

Die Entwicklung der Sexualorgane bei *Coleochaete pulvinata*.

Von

Friedrich Oltmanns.

Hierzu Tafel I und II.

Jeder Botaniker weiss, dass sich an Pringsheim's berühmte gewordene Arbeit über die *Coleochaeten*¹⁾ vielerlei Erörterungen angeknüpft haben. Die Familie schien in hohem Maasse willkommen, um verschiedene Thallophyten-Gruppen unter einander zu verbinden und andererseits den Uebergang derselben zu den Moosen zu vermitteln.

Die Discussion setzte häufig voraus, dass Pringsheim, trotz seiner Sorgfalt, manches nicht gesehen habe und schloss die Hoffnung ein, dass eine erneute Untersuchung die hypothetischen Zusammenhänge in noch klareres Licht setzen werde. Naturgemäss richtete sich das Augenmerk auf die best zu untersuchende Form, auf *Coleochaete pulvinata*, die indess häufig genug vergeblich gesucht sein dürfte.

Jost hatte sie dann nach einer mündlichen Mittheilung bei Strassburg beobachtet und bis zu einem gewissen Grade untersucht; ich selbst lernte inzwischen durch L. Klein's Freundlichkeit einen vorzüglichen Standort im Titisee kennen, und nun verzichtete nach einer gemeinsamen Besprechung Jost auf die weitere Bearbeitung seines Materials, während ich die Beobachtungen fortsetzte. Jost hat seine Resultate²⁾ bereits publicirt. Es gelang ihm nicht, die *Coleochaeten* unter dem Mikroskop in continuo zu beobachten und auch ich habe analoge Erfahrungen machen müssen: weder in der feuchten Kammer, noch in grösseren Glasgefässen gelang es, unsere Algen zu normaler Entwicklung zu veranlassen. Sie hielten sich eine Zeit lang gut, wuchsen auch wohl etwas, aber das Ganze befriedigte doch nicht, und es war auch u. a. nicht möglich, im Herbst gesammelte Oosporen im Frühling zu ausgiebiger Keimung zu bringen.

Dafür bot der Titisee reichliches und jederzeit zu erreichendes Material. Die Alge gedeiht dort speciell am Südufer auf *Isoëtes lacustris*, event. auch auf *Litorella* in $\frac{1}{2}$ — $1\frac{1}{2}$ m Tiefe. Sie überzieht

1) Pringsheim, Beitr. z. Morphologie und Systematik d. Algen III. Pringsh. Jahrb. Bd. II (1860).

2) L. Jost, Beiträge z. Kenntniss der *Coleochaeten*. Ber. d. d. bot. Ges. Bd. 13 (1895) pag. 433.

Flora 1898.

mit ihrem Gallertrasen oft ganze Blätter und so ist es ein Leichtes, Vorrath zu sammeln. Die Keimung der Oosporen beginnt dort oben im April, anfangs Mai pflegen die ersten Schwärmer aus ihnen hervorzugehen, und im Juli sind die Rasen erwachsen, sie zeigen Schwärmsporen bis zum August und September. In diesem Monat setzt dann die Bildung der Sexualorgane ein und dauert oft bis über den Oktober hinaus. Die Schleimrasen bleiben den Winter über an den Blättern hängen, ein Umstand, der allein die Auffindung der Keimungsstadien im Frühjahr ermöglicht.

Die Coleochaeten wurden dann zu verschiedenen Zeiten, meist direct am See, conservirt, und zwar mit 1proc. Chromessigsäure oder mit vom Rath's Pikrin-Osmium-Platinchlorid-Essigsäure.¹⁾ Das letztere Fixierungsmittel hat trotz seiner fast erschreckenden Complicirtheit doch mancherlei Vorzüge und scheint mir auf Grund seines Osmiumgehaltes besonders geeignet, neben dem Kern auch den Chlorophyllapparat gut zu conserviren. Bei richtiger Handhabung, verbunden mit geeigneter Verdünnung (1 : 10), erhält man die Chromatophoren hellgrau oder graugrün, jedenfalls so, dass sie sich auch nach der Färbung vortrefflich vom übrigen Plasma abheben.

Die Färbung erfolgte mit Haematoxylin in ganz verdünnter Lösung, vorteilhaft bisweilen unter Erwärmung auf etwa 50°. Da dies Verfahren prompt wirkte, wurden andere Färbemittel nicht weiter versucht.

Das Meiste ist leicht sichtbar, wenn man die gefärbten Rasen in Glycerin oder Glyceringelatine einfach breit drückt, nur die reifen oder keimenden Oosporen verlangen Schnitte, und diese wurden in bekannter Weise in Paraffin ausgeführt. Da man die Algenräschen mit dem Isoëtesblatt schneiden kann, bietet das keinerlei Schwierigkeit, so lange man nicht gerade Rasen trifft, die Sandkörner im Schleim eingeschlossen enthalten, was an manchen Standorten vorkommt.

Die Bildung der Schwärmsporen ist von Pringsheim durchaus exact beschrieben worden, und ich brauche zur Ergänzung seiner Angaben nur auf meine Fig. 1 hinzuweisen, die eine fast zum Ausschlüpfen reife Zoospore darstellt. Pringsheim's und Jost's Angaben über die seitliche Lage der Chromatophoren, der eigenartigen hellen Körper u. s. w. finden darin ihre Bestätigung; zugleich ist die Lage des Kerns erkennbar.

