

*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

Zur Kenntnis der Copulationsvorgänge bei *Spirogyra.*

Mit Unterstützung der Gesellschaft zur Förderung deutscher
Wissenschaft, Kunst und Literatur in Böhmen.

Von
Viktor Czurda (Prag.)

(Hierzu 18 Textfiguren und Tafel 14—16.)

Erst vor kurzem sind von HEMLEBEN (1922) Beobachtungen und Vermutungen über den Copulationsvorgang und die Geschlechtsverhältnisse mitgeteilt worden, durch welche die älteren, diesbezüglichen Angaben eine Ergänzung oder Umdeutung erfahren haben. Schon in meinem Referat über diese Publikation (1923) ist darauf hingewiesen worden, daß auch diese Mitteilung, wiewohl sie die bisher falsch dargestellten Anfangsphasen der Copulation in der Hauptsache richtig stellt, noch gewisser Berichtigungen und Ergänzungen bedarf. Diese werden in der folgenden, eingehenderen Behandlung geliefert werden, in der alle Teilerscheinungen des Copulationsvorganges berührt werden sollen.

Von einem historischen Überblick über die wichtigsten Angaben und Anschauungen der einzelnen Forscher hinsichtlich des Copulationsvorganges kann hier abgesehen werden, da ein solcher bereits von HEMLEBEN gegeben wurde. Bei der Besprechung der Einzelerrscheinungen werden übrigens die Beobachtungen früherer Autoren aufgeführt werden.

Hier sei zunächst die Darstellung des Copulationsvorganges von HEMLEBEN als die neueste wiederholt. Auf Grund der Beobachtung

von Lockenbildungen vegetativer Fäden — die auch TRÖNDLE (1907) bereits gemacht hat, — nimmt er ohne näheres Eingehen auf diese Erscheinung an, daß vegetative Fäden durch die dabei in Erscheinung tretende wurm- und wellenartige Verkrümmung miteinander in engste Berührung kommen, und daß durch diese Berührung „eine Art Kontaktreiz“ ausgelöst wird, durch den geschlechtsreife Zellen zur Ausbildung von Copulationspapillen veranlaßt werden. Im Zustand engster Berührung entstehen auf den einander zugekehrten Zellseiten Vorwölbungen, die sich gleich vom Beginn ihrer Entstehung an mit den Spitzen berühren. Häufig eilt eine Zelle in der Ausbildung ihrer Papille der gegenüberliegenden voraus. Später gleicht sich dieser Unterschied allerdings wieder aus. Die Vorwölbungen entwickeln sich weiter zu cylindrischen Fortsätzen (Papillen) und drängen durch ihr Längenwachstum die beiden Zellen — bzw. die beiden Fäden — auf einen gewissen Abstand auseinander.

Bisher wurde dieser gewisse Abstand zwischen den copulierenden Zellen als Ausgangslage betrachtet (SACHS (1887)), aus der die beiden Zellen vermöge chemotropischer Fernwirkung (OVERTON, HABERLANDT) ihre Papillen aufeinander zuwachsen lassen. Nach HEMLEBEN ist aber durch die Aufdeckung des tatsächlichen Vorganges bei der Papillenbildung nicht von Chemotropismus, sondern nur von Morphose zu sprechen. Doch es scheint ihm eine Art von kompliziertem Berührungsreiz vorzuliegen, da ihm beim Überprüfen aller in der Literatur bekannt gewordenen Fälle diese die Notwendigkeit der vorherigen Berührung nahelegen.

Eine in dieser ausführlichen Darstellung unerwähnt gebliebene Publikation, die sich mit einem Teil des Copulationsvorganges befaßt, muß hier noch berücksichtigt werden; nämlich die von M. MERRIMAN (1920).

Die Verfasserin sucht das Zustandekommen der oft so auffallenden Fadenpaarverkrümmungen, bei welchen der weibliche Faden stets außen am Bogen liegt, zu klären. Das Problem scheint ihr aber unklar geblieben zu sein, da sie erklärt, es sei möglich, daß die Intensität der Verkrümmung von der Zellanschwellung (amount of tumidity of the cells) und nicht von der Zygotenbildung (advancement in the formation of the zygospores) abhängt. Es ist klar, daß eine Fadenpaarverkrümmung nur dadurch entstehen kann, daß der eine Faden länger wird als der andere. Es ist daher ganz überflüssig, durch Messungen an bereits abgeschlossenen Stadien das zu erweisen, was eine flüchtige Betrachtung bereits lehrt. Es wäre

jedoch zu untersuchen gewesen, wann und wie das Wachstum der beiden Fäden bei Abschluß des vegetativen Zustandes aufhört und ob nicht durch ungleich lang andauerndes Längenwachstum die Fadenpaarverkrümmung zustande kommt. Aus dem folgenden wird hervorgehen, daß diese Erscheinung tatsächlich nachweisbar, und damit die Fadenpaarverkrümmung erklärt ist.

Allgemeines.

Meine Beobachtungen, die vielfach von glücklichen Zufällen abhängig waren, sind am eingehendsten und zu wiederholten Malen an einer kleinen Anzahl von Arten, nämlich *Spirogyra setiformis*, *Sp. Weberi*, *Sp. Hassallii*, *Sp. tenuissima* gemacht worden. Daneben sind noch andere, allerdings nicht so eingehend untersuchte Arten berücksichtigt worden. Beobachtet wurde hauptsächlich lebendes Material und dieses am Standort, um die durch den Transport bedingten Veränderungen auszuschalten. Zur Ergänzung oder Nachprüfung konnte ich das fixierte Material nicht ganz entbehren. Einzelne Erscheinungen sind überhaupt nur an fixierten und gefärbten Objekten zu sehen.

Alle in der neueren Literatur vorhandenen Angaben, ausgenommen die Mitteilung von HEMLEBEN, stellen Versuche dar, auf Grund der beobachteten späteren Stadien (bereits abgeschlossene Papillenbildung oder bereits erfolgte Protoplastenverschmelzung) die Entwicklung bis zu diesem Zustand zu konstruieren. Das rasche Durchlaufen der Anfangsstadien der Copulation und ihre Unauffälligkeit brachten es wohl mit sich, daß sie bis vor kurzem (auszunehmen wäre vielleicht noch OVERTON'S Untersuchung (1888)) nicht beachtet wurden. Zum Teil ist diese Lücke wohl aber auch der bis heute nicht möglichen Dauerbeobachtung dieser Vorgänge zuzuschreiben.

Da eine ganze Anzahl von Erscheinungen beim Fehlen von frühen Zwischenstadien unverständlich bleiben, mußte zunächst das Augenmerk darauf gerichtet werden, Stadien zu finden, die der Protoplastenvereinigung vorangehen. Erreicht wurde die Auffindung solcher Stadien durch ständigen, täglichen Besuch der in Betracht kommenden Standorte, wobei die in kleinen Tümpeln befindlichen, möglichst einheitlich zusammengesetzten *Spirogyra*-Watten auf eventuell einsetzende Copulation geprüft wurden. Einzelne in der

Copulation vorauseilende Fäden zeigten dann rechtzeitig an, daß die Watte in den folgenden Tagen bei gleichbleibendem sonnigen Wetter epidemienartig zur Copulation übergehen würde. Von solchen Watten wurden unter möglichster Vermeidung von Wasserbewegungen Stückchen mittels einer Schere abgeschnitten. Ein Teil davon wurde sofort mit Chromessigsäure fixiert und der andere gleich am Standort mit stärkster Optik lebend untersucht. Das benutzte Material wurde fortgetan. Durch Entnahme weiterer Proben aus der gleichen Watte, die unterdessen ungestört in ihrem Milieu verblieben war, wurde der Copulationsvorgang in seiner weiteren Entwicklung verfolgt. Solche Beobachtungsserien konnte einige Male wiederholt werden, da nicht alle Watten eines Wasserbeckens gleich weit vorgeschritten waren.

Es war auch wünschenswert, ein einzelnes Fadenpaar während des Copulationsvorganges zu verfolgen. Die bei den bisherigen Untersuchungsweisen von anderen Autoren festgestellten Schwierigkeiten konnten in keiner Weise so umgangen werden, daß alle Veränderungen vom Beginn der Copulation bis zur Bildung der Zygote ungestört hätten verfolgt werden können. Unter besonderen Vorichtsmaßregeln konnte allerdings der Fortgang der Veränderungen eine mehr oder weniger lange Zeit — anscheinend — ohne Störung beobachtet werden. Sie werden später genannt werden.

Um gleich eingangs möglichen Mißverständnissen vorzubeugen, sei allem voran die Zusammensetzung einer copulierenden Watte allgemein charakterisiert und damit die hier gewählte Bezeichnungsweise näher motiviert. Denn die bisherige Unterscheidung in „copulierende“ und „nicht copulierende“ oder „vegetative“ Fäden ist nicht deutlich genug.

Betrachten wir eine ziemlich homogen zusammengesetzte Watte, d. h. also eine Watte, die aus Fäden einer einzigen *Spirogyra*-Spezies zusammengesetzt ist, und wählen überdies eine getrenntgeschlechtliche Art, so können wir am etwa 5. Tage nach dem epidemienartigen Einsetzen der Copulation das gesamte Zellenmaterial einer solchen Watte in drei Gruppen von verschieden aussehenden Zellen sondern.

