse von FR. MOEWUS. Sitz.-Ber. d. phys.-math. Klasse der Akad. Berlin.
- KUCKUCK, P. (1912): Beiträge zur Kenntnis der Meeresalgen, 10 und 11. Wiss. Meeresunters. Abt. Helgoland N. F. 5.
- MAINX, F. (1931): Gametenkopulation und Zygotenkeimung bei *Hydrodictyon reticulatum*. Arch. f. Protistenk. Bd. 75.
- (1933): Die Sexualität als Problem der Genetik. Versuch eines kritischen Vergleiches der wichtigsten Theorien. Jena.
- MOEWUS, F. (1933): Untersuchungen über die Sexualität und Entwicklung von Chlorophyceen. Arch. f. Protistenk. Bd. 80.
- (1934): Über Subheteröcie bei *Chlamydomonas eugametos*. Ibid. Bd. 83 Heft 1.
- OLTMANNs, FR. (1899): Über die Sexualität der Ectocarpeen. Flora Bd. 81 p. 1.
- PAPENFUSS, G. F. (1933): Note on the life-cycle of *Ectocarpus siliculosus* Dillw. Science N. F. Vol. 77. New York.
- PASCHER, A. (1931): Über Gruppenbildung und „Geschlechtsumschlag“ bei den Gameten einer Chlamydomonadine (*Chlamydomonas paupera*). Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 75.
- SCHREIBER, E. (1927): Die Reinkultur von marinem Phytoplankton. Wiss. Meeresuntersuchungen. N. F. Helgoland Bd. 16 Abhdlg. 10.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1934

Band/Volume: [83_1934](#)

Autor(en)/Author(s): Hartmann M.

Artikel/Article: [Untersuchungen über die Sexualität von *Ectocarpus siliculosus*. 110-153](#)