Es hätte sich kaum gelohnt, die Schwärmspore in der Zeichnung wiederzugeben, wenn ihre Entstehung nicht eine frappirende Aehn-

1) Anatom. Anzeiger 1895.

lichkeit aufwiese mit den ersten Entwicklungsstufen der Oogonien, wie solche Fig. 4 wahrscheinlich wiedergibt. Ich sage wahrscheinlich, weil die Aehnlichkeit zwischen Oogon-Anlagen und Schwärmern eine so grosse ist, dass sehr oft eine Unterscheidung unmöglich wird. In diesem Fall werden wir es schon mit einem Oogonium zu thun haben, weil um die fragliche Jahreszeit Schwärmersporen kaum noch gefunden wurden und weil diese Anlage in unmittelbarer Nähe der Antheridien steht.

Etwas ältere Stufen, wie Fig. 5, zeigen dann deutlich die beginnende Bildung eines Schnabels oder Halses an. Die Anordnung ist noch unverändert, der Chloroplast liegt seitlich, ihm liegt der grosse Zellkern in diesem speciellen Fall unmittelbar an, in anderen Fällen befindet er sich in einer Plasmabrücke, so wie in Fig. 4. Im Schnabel sammelt sich mehr oder weniger dichtes Protoplasma, das vereinzelt grössere Vacuolen zeigt. Ohne dass die bauchig aufgetriebene Basis zunächst grössere Veränderungen aufwiese, wächst dann der Hals heran, (Fig. 6) immer unter Vermehrung der körnigen Plasmamasse im Innern. Ist die definitive Länge des Halses annähernd erreicht, dann finden in der Basis des Oogoniums Umlagerungen statt, die zu Bildern wie Fig. 7 führen. Der Chlorophyllkörper verlässt seine seitliche Lage und rückt gegen den Grund des Oogoniums vor, er klemmt sich fast ganz gegen die Basis und häufig ist er aufgerollt wie eine Düte (vergl. auch Fig. 8). Schon auf diesen Stufen kann eine erhebliche Vergrösserung der Chromatophoren und in Verbindung damit eine Verdoppelung der Pyrenoide stattfinden. Eine wirkliche Theilung des Chloroplasten war aber noch nicht zu constatiren.

Das Oogonium in Fig. 7 steht kurz vor der Oeffnung und J o s t hat bereits dargethan, dass diese zweifellos durch Aufquellung der Membran an der Spitze des Oogoniums erfolgt. Wie bei J o s t, so ist auch in meiner Fig. 7 diese der Oeffnung vorausgehende Quellung ersichtlich. Es ist mir aber ebenso wenig wie genanntem Autor gelungen, den Oeffnungs- und Quellungsprocess direct zu sehen. Das nächste mir zugängliche Stadium ist in Fig. 8 widergegeben. Der Hals ist offen und von Protoplasma frei. J o s t hebt hervor, dass ein Austritt von Protoplasma nicht erwiesen sei, da auch P r i n g s h e i m nur vom Austritt einer farblosen Substanz rede, die ohne weitere Bestimmung zu Grunde geht. Darin hat er wohl Recht. Wenn man aber Fig. 7 und 8 mit einander vergleicht, so kann man nicht ohne Weiteres sagen, ob das im Hals der Fig. 7 vorhandene Plasma in den Bauchtheil zurückgezogen wird oder ob es bei der Oeffnung mit hinausgeht. Ich neige mehr zu der

letzteren Auffassung, die sich freilich nur auf Vergleichung dieser und ähnlicher Stufen gründet.

Mag dem nun sein wie ihm wolle, mir scheint die Frage vorläufig irrelevant, da nirgends eine Ausscheidung von kernhaltigem Plasma stattfindet, auf die wir heute Werth legen müssen. Jost fand niemals eine Kerntheilung im Oogon und ich auch nicht; ebenso wenig war zu irgend einer Zeit, weder bei Tag noch bei Nacht, ein zweiter Kern etwa im Hals desselben wahrnehmbar, wie aus meinen Figuren deutlich hervorgeht. Demnach findet hier so wenig wie bei Oedogonium u. a. die Ausstossung eines „Richtungskörpers“ oder dergleichen mehr statt. Sollte eine Absonderung von Plasma aus dem Hals nachgewiesen werden, so würde das in dieselbe Gruppe von Erscheinungen fallen, die ich früher bei *Vaucheria clavata* demonstirte. Von einer für die Befruchtungsvorgänge wesentlichen Bedeutung können diese Prozesse nicht sein; sie hängen einfach und nur mit dem Oeffnungsmechanismus zusammen.

Wie bei *Vaucheria*, *Oedogonium* etc.¹⁾ fällt auch bei *Coleochaete* die Zurückziehung der Chlorophyllkörper an die Basis der Eizelle auf und damit die augenfällige Herrichtung eines Empfängnisfleckes.

In dem Material, das zu allen Tages- und Nachtzeiten eingesetzt war, fanden sich nur sehr wenige frisch geöffnete und unbefruchtete Oogonien, wie Fig. 8, und auch das Eindringen von Spermatozoiden in den Hals derselben war nur in einigen Fällen ersichtlich, die sich für eine Widergabe durch die Zeichnung nicht eigneten.