Die Hauptmasse der Fäden bauen Zellen auf, die nach gewissen Veränderungen in ihren Protoplasten zur Durchführung der Copulation gelangen. Die eine Hälfte von ihnen ist am 5. Tage entleert, wir sprechen sie als die männlichen Zellen an, die andere Hälfte enthält die zur unreifen Zygote vereinigten Protoplasten. Diese sprechen wir als die weiblichen an. Beide zusammen sollen hier als „copulierende Zellen“ bezeichnet werden.

Neben diesen finden wir aber in den gleichen Fadenpaaren eine oft nicht unbeträchtliche Anzahl von Zellen, deren Protoplasten anfangs wohl auch die gleichen Veränderungen wie die sexuell sich auswirkenden Zellen mitmachen, jedoch später aus verschiedenen Ursachen nicht zur Copulation schreiten können. In dem ins Auge gefaßten Zeitpunkt zeigen sie ein von den beiden anderen Zellgruppen abweichendes Aussehen. Wenn sich auch diese Zellen — wenigstens morphologisch — in ihrem anfänglichen Verhalten nicht von den Zellen der ersten Gruppe unterscheiden, so möchte ich sie doch mit Rücksicht auf ihr späteres Schicksal von denen der ersten Gruppe getrennt wissen. Im folgenden wird für diese Zellen der Ausdruck „sexuell bloß gereizte Zellen“ gebraucht. Der Ausdruck „vegetative Zellen“, wie er für solche Zellen bisher verwendet wurde, ist mit Rücksicht auf ihr späteres Schicksal nicht sachgemäß.

Als „vegetative Zellen“, die hier als die dritte Gruppe zusammengefaßt werden, mögen nur jene angesprochen werden, die ohne irgendwelche Veränderungen in ihren Protoplasten und Membranen die ganze Copulationsperiode der Watte überdauern. Sie bauen eigene Fäden auf. Wenngleich auch „sexuell bloß gereizte Zellen“ Fädenstücke aufbauen können, so sind doch sofort auch in vivo solche Fäden von den „vegetativen“ Fäden auf Grund ihres verschiedenen morphologischen Aussehens zu unterscheiden. Deutlicher wird der Unterschied, wenn die fixierten Wattestückchen nach Entwässerung in Alkohol in Kanadabalsam oder Paraffin übertragen werden. In diesem Fall kollabieren die Membranen der sexuell bloß gereizten Zellen ebenso wie die copulierenden schon in ganz frühen Copulationsstadien, während die in den gleichen Proben vorkommenden Fäden aus vegetativen Zellen unverändert bleiben (Taf. 14 Fig. 1).

Beobachtungsergebnisse.

A. Copulation von Zellen zweier verschiedener Fäden.

Die beginnende Copulation — es sei im folgenden bei allen Detailerscheinungen von *Spirogyra setiformis* ausgegangen — gibt sich dadurch zu erkennen, daß Fäden in Paaren oder mehrere in Bündeln ganz dicht nebeneinanderliegen, so wie es HEMLEBEN angibt. Es ist jedoch nicht nur ein scheinbares Verklebtsein, sondern eine ausgesprochene Verkittung der Fäden mittels der verquollenen, undeutlich geschichteten primären Wandschicht (Hüllhaut, DE BARY;

Cuticula oder Cuticularschicht, STRASSBURGER, OLTMANN'S; Gallertscheide KLEBS) (Fig. 1). Die Erscheinung ist bei flüchtigem Zusehen so wenig auffällig, besonders wenn die Fäden in ihren Anfangsstadien noch von Detritus und Epiphyten frei sind, daß die beiden Fäden zunächst, selbst bei stärkerer Vergrößerung, wie zwei beim Auflegen des Deckglases zufällig nebeneinandergeratene vegetative Fäden aussehen. Erst bei genauerem Zusehen bemerkt man die außen ganz undeutlich konturierte, stark aufgequollene primäre Zellwandschicht, die in diesem Stadium auch gegen die sekundäre Zellwandschicht kaum merklich abgesetzt ist. An der verquollenen primären Zellwandschicht beginnt von diesem Zeitpunkt an reichlich im Wasser niedersinkender Detritus sich abzusetzen und eine Reihe bestimmter Epiphyten besiedeln ihre Oberfläche (Taf. 16 Fig. 1, Textfig. A).¹⁾

Bei anderen Spezies finden wir in den Anfangsphasen dieselben Verhältnisse. An *Spirogyra Weberi* und anderen dünnfädigen Spezies (*Spirogyra tenuissima*, *Sp. inflata*, *Sp. protecta*, *Sp. varians*) ist jedoch eine derartige Verquellung der primären Zellwandschicht nur mit besonderen Hilfsmitteln (Tusche) feststellbar. Die eben aufgezählten Spezies sind durch eine sehr dünne Zellwand ausgezeichnet, in der im vegetativen Zustand nicht zwei Schichten zu unterscheiden sind.

Über das Zustandekommen der Verklebung, die Veränderungen der primären Zellwandschicht, ist nichts bekannt. Es handelt sich wohl nicht bloß um eine Quellung, sondern um tiefgreifende Veränderungen dieser Membranschicht, da Paraffin und Kanadabalsam nach diesen Membranveränderungen bedeutend schwerer hindurchtreten können, als es vor dieser Veränderung (also im vegetativen Zustand) der Fall ist. Diese Erscheinung bedingt das eigentümliche Kollabieren der Zellen, wenn man sie bei der Präparation in diese Substanzen überträgt, während bei gleicher Behandlung die vegetativen Zellen unverändert bleiben (Taf. 14 Fig. 1). Nach dieser Behandlung sind auch die einzelnen, in der Watte befindlichen Faden- bzw. Zelltypen leichter voneinander zu unterscheiden, als es rein morphologisch der Fall ist. Da bei der üblichen Beobachtungsweise die Fäden vielfach gegeneinander verschoben werden, so kann nicht festgestellt werden, ob die nicht copulierenden, aber morphologisch veränderten Fadenstücke stets für sich allein lagen oder ob sie bei der Präparation erst voneinander getrennt wurden. Dies

¹⁾ Sämtliche hier mitgeteilten Originalzeichnungen sind mit dem Zeichenapparat entworfen. Mit Ausnahme von Fig. K und M sind alle nach dem lebenden Objekt angefertigt.

wäre für die Entscheidung über das Zustandekommen der der Protoplastenverschmelzung vorangehenden Erscheinungen von Bedeutung.

Die zu Paaren oder Bündeln verklebten Fäden, deren Protoplasten zunächst noch keine Veränderungen erkennen lassen, sind in diesem Anfangsstadium niemals so stark gewunden und gekrümmt wie bei gewissen Spezies (z. B. *Spirogyra setiformis*, *Sp. ternata* (MERRIMAN)) nach Vollendung der Copulation. Die Verkrümmung

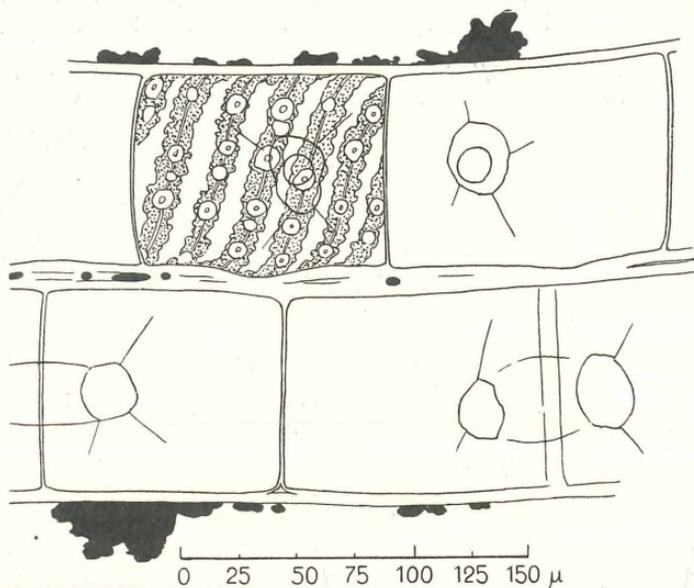


Fig. A. Anlage der Copulationspapille bei *Spirogyra setiformis*.

(Bloß in einer Zelle die oberen Chromatophorenwindungen eingezeichnet!)

Die schwarzen Gebilde außen am Fadenpaar sind Detritusstückchen und zwischen den Fäden eingeklemmte, epiphytische Cyanophyceen, im optischen Schnitt.

Orig. $\frac{2}{3}$ verkl.

ist offensichtlich an gewisse Vorgänge bei der Copulation gebunden. Übrigens läßt auch die Intensität der Verkrümmung es gleich von vornherein unwahrscheinlich erscheinen, daß sie von der „wurm- und wellenförmigen“ Verkrümmung der Fäden im vegetativen Zustand herrührt, wie es TRÖNDLE (1907) und nach ihm HEMLEBEN meinen.

Bisher unerörtert blieb die Möglichkeit, daß die Verkrümmung durch ungleich lang andauerndes Längenwachstum der miteinander verbundenen Fäden bedingt sein könne. Nun wird aber durch gewisse Erscheinungen bei der später erfolgenden Copulation ein ungleich lange anhaltendes Wachstum der Fäden nahegelegt. Daher wurden Messungen an eben die Copulation einleitenden Paaren vor-

genommen, um zu entscheiden, ob das vermutete Verhalten vorliegt. Sie ergaben einen größeren Längenzuwachs der weiblichen Zellen (siehe Tabelle!).

Weiblicher Faden außen gemessen

Zellängen zu Beginn	220,	226,	223,	225,	221,	220,	226,	229,	209,	226,	220,	207,
nach 7 Stunden	?	?	228,	232,	229,	?	?	?	?	230,	228,	?

Männlicher Faden außen gemessen

Zellängen zu Beginn	203,	206,	204,	226,	218,	221,	219,	223,	226,	229,	221,	213,
nach 7 Stunden	?	?	?	228,	220,	222,	?	?	?	230,	222,	?

Die Länge ist in μ angegeben. Die „?“ bedeuten, daß ein Nachmessen der Zelle nicht möglich war.

Die Messungen, deren Resultat ich in einem Beispiel wiedergegeben habe, wurden so vorgenommen, daß ein Fadenpaar, welches sich etwa im Stadium der Textfig. A befand, mit einer scharfen Schere aus der Watte herausgeschnitten (die Watte lag in Originalwasser in einer großen flachen Tonschale) und mittels eines Glasrohres auf einen Objektträger in einen flachen Wassertropfen übertragen wurde. Dann wurde es — ohne Deckglas — mit stärkerer Optik (REICHERT Obj. Nr. 7, Oc. Nr. 6) rasch ausgemessen. Als Marken für den ausgemessenen Teil des Fadenpaares wurden zwei auffallend große, an der verquollenen primären Zellwandschicht festgehaltene Detritusstückchen, die leicht wiederzuerkennen waren, gewählt. Nach dem rasch vorgenommenen Ausmessen des Fadenpaares wurde es durch Untertauchen des Objektträgers wieder in die Tonschale übertragen. Nach 7 Stunden wurde es abermals herausgefischt und, soweit es möglich war, ausgemessen. Schon makroskopisch zeigten die Fadenpaare Verkrümmungen, die ein Nachmessen aller anfangs in Betracht gezogenen Zellen unmöglich machte. Es wurden nur die Zellen nachgemessen, deren Längsachsen noch so gut wie genau senkrecht zur optischen Achse lagen. Das Ergebnis zeigt, daß die weiblichen Zellen stärker gewachsen sind als die männlichen.

Der ungleiche Längenzuwachs und die gleichzeitige Verklebung der Fäden muß somit zu einer Fadenpaarverkrümmung führen, bei der der weibliche Faden außen liegt. Das ist bei *Spirogyra setiformis* und *ternata* immer der Fall. Die Fläche, in der die beiden Zellachsen nach erfolgter Fadenpaarverkrümmung liegen, ist nicht eine Ebene, sondern eine mehr oder weniger unregelmäßig gekrümmte Schraubenfläche. Ihr Zustandekommen wird erklärlich, wenn man bedenkt, daß eine genaue Parallelanordnung der Zellängsachsen selten gegeben sein wird und daß dann bei dem kreisrunden Quer-

schnitt der Zellen und der ungleichen Fadenverlängerung die Copulationsebene in eine Schraubenfläche gebogen wird.

Die Intensität der Fadenpaarverkrümmungen ist bei anderen Arten (*Weberi*, *protecta*, *varians*, *tenuissima*) bedeutend geringer als bei *Spirogyra setiformis*. Sie ist vielfach so unbedeutend, daß oft erst an längeren Stücken das schraubige Herumwinden des weiblichen Fadens um den männlichen festzustellen ist. In Paaren sowohl sich stark als auch sich unbedeutend krümmender Arten kommen bisweilen überzählige Zellen einzeln eingestreut vor. Diese wachsen anhaltender in die Länge als ihre zur Copulation schreitenden Nachbarzellen. Durch solche Zellen wird die primär gegebene Fadenpaarverkrümmung vergrößert oder verringert, je nach dem, ob die überzähligen Zellen im weiblichen oder männlichen Faden und ob sie in größerer oder kleinerer Zahl vorkommen. Dadurch kann es mitunter sogar zu entgegengesetzten Verkrümmungen kommen.

In Fällen, wo eine überzählige Zelle zwischen copulierenden eingestreut ist, sehen wir immer die Copulationskanäle der beiden Nachbarzellen gegen die überzählige Zelle zu deutlich divergieren. Aber noch ein Umstand ist zu erwähnen, der Krümmungen verursachen kann. Das sind die noch im vegetativen Zustand der Fäden gegebenen Raumverhältnisse. Die einzelnen Faden oder Fadenbündel sind diesen entsprechend oft schon vorher gekrümmt. Tritt bei dieser Lagerung der Fäden Copulation ein, so werden sich mehr oder weniger starke Abweichungen von der regelmäßigen Krümmung ergeben. Ich glaube damit ausreichend auseinandergesetzt zu haben, daß die eingangs erwähnte Ansicht MERRIMAN'S (1920) unnötig erscheint. KLEBS (1897) und TRÖNDLE (1907) erklären das Zustandekommen der Fadenpaarverkrümmungen durch die Annahme, daß die Fäden einzeln Krümmungen ausführen und daß diese Krümmungen, wenn sie regelmäßig erfolgen, ein regelrechtes Winden der beiden Fäden ergeben. Letztgenannter übersah offenbar, daß an Fadenpaaren, in denen alle Zellen des männlichen und weiblichen Fadens zur Durchführung der Copulation gelangen, nicht beide Fäden gleichmäßig gewunden sind, sondern daß der weibliche immer nur um den männlichen windet. Die eigentümlichen Verkrümmungen einzelner Fäden, die TRÖNDLE in seiner Figur 2 abbildet, gehören nicht zum normalen Copulationsprozeß, da sie bei der Kultur gewisser Arten (*Spirogyra majuscula*, *Sp. Hassallii*, *Sp. Weberi* und andere) im vegetativen Zustand an Fadenenden von gewissem Alter häufig auftreten. Sie kommen natürlich auch im Copulationszustand der Fäden an ihren Enden (*Spirogyra setiformis*,

Sp. porticalis, *Sp. varians*, *Sp. inflata* *Sp. tenuissima*, *Sp. Weberi*) vor, ohne aber für die Fadenpaarverkrümmung von Bedeutung zu sein. Von der eben erwähnten Verkrümmung der Einzelfäden ist sehr wohl die Knickung einzelner Zellen zu unterscheiden, die bei Hervorbrechen der Copulationspapille auftritt, und die bei *Spirogyra*, besonders aber bei *Mougeotia*-Arten und einzelnen Vertretern der Mesotaeniaceen vorkommt. HEMLEBEN schließt sich der Auffassung TRÖNDLE'S an.

Im Zustand der Verklebung sammelt sich dann in den Zellen des einen Fadens (des später abgehenden) an einer sonst durch nichts gekennzeichneten Stelle reichlich Plasma an (Taf. 14 Fig. 2), in

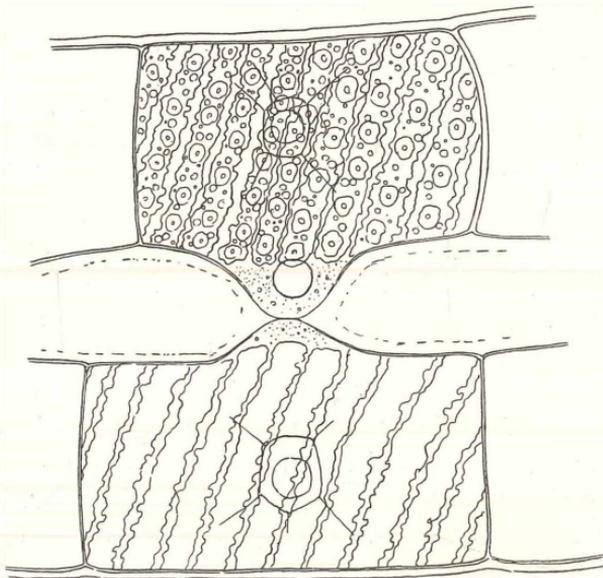


Fig. B. Anlage der Copulationspapillen bei *Sp. setiformis*.

Es sind nur die oberen Chromatophorenwindungen und der Kern eingetragen. In der männlichen Vorwölbung das eigenartige, binnenkörperähnliche Gebilde.

Orig. $\frac{2}{3}$ verkl. Maßstab bei Fig. A.

welchem zahlreiche kleine, stark lichtbrechende Tröpfchen mit ständiger Lageveränderung auffallen, wie es schon OVERTON (1888) beschrieben hat. Sie scheinen mit der Zeit zusammenzufießen, da wir in späteren Stadien (Textfig. B, Taf. 14 Fig. 3) nur mehr wenige oder überhaupt nur ein einzelnes, großes Tröpfchen sehen. Die im Wachstum noch

im Wachstums fortzufahrenden Zellen des einen Fadens beginnen nun an den durch die Plasmaanhäufung gekennzeichneten Stellen breit ansetzende Vorwölbungen auszustülpen, und zwar bereits in einem Zeitpunkt, wo die gegenüberliegenden Zellen noch in Teilung begriffen sind. Später sieht man die gleichen Formveränderungen auch in den Zellen des anderen Fadens vor sich gehen und zwar an jenen Stellen, wo die austretenden männlichen Papillen die weibliche Zellwand berühren. Bei meinen Beobachtungen am Standort (*Spirogyra setiformis*, Raase in Schlesien, *Sp. Weberi*, Prag) habe ich gefunden, daß die Anlage vorwiegend in

den Abendstunden zwischen 5 und 8 Uhr beginnt. Selten findet man sie am Tage. Haben die Papillen etwa die Größe der in Fig. 3 dargestellten erreicht, so sind die eigentümlichen Tropfen verschwunden. Soweit es verfolgt werden konnte, geht ihr Verschwinden in der Weise vor sich, daß die Gebilde allmählich schwächer lichtbrechend werden und sich dabei vergrößern, bis sie vollkommen unsichtbar werden. Sie haben in Stadien, wie in Textfig. B und Taf. 14 Fig. 3 abgebildet sind, in bezug auf Größe, Form und Dichte eine so große Ähnlichkeit mit dem Binnenkörper der gleichen Spezies, daß sie zunächst auch von mir dafür gehalten wurden, entsprechend der Angabe von HABERLANDT (1890), der die Einwanderung des Kernes zur Zeit ihrer Bildung angibt. Bei beiden Spezies wurde aber der Kern in den gleichen Zellen an seinem üblichen Ort vorgefunden. Dadurch erwies sich das Gebilde als eine bisher nicht beachtete Erscheinung. Dieser eigentümliche Inhaltkörper, der bei der Fixierung zerstört wird, steht mutmaßlich mit der Wandbildung in Zusammenhang.