Soweit ich die Dinge übersehe, hat das seinen Grund in einer periodischen Entwicklung der Sexualorgane. Früchte und Oogonien stehen meist in verschiedenen Zonen eines Polsters und zwar so, dass innerhalb einer Zone fast alle gleichaltrig sind. Die differenten Zonen weichen oft erheblich in der Grösse von einander ab und das lässt vermuthen, dass nicht täglich in einem Polster sich reife Oogonien finden. Wie sich verschiedene Polster zu einander verhalten, ist nicht ganz klar. Kurz, an frisch geöffneten und befruchteten Oogonien war das sehr reichliche Material eminent arm.

Aber noch eine weitere Anzahl von Nächten zu opfern, schien mir unnöthig, da das vorliegende Material ausreichte, um ein völlig klares Bild zu geben. Es weist evident nach, dass das Spermatozoid durch den Hals zum Ei vordringt. Nach dem Eintritt des Spermatozoids in das Ei wird eine Membran gebildet (Fig. 9) und der Sperma-

1) Vergl. die Arbeiten von Klebahn über *Oedogonium* und meine eigene über *Vaucheria*.

kern wandert gegen den Eikern. Fig. 9 demonstriert das und zeigt, dass die Chlorophyllkörper zunächst noch an der Basis des Oogoniums liegen, genau wie in den unbefruchteten Stufen. Bald aber beginnen Umwälzungen in der jungen Oospore. Die Chloroplasten theilen sich und rücken auf die Längswände, wo sie einander gegenüber Aufstellung zu nehmen pflegen (Fig. 10 und 11). Unter Wachstum des Ganzen bilden sich Vacuolen, die durch eine mittlere Plasmabrücke (Fig. 11) geschieden zu sein pflegen. Letztere beherbergt die beiden Kerne, die bald noch lose neben einander liegen, bald dicht aneinander gepresst erscheinen. Nicht lange nachher wird die Abgrenzung der Kerne gegen einander undeutlich, man bemerkt aber noch die zwei Nucleoli (Fig. 12), an deren Stelle nachher ein einziger tritt (Fig. 13); ob ebenfalls durch Verschmelzung, ist nicht ganz sicher. Als letzte Andeutung der vollzogenen Copulation sieht man den Kern noch an einer Seite etwas heller gefärbt, aber schon auf den nächsten Stufen erscheint er einheitlich (Fig. 14).

Während dieser Veränderungen wächst die Oospore, der Kern rückt an die Wandung, indem die Plasmabrücke verschwindet. Die Chromatophoren verändern ihre Lage häufig etwas, sie werden mehr nach den Polen geschoben (Fig. 12—14) und an der Verdoppelung der Pyrenoide in ihnen erkennt man die Vorbereitungen zu erneuter Theilung (Fig. 14). Diese erfolgt denn auch bald; und so wächst die Oospore heran zu Gestalten wie Fig. 15. Der Kern liegt immer noch der Wandung an, während eine grosse Vacuole die Mitte einnimmt. Chloroplasten sind jetzt acht vorhanden, mit je einem Pyrenoide; sie sind durch successive Theilung aus einander hervorgegangen und lagern sich nun ganz regelmässig nach Octanten an, vier Chloroplasten liegen in der unteren, vier in der oberen Hälfte der Oospore (Fig. 15). Solche Stadien findet man vom September-October an; später gegen den Winter hin verändert sich die Lage und Zahl der Chlorophyllkörper nicht mehr, dagegen füllt sich die Spore langsam mit Reservestoffen; in Zusammenhang damit wird das Plasma schaumig, indem die grosse Vacuole vielen kleineren Platz macht, der Kern wandert in die Mitte. So bleibt das Ganze dann bis zum Frühling.

Ich habe die Umhüllung der Oospore bislang nicht erwähnt und brauche auch kaum darauf einzugehen, weil Pringsheim's Angaben in allen wesentlichen Punkten zutreffen; die Figuren auf Taf. I und II ergeben das ohne Weiteres, zudem stimmen auch Jost's Angaben damit überein.

Die Keimung der Oosporen begann im Jahre 1896 im Titisee

Ende April. Bis dahin war Ruhe und in den Oosporen machte sich keine Veränderung bemerkbar.

Die acht Chlorophyllkörper bleiben den ganzen Winter über erhalten und in ihren Farben frisch. An einigen durchsichtig gemachten Oosporen, die besonders gross waren, glaubte ich unter Umständen bis zu 10 wahrzunehmen. Demnach dürften sich gelegentlich und vereinzelt nachträgliche Theilungen dieser Organe einstellen; gelegentlich bleibt auch wohl die Zahl hinter acht zurück.

Sowohl die Stielregion als auch der Hals des Oogoniums sind an der reifen und keimenden Frucht noch meistens mit Leichtigkeit erkennbar, deshalb ist es auch nicht so schwer, festzustellen, dass bei Beginn der Keimung die erste Theilungswand senkrecht zur Längsrichtung des Oogoniums steht, d. h. zu der Linie, welche Stielzelle und Hals mit einander verbindet — und nur in diesem Sinne kann bei der fast kugelförmigen „Frucht“ der Coleochaeten von einer Längsrichtung die Rede sein.