Für physiologische Betrachtungen über den Copulationsbeginn ist von den bisher mitgeteilten Beobachtungen zunächst am wesentlichsten, daß 1. der Beginn der Papillenbildung an den beiden Partnerzellen nicht gleichzeitig erfolgt, sondern daß an den männlichen Zellen die Vorstülpungen zuerst zu beobachten sind, und 2. daß die Papillen sich gleich am Beginn ihrer Bildung berühren. Bei anderen Zygnemalen, bei denen sich die Zygoten im Copulationskanal bilden, erfolgt die Papillenanlage gleichzeitig. Auch die weiteren Teilerscheinungen des Copulationsvorganges spielen sich bei den letztgenannten an beiden Partnern gleichzeitig ab, während bei den Spirogyren die abgebenden Zellen in diesen Veränderungen den aufnehmenden voraneilen.

Schon HABERLANDT (1890) betonte, daß die Papillen zweier korrespondierender Zellen nicht gleichzeitig hervortreten, aber er gibt weiter an, daß es bald die männliche, bald die weibliche Zelle ist, welche „früher einen Copulationsschlauch treibt (Textfig. A)“. HABERLANDT kannte nämlich nicht die Anfangsstadien der Papillenbildung, sondern er schloß dieses aus der Gestalt bereits ausgebildeter Copulationskanäle, bei denen teils der männliche, teils der weibliche Anteil des Copulationskanals länger war. Die Annahme, daß die männlichen und weiblichen Papillen in der Zeiteinheit gleichviel in die Länge wachsen und daß sie aus einer gewissen Entfernung vermöge einer chemotropischen Fernwirkung aufeinander zuwachsen, mußte ihn zu der oben erwähnten Anschauung führen. Dabei hat er auffallenderweise nicht den normalen Vorgang der Papillenbildung,

sondern durchwegs ungewöhnliche Stadien im Bilde festgehalten, deren Deutung schwierig ist, solange der normal ablaufende Vorgang ungeklärt bleibt. Die Angaben von KLEBS (1897) sind ganz ähnlich denen von HABERLANDT. HEMLEBEN, der als erster die Anfangsstadien gesehen hat, beobachtete ebenfalls, daß die Papillenbildung in dem einen Faden häufig früher einsetzt.

Ehe auf die Schilderung der weiteren eigenen Beobachtungen eingegangen werden soll, seien hier noch mit Rücksicht auf die offene Frage nach den copulationauslösenden Ursachen einige Einzelheiten über das Aussehen und Verhalten der Fäden vor dem Copulationsbeginn nachgetragen.

Bekanntlich hat KLEBS (1897) die Copulation künstlich durch Licht, Zucker, Wärme hervorrufen können. Seine Versuche sind dann mehrfach von anderer Seite insofern mit negativem Erfolg wiederholt worden, als außerhalb der Copulationsperiode diese Behandlungsweise immer erfolglos blieb. Nach ihm hat dann BENECKE (1908) die Frage ausführlich untersucht und gefunden, daß sein Versuchsobjekt dann zur Copulation schritt, wenn Stickstoffmangel in der Kulturlösung eingetreten war. Auch seine Versuche sind wiederholt worden (DANFORTH 1910), ohne daß die Hauptsache eine sichere Bestätigung erfuhr: die durch den Experimentator jederzeit hervorzurufende Copulation. Beim Wiederholen der Versuche von KLEBS und BENECKE gewinnt man den Eindruck, daß die von den beiden Autoren angegebenen Mittel die Copulation nicht verursachen, sondern nur auslösen können. Wir sprechen seither von einer „Copulationsstimmung“, in der sich das Versuchsobjekt befinden muß, soll es gelingen, mit den angegebenen Mitteln die Copulation früher als unter den natürlichen Verhältnissen auszulösen (vergleiche auch COPELAND 1909).¹⁾

Meine regelmäßigen Standortsbesuche ergaben mir drei nicht unwichtige Feststellungen (*Spirogyra setiformis*):

1. Die Watten sind inmitten des intensivsten Wachstums (Zellteilung) plötzlich zur Copulation übergegangen.
2. Die weiblichen Zellen waren noch in Teilung begriffen, als die männlichen bereits ihre Papillen vorgestülpt hatten.
3. Nach Vollzug der Copulation durch die meisten Fäden blieben vereinzelt, streng vegetative Fäden derselben Spezies im intensiven Wachstum.

¹⁾ ULEHLA (Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1923) hält die pH-Konzentration für den bestimmenden Außenfaktor. Siehe hierzu die eben erschienene Arbeit von BENECKE (Flora, Goebelfestschrift 1925)!

Man sieht aus allem, daß wir es hier mit einem größeren Erscheinungskomplex zu tun haben, den nur weitere experimentelle Untersuchungen werden klären können.

Wie schon erwähnt wurde, treten die Ausstülpungen der weiblichen Zellen später und den männlichen Papillen genau gegenüberliegend auf. Sie verhalten sich im übrigen genau so wie die der männlichen Zellen. Die Vorwölbungen gestalten sich bei ihrer weiteren Entwicklung zu papillösen Gebilden um, indem sich ihr Grund einschnürt, was bereits HEMLEBEN angibt, und drängen durch

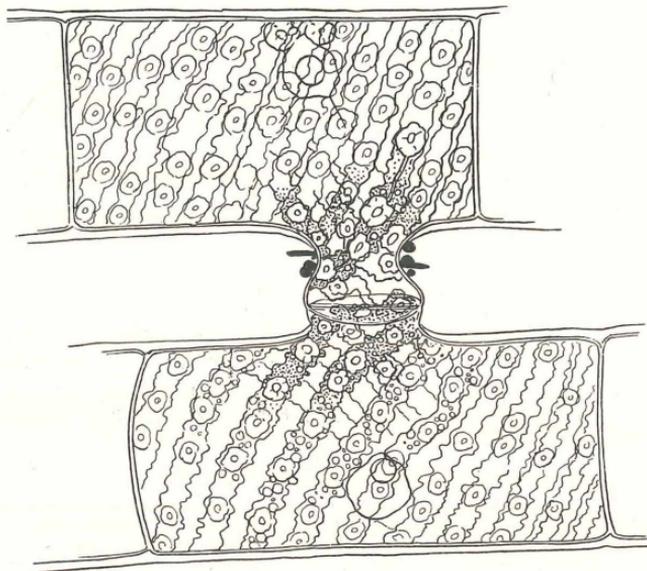


Fig. C. Ausbildung des Copulationskanals bei *Spirogyra setiformis*.

Im allgemeinen nur die oberen Chromatophorenwindungen angezeichnet; bloß in den Papillen sind auch die unteren eingezeichnet. Epiphyten besiedeln den Papillenhals. Orig. $\frac{2}{3}$ verkl. Maßstab bei Fig. A.

ihr andauerndes Wachstum die beiden Zellen bzw. Fäden auseinander. Dabei flachen sich ihre Kuppen nach und nach ab, so daß die gemeinsame Berührungsfläche immer größer wird. Hierdurch kommt ihre definitive äußere Gestalt zustande (Textfig. C, Taf. 16 Fig. 1). Aber durch das gleichzeitig noch andauernde Längenwachstum der Zellen, das in den verschiedenen Fadenabschnitten verschieden intensiv sein kann, müssen bisweilen die anfänglich einander berührenden Vorwölbungen allmählich gegeneinander verschoben werden. Da die Ausstülpungen sich normalerweise nur an dem gemeinsamen Berührungspunkt weiter vorwölben, entstehen schließlich vielfach mehr oder weniger schief zur Längsachse der Zellen

orientierte Copulationskanäle (Textfig. Db u. Ha—c). Erwähnenswert ist noch, daß bei *Spirogyra setiformis*, *Sp. porticalis* (BENNETT 1884) und anderen Spezies der weibliche Anteil am Copulationskanal meist breiter und kürzer ist als der männliche (Textfig. C und Taf. 16 Fig. 1).

Der geschilderte Vorgang der Papillenanlage ist sehr wesentlich für die Auffassung der hierbei sich abspielenden physiologischen Vorgänge, da das Gesagte zunächst tatsächlich gegen die Richtigkeit der HABERLANDT'schen Auffassung zu sprechen scheint. Die

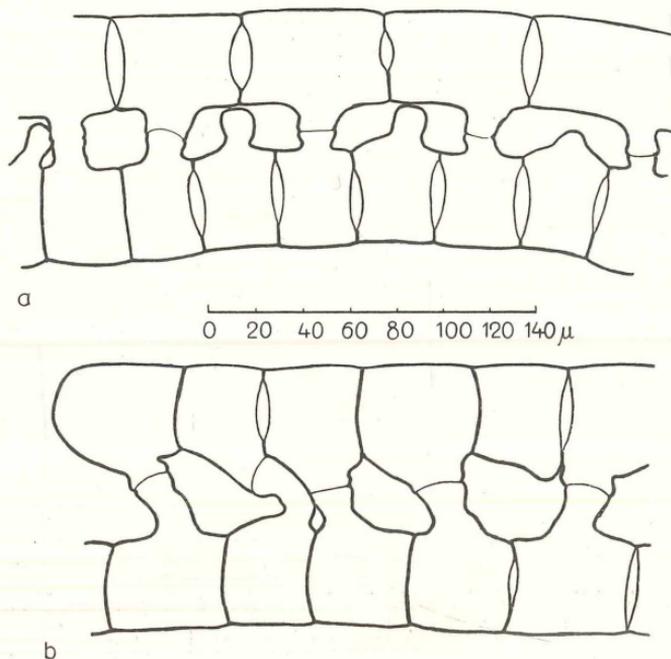


Fig. D. Fadenverkopplung von *Spirogyra varians*. Orig. $\frac{3}{4}$ verkl.

aus diesen Beobachtungen scheinbar folgende Konsequenz hat HEMLEBEN, ohne sich auf ein ausreichendes Tatsachenmaterial stützen zu können, direkt ausgesprochen und hält die Berührung als notwendige Voraussetzung für die Ausbildung des Copulationskanales. Im folgenden teile ich aber von mir beobachtete Fälle von erfolgter Papillenbildung mit, die HEMLEBEN's Ansicht als unzutreffend erscheinen lassen.

Copulationsstadien, die zur Klärung der noch offenstehenden Frage beitragen können, sind dort anzutreffen, wo der eine Faden des Paares bei gegebener Länge mehr Zellen aufweist als der andere. Es ist ja hinlänglich bekannt, daß auch überzählige Zellen bis-

weilen, nicht immer, Copulationspapillen ausbilden. Wie verhalten sich nun die Papillen solcher Zellen?

Die Beobachtung der Entstehung solcher Papillen *in vivo* würde den besten Aufschluß darüber geben. Diese war aber bisher nicht möglich. Die in Betracht kommenden Fälle sind so selten, selbst bei Spezies, bei denen sie am häufigsten angetroffen wurden (*Spirogyra varians*), daß es mir vorderhand nicht geglückt ist, solche Fälle bei der Entwicklung zu verfolgen. Die gleich mitzuteilenden Papillenbildungen sind im fertigen Zustand vorgefunden worden. Trotzdem teile ich sie mit, da sie zeigen, wie schwierig ihre Erklärung ist, solange die Entwicklung unbekannt ist. Sie dürfte aber auch für einen Versuch, die bei der Papillenbildung in Frage kommenden physiologischen Erscheinungen zu fassen, von Bedeutung sein. Meine Feststellungen, daß das Längenwachstum der männlichen Zellen früher aufhört als das der zugehörigen weiblichen Zellen, daß ferner auch die Papillenbildung an den männlichen Zellen gewisser Spezies normalerweise früher einsetzt, ließ zunächst, ebenso wie die übrigen bis damals gesammelten Beobachtungen, vermuten, daß nur die überzähligen Zellen des männlichen Fadens Papillen ohne Gegenpapillen ausbilden können. Bei *Spirogyra setiformis* und *Spirogyra Weberi* scheint das auch — soweit meine Beobachtungen reichen — zuzutreffen, da ich bisher eine Papillenbildung von überzähligen weiblichen Zellen ohne gegenüberliegende männliche Papille nicht gesehen habe. Bei *Spirogyra varians* ist jedoch neben den nicht seltenen Fällen, wo überzählige männliche Papillen ohne Gegenpapillen ausgebildet werden (Textfig. Da), auch in vereinzelt Fällen Papillenbildung an den überzähligen weiblichen Zellen ohne männliche Gegenpapille zu finden. Wie sehen nun Papillen überzähliger Zellen aus und wie sind sie orientiert?

Sind zwei Papillen nahe aneinander entsprungen, d. h. also, sind die Zellen, an denen sie entstanden sind, kurz, so sind sie auf die einzelne, gegenüberliegende Papille zu gekrümmt (Textfig. E). Dieser Fall ist gar nicht so selten als BROWN (1918) meint. Es können in den extremsten Fällen sogar drei Papillen auf eine einzelne hingekrümmt sein, wie es Textfig. E zeigt. Über einen diesem ähnlichen Fall berichtet bereits HUNTER (1885). In dem abgebildeten Fall sind es drei männliche Papillen, die auf eine weibliche hingewachsen sind. Die in der genannten Figur mit dem Zeichenapparat genau wiedergegebene Situation zeigt in augenfälliger Weise, daß der HEMLEBEN'sche Erklärungsversuch mittels Kontaktes unzureichend ist. Denn es erscheint ausgeschlossen, daß die eine weibliche Papille

gleich von Beginn ihrer Entstehung an die drei gegenüberliegenden Papillen berührt haben konnte. Außerdem ist aus der genannten Figur ohne weiteres zu entnehmen, daß die Papille der einen männlichen Zelle erst geradeaus gewachsen war, und daß sie dann erst nach dem Erreichen einer gewissen Länge seitwärts auf die weibliche Papille zugewachsen ist. Solche Fälle eines Copulationsversuches zwischen vier Zellen gab es in diesem Fadenpaar eine ganze Reihe neben den Copulationsansätzen zwischen drei Zellen.

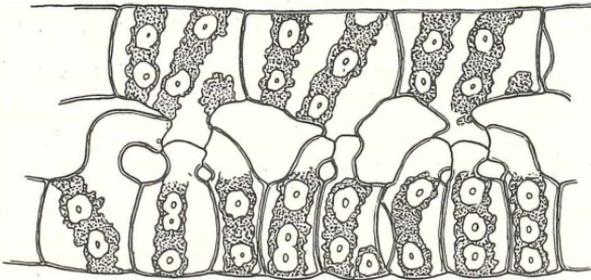


Fig. E. Auffallende Papillenbildung bei *Spirogyra varians*.
Nur die oberen Chromatophorenwindungen eingezeichnet.
Orig. $\frac{3}{4}$ verkl. Maßstab bei Fig. D.

Sind infolge der größeren Zelllänge die hervorgesproßten Papillen weiter voneinander entfernt, so pflegen sie immer geradeaus gewachsen zu sein. Aus der großen Fülle von beobachteten Fällen gewinnt man zunächst den Eindruck, daß ein gewisser Unterschied im Verhalten vorliegt, je nachdem die betreffenden Zellen dem weiblichen oder dem männlichen Faden angehören. Aber es finden sich doch abweichende Fälle, so daß der vermutete Unterschied nicht besteht.

Gerade diese ungewöhnlichen Copulationssituationen zwischen drei oder gar vier Zellen desselben Paares zeigen eindeutig, daß Berührung allein das Wachstum der Papillen nicht veranlassen oder unterhalten kann. Denn in der genannten Textfig. E mußte zweifellos die Wachstumsrichtung der einen männlichen Papille ohne jegliche Berührungsmöglichkeit mit der weiblichen Papille geändert werden. Daß die Papille nach der Änderung ihrer Wachstumsrichtung auf die weibliche zugewachsen ist, werden wir nur einer chemischen Beeinflussung zuschreiben können. Es nötigt uns zur Annahme von Chemotropismus im Sinne HABERLANDT'S. Es wäre aber noch denkbar, daß die Anlage der Papillen nur nach Kontakt möglich ist, da doch bei leiterförmiger Copulation die beiden Fäden miteinander verkleben und in dieser Situation mit der Anlage der Papillen beginnen. Gegen diese Möglichkeit spricht das Verhalten jener Arten, die leiterförmig und seitlich copulieren können. Bei seitlicher Copulation kommt der geforderte Kontakt gar nicht in Frage (siehe Textfig. R). Nicht nur solche Fälle sprechen dagegen,

wo die Copulation durch eine Ausweitung an der Querwand ermöglicht wird, sondern auch jene, wo an der Längswand hervorgesproßte Papillen aufeinander zuwachsen, wie es in dem Fall der Textfig. S erfolgt war. Schon COOKE (1882—1884) und HABERLANDT haben derartige Situationen beobachtet. Auch hier werden wir eine chemische Beeinflussung annehmen. Der normalerweise sich abspielende Vorgang der Papillenbildung, wie auf den vorhergehenden Seiten beschrieben wurde, wird demnach als Chemomorphose zu bezeichnen sein. Da aber der angenommene Reiz nicht nur Gestaltsveränderungen hervorruft, sondern in vereinzelt Fällen auch bestimmt gerichtete Krümmungen veranlassen kann, so werden wir für solche Fälle den Ausdruck Chemotropismus verwenden, wobei nicht vergessen werden soll, daß diese beiden Erscheinungen nicht scharf voneinander zu trennen sind.