Wir erhalten so zwei Zellen mit je einem Zellkern und vier Chlorophyllkörpern im Normalfall. Nunmehr folgt je eine Verticalwand in der oberen und unteren Halbkugel, darauf je eine zweite, so dass sehr bald die Oosporenkugel in acht Zellen von entsprechender Form getheilt ist. Auf dem 4-Zellenstadium (Fig. 17) hat jede Zelle zwei und auf der 8-Zellenstufe (Fig. 18) jede eine Chlorophyllplatte. Fig. 17 gibt zwei benachbarte Schnitte durch eine keimende Oospore wieder, in welcher vier Zellen gebildet waren. Besonders markant ist die obere Zelle in Fig. 17*b*, in welcher der Zellkern zwischen den beiden Chloroplasten liegt. Das ist die Stellung, die fast regelmässig der Theilung des Kerns und der Zelle vorausgeht und solche Stufen führen direct hinüber zu Fig. 18, in welcher jeder Zelle ein Chromatophor neben dem Zellkern zukommt. Nicht zu verkennen ist überall die Unabhängigkeit der Theilung von Kern und Chloroplasten.

Das 8-Zellenstadium wird abgelöst durch mehrzellige Keimungsstufen, die dann freilich ziemlich verschieden aussehen können; den regelmässigsten und wohl auch häufigsten Fall stellt Fig. 19 dar. Jeder Octant theilt sich in zwei Zellen und diese können weiterhin noch halbirt werden. Die neu auftretenden Wände stehen aber stets annähernd senkrecht auf der ersten Wand, welche die Sporenfrucht halbirt, resp. verlaufen mehr oder weniger radial gegen dieselbe. So entstehen im günstigsten Fall 24—36 Zellen, die alle annähernd radial gerichtet sind. Indes ist die Zahl der Theilungen eminent verschieden, nach der Grösse der Oosporen. In kleineren werden

die Theilungen schon nach Bildung von acht Zellen sistirt, in mittleren findet man nicht selten einen oder zwei Octanten getheilt, während die beiden anderen nicht weiter zerlegt werden; und so wechselt das von Fall zu Fall, wie bereits Pringsheim angibt. Der genannte Autor spricht von der Zerlegung des Oosporen-Inhaltes in ein parenchymatisches Gewebe, und auch aus seinen Zeichnungen könnte man vermuthen, dass es sich um eine nach allen Seiten hin getheilte Zellmasse handle. Das ist nicht der Fall. Ich habe viele keimende Oosporen untersucht, sowohl auf Schnitten als auch nach der Aufstellung in Glycerin oder Chloralhydrat, aber niemals eine Zellwand gesehen, die der ersten Querwand der Oospore parallel ginge. Alle Zellen reichen annähernd radial von der Peripherie auf die Basalwand. Das ist auch deutlich sichtbar in Fig. 20, die einen optischen Längsschnitt (nach der Aufhellung) durch eine keimende Sporenfrucht darstellt. An dieser ist bereits die äussere Zellhülle gerissen und zwar hier, wie in den meisten anderen Fällen annähernd in der durch die Basalwand gebildeten Ebene. Zerreissung an anderen Stellen erfolgt wohl ebenfalls, allein seltener. Angezeigt wird die Sprengung der „Fruchtwand“ schon auf relativ jungen Stufen (Fig. 18). Sie ist bedingt durch das Wachstum der Zellen im Inneren überhaupt, speciell aber noch dadurch, dass die Einzelzellen sich gegeneinander abzurunden bestrebt sind. Diese Abrundung tritt besonders an der Basalwand hervor (Fig. 19 u. 20) und damit dürfte die Sprengung gerade an dieser Stelle zusammenhängen.

Stufen, welche etwas älter sind als Fig. 20, zeigen bereits die ersten Andeutungen der Schwärmerbildung und diese verläuft wie in den vegetativen Fäden zur Sommerszeit; Pringsheim hat das richtig beschrieben. Das Festsetzen und Keimen der Schwärmer zeigen dann Fig. 21 und 22, ohne dass es nöthig wäre, viel darüber zu sagen.

Ueber die Bildung der Antheridien und Spermatozoiden ist eigentlich nur zu berichten, dass Pringsheim im Wesentlichen Recht hat. Ich gebe zur Ergänzung seiner Angaben einige Figuren (2—4, Taf. I u. II), welche demonstrieren, wie die grünen Fadenzellen Ausstülpungen treiben, in welche der Kern einzuwandern scheint (Fig. 2). Aber derselbe theilt sich an der Grenze zwischen der alten Zelle und der Ausstülpung; ein Tochterkern verbleibt in der letzteren, während der andere wieder gegen die Mitte der grünen Zelle zurückspaziert. Sehr deutlich ist, dass von dem Chloroplasten der Mutterzelle sich nichts ablöst und es ist ja bekannt, dass die Antheridien und Spermatozoiden der meisten Coleochaeten Chlorophyll nicht enthalten. An

einer grünen Fadenzelle können mehrere Antheridien nach einander entstehen und wenn, wie in Fig. 4, einige beisammen sitzen, so ist das mittlere immer das älteste.

Das „Princip“ der Spermatozoidbildung ist also auch hier gewahrt (wenn man überhaupt von einem solchen reden darf), nämlich Ausschaltung der Chlorophyllkörper. Im Gegensatz zu den Oedogonien, wo das Chlorophyll meist eine Umwandlung in den männlichen Zellen erfährt, zu anderen Algen, wo dasselbe erst im Ei zerstört wird (Spirogyra), kommt hier von vornherein kein Chloroplast mit in die Spermatozoiden. Das erinnert in mancher Beziehung an *Vaucheria* und noch mehr an die Bildung der Spermarien bei den Florideen. Ich glaube aber nicht, dass dieser ähnliche Bildungsmodus der männlichen Zellen auch ohne Weiteres eine Verwandtschaft der beiden Gruppen bedingen müsse.