Die Copulationspapillen zeigen in vieler Beziehung eine sehr große Ähnlichkeit mit den rhizoidartigen Gebilden, die im vegetativen Zustand an den Zellen auftreten. Die Ausbildung rhizoidartiger Auswüchse ist ebenso wie die der Copulationspapillen auf keine bestimmte Zellwandpartie beschränkt; sie können an den Längs- und Querwänden hervortreten. Die Anlage und das Wachstum geht in beiden Fällen in gleicher Weise vor sich. Ein Unterschied liegt nur darin vor, daß die rhizoidartigen Auswüchse bedeutend länger werden und sich dann vielfach verzweigen können. Da aber Copulationspapillen durch störende Außeneinflüsse auch dazu veranlaßt werden können, zu langen, oft mehrfach verzweigten Schläuchen auszuwachsen, wie schon HABERLANDT (1890) beobachtet hat, so scheint kein prinzipieller Unterschied zwischen beiden Erscheinungen vorzuliegen. Das Auswachsen von Copulationspapillen zu rhizoidartigen Schläuchen scheint nach meinen Beobachtungen bei den überzähligen Zellen der *Spirogyra fluviatilis* regelmäßig zu erfolgen. Dabei werden die Schläuche so außerordentlich lang wie Textfig. F zeigt, daß man über die anzuwendende Bezeichnung nicht im Zweifel sein wird. Auch bei anderen Arten kann man gelegentlich ein geringes Auswachsen feststellen (*Spirogyra varians*, *Sp. protecta*).

Die Fähigkeit zur Ausbildung von rhizoidartigen Auswüchsen im vegetativen Zustand ist bei den verschiedenen Arten nur graduell verschieden. *Spirogyra fluviatilis* bildet sie regelmäßig aus. Hier haben sie auch die Bedeutung eines Haftorganes, da wir sie in der Natur stets angewachsen vorfinden. Viele normalerweise freischwimmende Arten bilden aber nur unter außergewöhnlichen Um-

ständen solche Gebilde aus, die bereits wiederholtemal beschrieben wurden (DE BARY (1858), STRASBURGER (1876), CARTER (1880), LAGERHEIM (1884), MIGULA (1888), DE WILDEMANN (1890), W. WEST (1891), DANGEARD (1871), GREGORY (1892), BERGE (1894), WOICICKY (1909)). Experimentelle Untersuchungen über die Bedingungen der Entstehung solcher Gebilde haben bloß die beiden letztgenannten Autoren vorgenommen. BERGE fand, daß diese Gebilde auftreten, wenn sich die Fäden in Kontakt mit festen Körpern oder sich in bestimmten Lösungen befinden. Demnach sind sie als Rhizoide aufzufassen. WOICICKY glaubt aber auf Grund eigener Versuche ihre Ausbildung der Leuchtgaswirkung zuschreiben zu müssen. Da man bei der Kultur von *Spirogyren* viel mit dieser Erscheinung zu tun hat, so

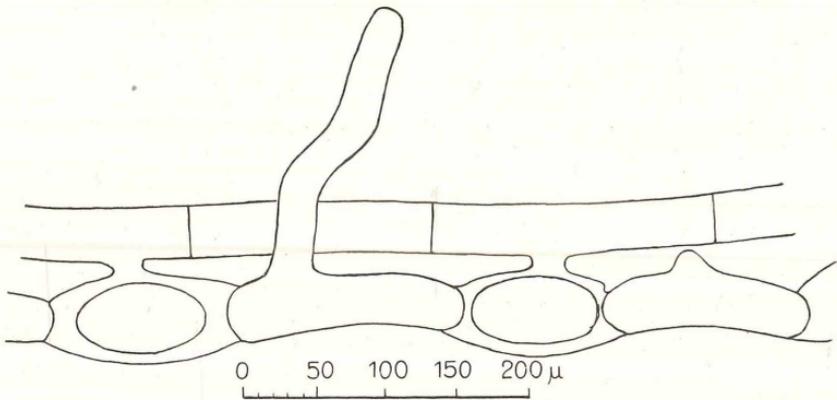


Fig. F. *Spirogyra fluviatilis*. Orig. auf $\frac{3}{4}$ verkl.

habe ich sie selbst verfolgt. Es wurden einzelne kurze Fadenstückchen von *Spirogyra setiformis*, *Sp. majuscula*, *Sp. Weberi* auf Agar aufgetragen und ebensolche in anorganische Nährlösung in Eprouvetten (vgl. CZURDA 1924) eingetragen. Ein Teil der vorbereiteten Kulturen wurde unter einen Glassturz mit gashaltiger Luft (1 volumsprozentig), der zweite unter einen mit gasfreier Luft gebracht. Die Fadenstückchen wuchsen in beiden Fällen in einem Monat zu längeren Fäden aus. *Spirogyra setiformis* bildete in keinem Fall rhizoidähnliche Gebilde aus. *Spirogyra majuscula* bildete sie in beiden Fällen besonders reichlich auf Agar aus. In den Lösungen waren vereinzelt Fäden am Eprouvettenboden angewachsen. Vereinzelt waren Rhizoide bei *Spirogyra Weberi* zu sehen. Bei dieser Versuchsanstellung zeigte sich besonders für *Spirogyra majuscula*, daß die Rhizoidbildung eher in gasfreier Luft rascher vor sich geht als in gashaltiger. 2proz. Gasgehalt erwies sich bereits als stark

schädlich. *Spirogyra majuscula*, die besonders leicht Rhizoide ausbildet, wächst in Lösungen mit jenen Zellen, die die Gefäßwand berühren, regelmäßig fest. Auf Agar gezogen, lassen aber die Auswüchse keine bestimmte Orientierung zum Substrat erkennen. Sie wachsen ganz regellos in den Agar und in die Luft. Außer *Spirogyra setiformis* haben alle übrigen beobachteten Arten (*Sp. Weberi*, *Sp. majuscula*, *Sp. tenuissima*, *Sp. varians*, *Sp. Hassallii*, *Sp. inflata*, *Sp. condensata*) die Fähigkeit zur Ausbildung von Rhizoiden gezeigt.

Nach dem Erreichen der entsprechenden Länge der Papillen lösen sich deren einander berührende Wände auf, womit die Ausbildung des Copulationskanals abgeschlossen ist. Durch die Auflösung der Papillenwände kommen die beiden Protoplasten miteinander in Berührung. Der dadurch gewonnene Kontakt der beiden Protoplasten wird im Gegensatz zu der bisherigen Auffassung normalerweise nicht mehr aufgegeben, wie noch später näher auseinandergesetzt werden wird.

Während dieser Gestaltsveränderungen der Zellen gehen einige morphologische Veränderungen in den Protoplasten vor sich, die nun zusammenhängend beschrieben werden sollen.

Bis etwa zu dem Zeitpunkt, wo die Papillen aus der Zelle hervortreten, besitzen diese regelmäßig verteilte Chloroplasten mit einer geringen Menge von Stärke um die Pyrenoide herum und einen zentral gelegenen Kern, wie es für gesunde vegetative Zellen charakteristisch ist. Von einem nicht näher angebbaren Zeitpunkt, etwa von der ersten Anlage der Papillen an, nimmt der Stärkegehalt stark zu, indem sich nun neben der Pyrenoidstärke auch reichlich Stromastärke bildet. Diese Stärkespeicherung nehmen anfangs alle Zellen vor, auch solche, die mangels eines Partners die Copulation nicht durchführen können und keine Copulationspapille ausbilden. Während aber sexuell sich auswirkende Zellen Stärke weiterhin speichern, bis die Chloroplastenmasse kaum mehr zu sehen ist (Textfig. G a—c), verschwindet die Stärke aus den Zellen, die überzählig sind (Textfig. G d). Auf Grund dieser Erscheinung und einer zweiten, die später noch zu nennen sein wird, ist der Ausdruck „sexuell bloß gereizte Zellen“ eingeführt worden, um diese Zellen von jenen schärfer zu trennen, welche die Copulation durchführen. Diese auffallende Tatsache ist bisher wenig berücksichtigt worden, wiewohl auch sie als eine Stütze für das Vorhandensein einer gegenseitigen chemischen Beeinflussung dienen kann.

KNY (1874), bot. Wandtafeln Nr. IV, bildet ein copulierendes Fadenpaar ab, wobei er den Stärkereichtum copulierender Proto-

plasten und die Stärkearmut der sexuell bloß gereizten Zellen zum Ausdruck bringt, ohne offenbar der Erscheinung eine besondere Bedeutung beizumessen, wie schon vor ihm DE BARY (1858) für *Sirogonium sticticum* (seine Taf. 2 Fig. 2, 3). Ebenso wenig hebt MERRIMAN diese Erscheinung hervor. Erst HEMLEBEN (1922) hat den Unterschied besonders betont. Er deutet diese Erscheinung in folgender Weise. Es vermögen die copulierenden Zellen die Protoplastenverschmelzung „nur mit Hilfe der Nachbarzellen zu bewirken, indem sie diesen die zur Copulation notwendigen Nährstoffe entziehen, wie man deutlich an der stärkeren Grünfärbung und den größeren Chromatophoren und Pyrenoiden der copulierenden Zellen erkennen kann (Fig. 11).