Schon vorhin deutete ich an, dass die Bildung der Antheridien am Ende eines vegetativen Zweiges beginnt, indem sich die Spitze nach vorgängiger Theilung des Zellkerns durch eine Querwand abgliedert. Die folgenden Antheridien sprossen seitlich in der geschilderten Weise unter dem ersten hervor. Dieser Entwicklungsmodus entspricht im verkleinerten Maassstabe der Verzweigung der vegetativen Fäden; man vergleiche nur Fig. 2—4 mit Fig. 7. Die Terminalzelle theilt sich, die untere Tochterzelle bildet eine Vorstülpung, in welcher der Kern ebenfalls (Fig. 7 rechts und Fig. 2) an der Biegungsstelle liegt. Nach der Kerntheilung (Fig. 7 links) geht ein Kern in die axiale Zelle, der andere in die seitlich gelegene.

Auf Grund dieses Befundes muss man unbedingt die Antheridien den vegetativen Aesten homolog setzen und an dieser Homologisirung ändert auch der Umstand nichts, dass nicht selten mehr als drei Antheridien an einem grünen Zweige hervorbrechen; wir haben eben ein ganzes Sprosssystem vor uns.

Terminal wie das erste Antheridium ist auch das Oogonium (vergl. Fig. 4—8). Unter demselben treten, genau wie dort, Sprosse hervor, welche aber als vegetative Fäden weiterwachsen, um erst später von Neuem Oogonien zu produciren; die ganzen Zweigsysteme werden damit sympodial und die Oogonien kommen etwas tiefer zu liegen als die vegetativen Fäden. Schliesslich sei unter Hinweis auf Fig. 1 daran erinnert, dass auch die Zoosporangien endständig sind, genau wie die Oogonien; auch hier findet Uebergipfelung statt.

Also Zoosporangien, Antheridien und Oogonien sind bei *Colpulinata* homolog; daran ist für mich kein Zweifel und ich glaube

mit obigem auch Goebel's¹⁾ Bedenken beseitigt zu haben, welche er betreffs der Homologien fraglicher Organe äusserte und auch auf Grund der älteren Angaben äussern musste. Noch mehr Bedenken haben die Sexualorgane von *Col. scutata* hervorgerufen; allein auch diese lassen sich wohl in Parallele bringen, wenn man berücksichtigt, dass Jost²⁾ bereits für die Oogonien, Nägeli's Angaben bestätigend, zeigen konnte, dass sie einer Endzelle eines Astes ihren Ursprung verdanken, an welcher die übrigen Zweige gegen die Peripherie hin vorbeiwachsen. Für die Antheridien ist gleiches bislang nicht gezeigt worden. Wenn man aber berücksichtigt, dass diese Organe genau so wie die Oogonien in concentrischen Zonen des Thallus entstehen, so wird ihre Homologie in hohem Maasse wahrscheinlich. Weiteres muss erneute Untersuchung lehren.

Schon nach ihrer terminalen Stellung konnten wir die Zoosporen, Oogonien und Antheridien als homologe Organe ansprechen. Das Studium der im Plasma sich abspielenden Prozesse bestätigt das bezüglich der beiden ersteren Organe vollauf. Die ersten Stufen sind auch betreffs des Zellinhaltes anfänglich kaum unterscheidbar und erst in ziemlich späten Perioden tritt eine scharfe Differenz hervor. Das berechtigt zu dem Schluss, den auch Jost in ähnlicher Weise gezogen, dass die Oogonien von *Coleochaete* eine relativ geringe Modification der Zoosporangien seien.

Unter diesen Umständen ist aber das Auftreten eines Richtungskörpers, d. h. Ausscheidung von Plasma und Kern aus dem reifenden Organ auch a priori kaum zu erwarten. Denn an anderen Algen sehen wir derartiges nur da, wo die Eizelle sich auf Kosten ihrer Schwesterzellen erheblich vergrössert, z. B. bei *Fucaceen*, bei *Vaucherien* etc., und wo demnach tiefgreifende Veränderungen sich abspielen. Dass die Ausscheidung von Plasma allein ziemlich irrelevant ist, wurde bereits vorhin betont.

Leider waren die Kerntheilungen in meinem Material nicht zahlreich genug, um die Frage nach einer eventuell eintretenden Reduction der Chromosomenzahl in Angriff zu nehmen.

Die eingehende Besprechung meiner Beobachtungsergebnisse, welche Pringsheim's Angaben nicht übermässig viel Neues hinzufügen, hätte sich kaum gelohnt, wenn nicht über *Coleochaete* und deren systema-

1) Goebel, Vergl. Entwicklungsgeschichte (Schenk's Handbuch) pag. 417.