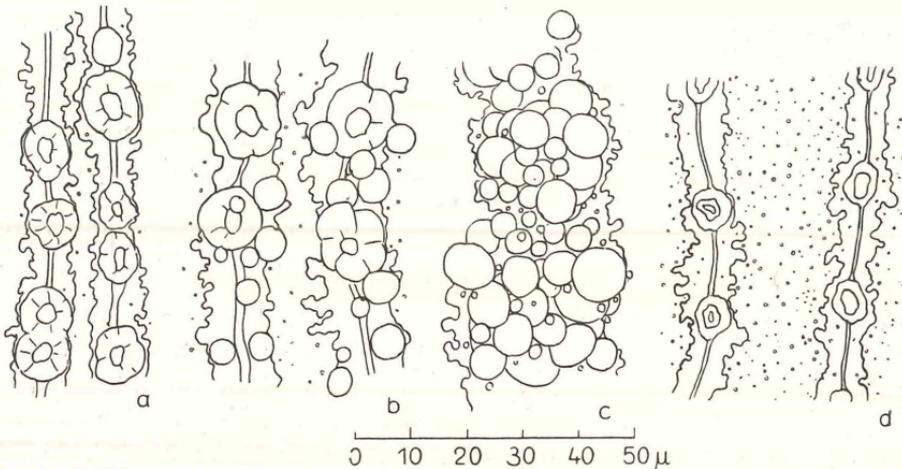


Fig. G. Chromatophor von *Spirogyra setiformis*.

a) Vegetative Zelle; b) während der Papillenbildung; c) während der Protoplastenverschmelzung; d) überzählige Zelle, im Zeitpunkt, wo ihre Nachbarinnen die Protoplastenverschmelzung durchgeführt haben. Orig. $\frac{1}{2}$ verkl.

Während der Ausbildung der Papillen verläßt der Kern seine übliche Lage im Zellraum und wird an die der Papille entgegengesetzte Seite verschoben, wie es schon CUNNINGHAM (1917) angibt (Textfig. A—C, Taf. 15 Fig. 1). Trotz vieler Beobachtungen wurde nie (und bei keiner Spezies) eine Ausnahme von dieser Regel gefunden. In sexuell bloß gereizten Zellen liegt er aber meistens der dem Partner zugekehrten Seite (*Spirogyra setiformis*). Trotz eingehendster und lückenloser Beobachtung des ganzen Copulationsvorganges ist nie der Kern in der Nähe der Copulationspapille oder gar in dieser angetroffen worden. Es wäre aber bei den dünnfädigen Spezies immerhin denkbar, daß er gelegentlich in die Papille

hineingeraten kann. Der vegetative Kern dünnfädiger Spezies (*Spirogyra Weberi*, *Sp. varians*, *Sp. inflata*, *Sp. tenuissima*) ist nämlich während des vegetativen Zustandes der Zellen zwischen den Pyrenoiden in der Zellsaftvakuole aufgehängt. Bei der Ausbildung der Papille legt er sich innen an den Chloroplasten zwischen zwei Pyrenoiden an. Wenn nun die Papille gerade an der Stelle zur Ausbildung gelange, wo der Kern in der Chloroplastenwindung liegt, könnte er ganz automatisch mit der in die Papille sich einsenkenden Chloroplastenwindung in die Papille gelangen. Auch HABERLANDT'S *Spirogyra quinina* ist eine einbändrige Spezies, so daß sich auch bei normal vor sich gehender Copulation der Kern gelegentlich auf diese Weise in der Papille vorfinden könnte. Es scheint mir somit auch bei einbändrigen Arten die HABERLANDT'Sche Regel von der Kernverlagerung an den Ort intensivsten Wachstums nicht zuzutreffen.

Was nun die Kern- und Binnenkörpergröße anlangt, so kann die schon früher (CZURDA 1922) gemachte Angabe, daß die Kerne copulierender Zellen, besonders aber ihre Binnenkörper, auffallend klein sind gegenüber gleichgroßen vegetativen Zellen, auf Grund von Messungen an lebendem Material bestätigt werden. Seinerzeit ist diese Erscheinung an fixiertem Material beobachtet worden. Dabei konnte nur das Volumen des Binnenkörpers berechnet werden, da der fixierte Kern zu unregelmäßige Gestalt besitzt, um auch nur annähernde Schätzungen zu erlauben. Auch mußte die Frage offen gelassen werden, wann diese Volumsverkleinerung einsetzt. Die ergänzenden Messungen an lebendem Material zeigen, daß die auffallende Volumsverkleinerung des Kernes sowie seines Binnenkörpers erst in der Zeit zwischen der letzten Kernteilung und dem Copulationsbeginn zustande kommt. Ob sie dadurch entsteht, daß nach der letzten Kernteilung (infolge der Copulationsvorbereitungen) kein Kernwachstum mehr erfolgt oder ob der Kern infolge anderer Vorgänge innerhalb dieses Zeitraumes schrumpft, konnte auch diesmal durch direkte Beobachtung nicht entschieden werden. Der an sich nicht immer sichtbare Kern wird nämlich vor der Protoplastenverschmelzung durch die stärkereichen Chromatophoren allmählich ganz verdeckt, so daß an lebendem Material keine ausreichenden Messungen vorgenommen werden können. Nur ausnahmsweise kann man zwischen den unregelmäßigen Chromatophorenwindungen seinen Binnenkörper sehen. Die wenigen vorliegenden Messungen an Binnenkörpern zeigen indessen, daß ihr Volumen kleiner ist als das halbe Volumen der Binnenkörper gleich großer vegetativer Zellen, so daß ein bloßes Ausbleiben des Kern-

wachstums nach der letzten Teilung diese auffallende Kleinheit nicht bedingen kann. Das sonst konstante Verhältnis zwischen Kern- (Binnenkörper-) und Protoplastengröße vegetativer Zellen wird also vor Beginn der Protoplastenschmelzung aufgegeben. Die sexuell bloß gereizten Zellen zeigen ebenfalls eine Volumsverkleinerung ihres Kernes bzw. Binnenkörpers, aber sie ist nie so auffallend groß. Da die Volumsverkleinerung des Binnenkörpers solcher Zellen um so größer war, je weiter die Copulationsvorbereitungen (Papillenbildung) vorgeschritten waren, je später also der angenommene Reiz von der Partnerzelle aufgehört hat, so scheint auch die Volumsverkleinerung eine wichtige Teilerscheinung der Copulationsvorbereitung darzustellen.

Die in den Copulationsvorbereitungen so weit vorgeschrittenen Zellen weisen einen stark herabgesetzten plasmolytischen Grenzwert auf. Schon KLEBS (1896) fand, daß vegetative Zellen von *Spirogyra varians* in einer 10 proz. Zuckerlösung, copulierende Zellen bereits in 4—6 proz. Lösung plasmolysiert werden. Bei der Wiederholung der Versuche an *Spirogyra setiformis* und *Sp. Weberi* konnte ich die gleichen Verhältnisse auffinden. Daß osmotisch wirksame Substanzen im Zellsaft vor der Protoplastenschmelzung abnehmen, geht aus den Plasmolyseversuchen hervor. Da bei der Protoplastenschmelzung eine Protoplastenkontraktion beobachtet wird, so kann man mit großer Wahrscheinlichkeit annehmen, daß der osmotische Wert des Zellsaftes noch weit unter die gemessene Größe sinkt. Welcher Art diese osmotisch wirksamen Stoffe sind, wie und in welcher Zeit sie verschwinden, ist unbekannt. Man könnte an Zucker denken, der zum Stärkeaufbau verwendet wird. Darauf abzielende Untersuchungen, deren Ergebnis wichtige Voraussetzungen für das Verständnis des Verschmelzungsprozesses abgeben würden, konnten nicht vorgenommen werden. Hier sei gleich angemerkt, daß sich in den bisherigen Vorversuchen ein Unterschied im Verhalten der copulierenden und der sexuell bloß gereizten Zellen gezeigt hat.

WEBER (1924) hat sich neuestens mit der Protoplasmaviscosität copulierender Spirogyren (*Spirogyra crassa*) befaßt und fand durch Zentrifugierungs- und Plasmolyseversuche, daß eine auffallende Viscositätserhöhung in jenen Zellen stattfindet, deren Papillen sich berühren, und daß sich diese Zellen dadurch von den überzähligen Zellen desselben Fadens unterscheiden. Das von ihm zum ersten Male aufgedeckte, eigentümliche Verhalten der Protoplasten zur Zeit der Papillenbildung (eckige Plasmolyse, Ausbleiben der Verlagerung

der Protoplastenteile beim Zentrifugieren) schwindet aber, je näher die Protoplastenverschmelzung heranrückt. Diese für einige hier berührte Fragen wichtige Erscheinung dürfte durch die angekündigte experimentelle Untersuchung neue wertvolle Beiträge liefern. Außer dem Beginn und dem zeitlichen Verlauf wird auch noch das Verhalten jener Zellen zu beachten sein, die wohl mittels