2) l. c.

tische Stellung Meinungsdivergenzen bestanden hätten, die derartig bekannt sind, dass ich wohl auf Citirung der Litteratur im Einzelnen verzichten darf.¹⁾

Die Coleochaeten sollten den Uebergang zu den Florideen vermitteln; allein durch den Nachweis, dass das Oogon sich thatsächlich öffnet, dass in dieses die Spermatozoiden hineinschlüpfen, dürfte der Vergleich beseitigt sein, der eben nur so lange aufrecht erhalten werden konnte, als man sich noch an ein Geschlossenbleiben des Halses klammern durfte. Die Bildung der Sporen hat keine Aehnlichkeit mit derjenigen bei den Florideen, höchstens noch die Hüllenbildung um die Oospore. Aber auch auf diese möchte ich kein Gewicht legen, denn wer will beweisen, dass derartige Dinge homolog sind? Das sind doch wohl Parallelbildungen, die in den verschiedensten Gruppen an ganz ungleichwerthigen Organen auftreten können. Wir finden z. B. Hüllen um die Zygoten von Mucorinen, ohne dass wir damit diese in Beziehung zu den Coleochaeten setzen wollten.

Daraus folgt dann zunächst, dass wir Coleochaete an ihrem alten Platz im System in der Nähe der Oedogonien, der *Cylindrocapsa* u. s. w. belassen müssen, ohne dass ich meinerseits zu sagen wüsste, welche von diesen Gruppen die ältere, welche die jüngere ist. Jost hat Coleochaete als eine relativ junge Form angesprochen und Wille bringt sie in Zusammenhang mit den Mycoideaceen²⁾. Für letztere Combination aber scheint mir ein ausreichender Grund nicht vorzuliegen. Solcher Algen mit scheibenförmigem Thallus gibt es in allen Verwandtschaftskreisen; für mich liegt es daher am nächsten, Formen wie *Col. pulvinata* als die älteren zu betrachten und von diesen die Orbicularis- und Scutata-Bildungen abzuleiten, die doch ganz klar die genaueste Anpassung an die epiphytische Lebensweise erkennen lassen. Leicht vorstellbar ist auch, wie die relativ wenigen Hauffäden der *Col. pulvinata* sich vermehrten und wie die „aufrechten“ Fäden eine derartige Reduction erfuhren, dass auch die Fortpflanzungsorgane schliesslich in die Scheibe verlegt wurden. Das kehrt wieder bei den Florideen, Sphacelarien, Ectocarpeen. Man vergleiche nur die prächtig verzweigten Ectocarpus-Formen mit Gattungen wie *Microsyphar*, die

1) Man vergleiche z. B. ausser Pringsheim: Sachs, Lehrb. der Botanik, 4. Aufl., p. 288. De Bary, Systematik d. Thallophyten, Bot. Z 1881, p. 1. Nägeli, Mech.-phys. Theorie d. Abstammungslehre, p. 472 ff. Pringsheim, Generationswechsel d. Thallophyten, Ges. Abhandl. Bd. II.

2) Wille, Chlorophyceen p. 115 in Engler-Prantl.

Kuckuck neuerdings beschrieb.¹⁾ Die Kriechfäden dieser Gattung gehen direct in Sporangien über.

Nun bleibt noch der viel erörterte Anschluss der Moose an die Coleochaeten übrig. Er gründete sich in erster Linie auf die Vermuthung oder Hoffnung, dass der aus dem Oogonium austretende Schleim Kerne enthalten möchte, ähnlich den Halscanalzellen der Archegonien. Nachdem der Nachweis in negativem Sinne geführt wurde, bleibt nur eine entfernte Aehnlichkeit beider fraglichen Organe übrig, die mir eine ganz zufällige zu sein scheint, um so mehr, als möglicherweise der Hals der Coleochaete-Oogonien sich ganz einfach biologisch erklären lässt.

Wie oben gezeigt wurde, entstehen die Oogonien zwar terminal, werden aber durch die fortwachsenden Seitenzweige etwas zur Seite geschoben und überholt (Fig. 7), also in das ganze Polster versenkt. Da die Räume zwischen den Fäden den üblichen Schleim enthalten, können nur dann die Spermatozoiden, besonders von anderen, benachbarten Polstern zutreten, wenn sich der Hals des Oogoniums mit seiner Öffnung ausserhalb der schleimigen Polsteroberfläche befindet.

Thatsächlich sind auch nur bei den Pulvinaten die Oogonienhäuse so lang, bei *C. Nitellarum* und *C. scutata* sind sie kurz, papillenartig, so, dass Pringsheim den Hals bei *C. scutata* überhaupt nicht gefunden hatte.²⁾

Natürlich ist die hier gegebene Erklärung für das Zustandekommen des Halses der Oogonien nicht die einzig mögliche, immerhin aber kann sie zeigen, dass solche Oogonien-Formen für phylogenetische Deductionen nicht ohne Weiteres verwendbar sind.

Schliesslich hat die Zerlegung der Oospore in ein parenchymatisches Gewebe erhalten müssen; aber auch diese Aehnlichkeit ist nicht gerade gross, denn es handelt sich nicht um eine Zerschneidung nach allen Richtungen des Raumes, die mit den Theilungen im Sporogon von *Riccia* u. a. Aehnlichkeit haben möchte, sondern um die Theilung in zwei Etagen, aus deren jeder dann die Sporen leicht ausschlüpfen können.

Das Einzige, was hier an die Muscineen erinnert, ist die gesetzmässige Orientirung der ersten Theilungswand zur Achse des Oogoniums. Hier müsste aber erst gezeigt werden, dass dieselbe von äusseren Einflüssen unabhängig ist.

1) P. Kuckuck, Beitr. z. Kenntniss d. Meeresalgen. Wiss. Meeresuntersuch., herausg. v. d. Comm. z. Erforsch. d. deutschen Meere etc. Neue Folge Bd. II.

2) Jost l. c.

Somit käme man zu dem Resultat, dass Coleochaete eine „ganz gewöhnliche“ Pflanze ist, unverwerthbar für Verknüpfung grösserer Gruppen des Pflanzenreiches, und zu diesem Resultat ist auch Nägeli auf etwas anderem Wege schon früher gekommen.¹⁾ Andere Autoren freilich sind anderer Meinung und noch kürzlich hat Sachs²⁾ die Coleochaeten als niedrigste Archegoniaten angesprochen, als eine Divergenzreihe am Wurzelstock des Strauches, durch welchen er den Stammbaum darzustellen wünschte. Wenn nun auch die Entwicklung der Sexualorgane dafür keine ausreichenden Anhaltspunkte gibt, so lässt sich die Sache doch von einer anderen Seite her immerhin beleuchten.

Aus der keimenden Frucht entstehen Pflänzchen, welche zunächst Zoosporen bilden, und diese Zoosporen werden ebenfalls zu Rasen resp. Polstern, die anfänglich wieder ungeschlechtliche Fortpflanzungsorgane bilden. Niemals aber sieht man, dass irgend ein Polster nach der Zoosporenbildung zu Grunde gehe, wie Pringsheim anzunehmen scheint, vielmehr nimmt die Zahl der Individuen bis zum Herbst beständig zu und an allen Exemplaren, welche dem Beobachter in die Hand kommen, verfolgt man das langsame Erlöschen der Schwärmerbildung, an deren Stelle aber das Auftreten von Sexualorganen. Das Verhältniss ist genau dasselbe wie bei Marchantia; hier erzeugt die Spore auch einen Thallus, an welchem gewöhnlich zunächst massenhaft Brutknospen entstehen, die wieder neuen Thallomen den Ursprung geben und alle diese produciren schliesslich Antheridien und Archegonien. Lunularia, die sich fast in infinitum unter gewissen Bedingungen durch Brutknospen fortpflanzen kann, die Jungermannien, mit ihren Brutknospen an den Blättern, Aulacomnion und Tetraxis hätten ebenso gut als Beispiele herangezogen werden können, nicht minder aber eine Anzahl von Farnen, welche auf ihren Prothallien Brutknospen produciren, wie Vittaria.³⁾

Auch bei solchen Archegoniaten sind wir gewohnt, von zwei mit einander abwechselnden Generationen zu reden und Brutknospen oder Verwandtes als Nebenfruchtformen zu betrachten, die eigentlich das Schema stören. Demgegenüber spricht man bei Oedogonien, Coleochaeten, wie z. B. Nägeli⁴⁾, von Wiederholungsgenerationen und pflegt demgemäss den ganzen Generationscyklus in der Weise dar-

1) Nägeli, *Mechan.-physiolog. Theorie d. Abstammungslehre*, pag. 472 u. folg.

2) Sachs, *Physiol. Notizen X. Flora* 1896, pag. 173 ff.

3) Goebel, *Morphol. u. biolog. Studien. Ann. du jardin bot. de Buitenzorg VII.*

4) *Theorie der Abstammungslehre*, p. 472.

zustellen, dass auf eine Reihe nur ungeschlechtlicher Generationen schliesslich die Geschlechtsgeneration folge. (Man vergleiche dazu auch das von Nägeli l. c. gegebene Schema.)

Eine derartige Auffassung scheint mir durchaus nicht durch das vorliegende Thatachenmaterial gefordert zu werden. Vielmehr gewinnt man einen viel einheitlicheren Standpunkt, wenn man bei Coleochaete wie bei den Moosen eine geschlechtliche und eine ungeschlechtliche Generation — letztere die Oospore und deren Theilungsprodukte — anerkennt und die Schwärmer den Brutknospen direct an die Seite stellt. Ich wüsste nicht, was dagegen einzuwenden wäre; vielmehr wird auf diesem Wege offenbar Gleichartiges in Parallele gebracht.

Ob diese Parallele eine Homologisirung bedeutet, ist eine Frage für sich. Solche Aehnlichkeit im Entwicklungsgange kann in verschiedenen Gruppen des Pflanzenreiches sich herausgebildet haben, die keine unmittelbare Verwandtschaft zu einander besitzen, und deshalb vermag ich auch trotz der energisch betonten Aehnlichkeiten die Coleochaeten nicht den Moosen resp. diese jenen so zu nähern, wie das Sachs thun will.

Wichtig aber scheint mir der Hinweis, dass schon in der Reihe der Thallophyten ein den Archegoniaten analoger Generationswechsel auftritt. Derselbe ist — wenn meine Auffassungen richtig sind — nicht auf die Coleochaeten beschränkt. Oedogonium und manche anderen grünen Algen verhalten sich ähnlich, und vor allem ergeben sich bei Untersuchung der Florideen Dinge, die auf Gleiches schliessen lassen. Darüber soll später berichtet werden.

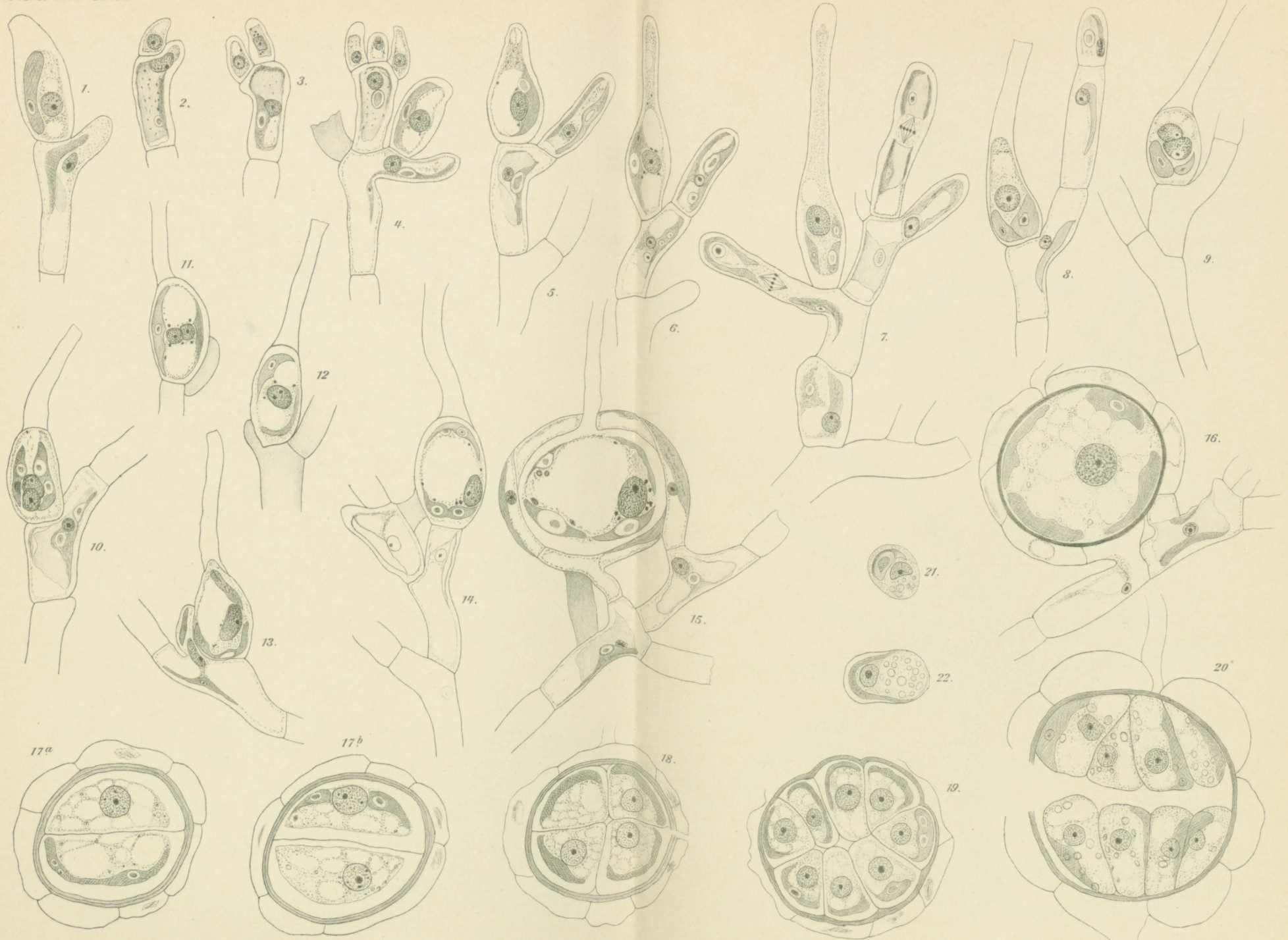
Man wird einwenden, dass eine Vergleichung der Oosporenfrucht unserer Alge mit dem Sporophyten der Archegoniaten unzulässig sei, weil die Dauerzellen an ganz verschiedenen Punkten des Entwicklungsganges auftreten. Die befruchtete Eizelle der Moose etc. wächst sofort zum Sporogon aus; die Oospore ruht und wird erst im nächsten Frühjahr zu dem bekannten Zellkörper. Die Thatsache zeigt zwar, dass beide Gruppen starke Abweichungen zeigen, aber man wird doch betonen müssen, dass sich jede Pflanze ihre Ruheperiode nach ihren Bedürfnissen einrichtet. Nur biologische Umstände und Einwirkungen bestimmen diese. Demnach ist sie sekundär und für Beurtheilung von Verwandtschaften irrelevant.

Es würde reizen, die hier vorgetragene Auffassung bezüglich der Coleochaeten auch auf alle Algen auszudehnen. Doch mag das auf spätere Zeiten verschoben werden.

Figurenerklärung.

Alle Figuren sind gezeichnet mit Zeiss' Apoehr. $\frac{2,00}{1,30}$ Ocul. 4, und Abbé's Zeichenapparat.

- Fig. 1. Schwärmsporenanlage.
„ 2—4. Entwicklung der Antheridien.
„ 5—7. Oogonien, geschlossen.
„ 8. desgl., geöffnet.
„ 9—15. Oosporen verschiedenen Alters im September-Oktober.
„ 16. Oospore im November.
„ 17—20. Keimende Oosporen im Mai.
„ 21—22. Keimende Schwärmer.
-



Olmanns del.

W. A. Mayr, lith. Inst. Erlan. S.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung](#)

Jahr/Year: 1898

Band/Volume: [85](#)

Autor(en)/Author(s): Oltmanns Friedrich

Artikel/Article: [Dia Entwicklung der Sexualorgane bei Coleochaete pulvinata. 1-14](#)