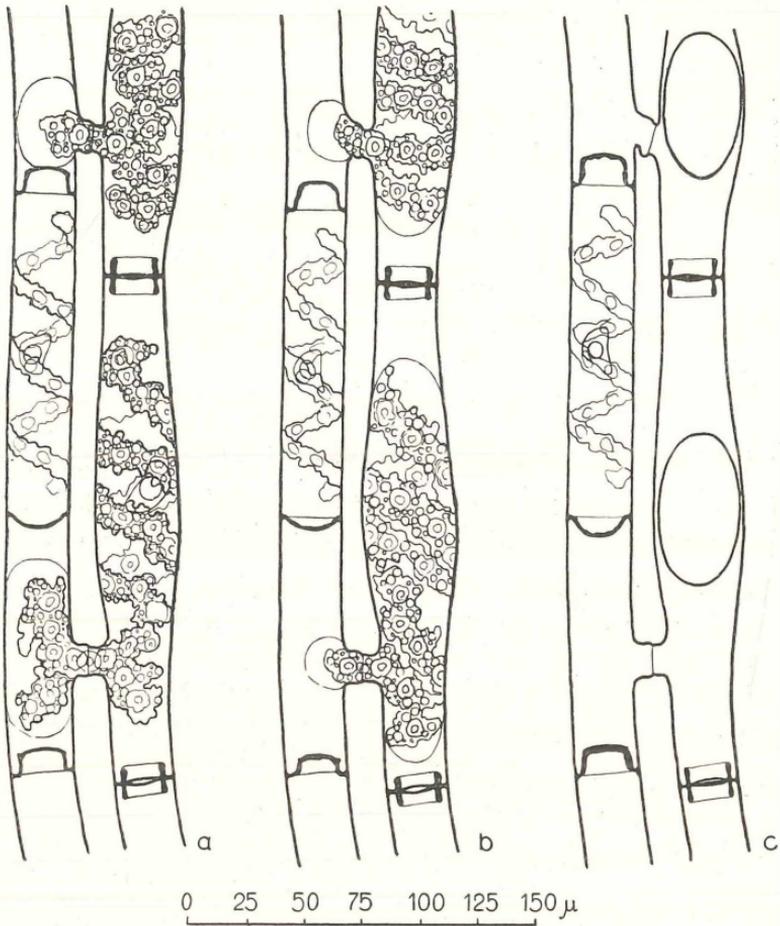


Fig. H. Protoplastenverschmelzung bei *Spirogyra Weberi*.

a) 11. August 22⁰⁰, b) 12. August 0³⁰, c) 12. August 13³⁰. Orig. $\frac{2}{3}$ verkl.

Papillen miteinander in Berührung stehen, die aber infolge ihrer Überzähligkeit von der Protoplastenverschmelzung ausgeschlossen sind.

Ist nach Auflösung der einander berührenden Papillenwände, die sich übrigens durch direkte Beobachtung oder durch Plasmolyse nicht, wie KLEBS (1897) glaubt, nachweisen läßt, ein Zusammen-

fließen der dort anliegenden Protoplastenteile erfolgt, so räumt der männliche Protoplast sofort, vorwiegend in der Nachtzeit, wie auch schon OVERTON (1888) an *Spirogyra Weberi* beobachtet hat, sein Zellumen. Das wesentlich Neue meiner Beobachtungen liegt darin,

daß sich also der männliche Protoplast nach Auflösung der Papillenwand nicht allseits, auch aus dem Copulationskanal, zurückzieht und sich erst zu einem kugeligen Gebilde kontrahiert, ehe er seine Wanderung antritt (vgl. Textfig. Ha—c, Ja bis b, K). Erst wenn er vollständig in das weibliche Zellumen eingetreten ist, erfolgt auch die Abhebung des weiblichen Protoplasten von seiner Zellwand.

Fig. J. Protoplastenverschmelzung bei *Sp. setiformis*. Orig. $\frac{2}{3}$ verkl.

folgt auch die Abhebung des weiblichen Protoplasten von seiner Zellwand.

Die bisher meist vertretene Ansicht (KNY (1874), SACHS (1887), KLEBS (1897), PASCHER (1913), OLTMANN'S (1922)) war die, daß sich die beiden Protoplasten nach allseitigem Loslösen von der Wand

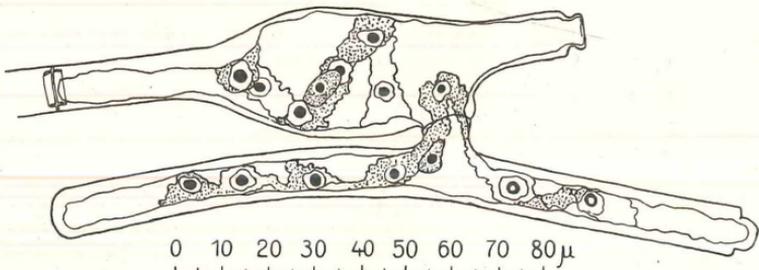


Fig. K. Beginnende Protoplastenverschmelzung bei *Spirogyra tenuissima* (nach fixiertem Objekt). Orig. $\frac{2}{3}$ verkl.

zu einer Kugel kontrahieren, und daß dann erst der männliche Protoplast in den weiblichen Zellraum einwandert. Die richtigen Beobachtungen OVERTON'S (1888) sind unberücksichtigt geblieben. Die allgemeine Auffassung ist auf DE BARY (1858) zurückzuführen,

der den Vorgang so beschreibt und mit der oft kopierten Abbildung (seine Tafel I Fig. 3, hier Textfig. L) veranschaulicht. Es ist aber auch dem sehr labilen Zustand der Protoplastenform zuzuschreiben, daß der natürliche Vorgang bisher bei *Spirogyra* nicht erkannt wurde, wiewohl kein zweiter Vertreter der Algen so oft als Untersuchungsobjekt gedient hat, als gerade Vertreter der Gattung *Spirogyra*. Es ist auch begreiflich, daß die seit DE BARY herrschende Vorstellung einige Schwierigkeiten bei der Erklärung des Vorganges bereitete. OVERTON (1888) nahm an, daß ein vom männlichen Protoplasten ins geräumte Zellumen abgeschiedener Stoff durch seine Quellung ein Hinauspressen des Protoplasten aus seinem Zellumen bewirkt. KLEBS (1897) hält dann dieser Auffassung von passiver

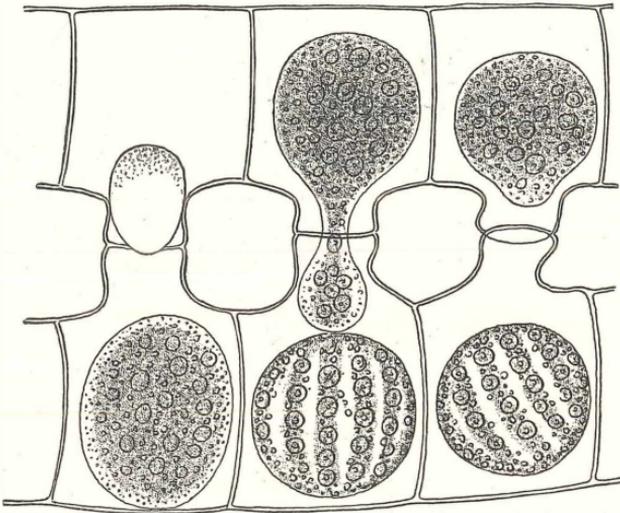


Fig. L. Protoplastenverschmelzung von *Spirogyra Heeriana* NÄG.
Nach DE BARY (1858) aus OLTMANN'S (1922). Originalgröße.

Wanderung entgegen, daß sie völlig unbegründet ist und ersetzt sie durch eine andere Annahme, nämlich die, daß der kontrahierte männliche Protoplast aktiv unter dem Einfluß des weiblichen Protoplasten in den weiblichen Zellraum einwandert. Aber auch diese Annahme konnte er durch nichts stützen. KLEBS ist dadurch irregeleitet worden, daß er den ungestört verlaufenden Vorgang nicht kannte. OVERTON aber, der als Einziger bisher den normalen Verlauf der Protoplastenverschmelzung (an *Spirogyra Weberi*) gesehen hat, dessen Angaben aber in der Folgezeit unberücksichtigt geblieben sind, hat den diesen morphologischen Veränderungen zugrunde liegenden physiologischen und physikalischen Vorgang nicht genügend durchschaut. Seine diesbezüglichen Angaben sind unklar gehalten,

so daß nicht genau zu entnehmen ist, welche Kraft oder Erscheinung den männlichen Protoplast „hinüberpreßt“.

Das hier für *Spirogyra* als normaler Vorgang Geschilderte stimmt mit dem von DE BARY (1858) richtig abgebildeten Vorgang bei *Zygnema leiospermum* (seine Taf. I Fig. 7—9) überein. Die Richtigkeit dieser Beobachtung wurde von DANGEARD (1909), KURSANOW (1912) und mir bestätigt (Textfig. M).

Wir wissen von höheren Pflanzen, daß ein Protoplast seiner Zellwand nicht nur dicht adhärirt, sondern daß die peripheren Protoplasmaschichten die innersten Wandschichten durchsetzen, so daß es uns nicht gelingt, den Protoplasten künstlich durch Plasmolyse restlos von seiner Wand zu entfernen (HECHT (1912)). Es erfolgt bei der Plasmolyse ein Durchreißen längs einer tiefergelegenen Schicht, wobei die peripheren Schichten an der Wand zurückbleiben. Das Durchreißen dieser Schicht geht in eigentümlicher Weise vor sich, indem zunächst konkave Abhebungen zu beobachten sind, die erst, wenn der Protoplast allseits abgehoben ist, konvex werden. Die zur Lösung nötige Energie wird aus der Differenz zwischen Binnen- und Außendruck gewonnen. Bei Plasmolyse von *Spirogyra* sind die konkaven Abhebungen zwar selten, aber ihr Vorkommen weist doch auf die gleichen, wenn auch selten so ausgesprochenen Verhältnisse. Da sich die Protoplasten bei der Copulation auch von der Wand abheben, so liegt die Annahme nahe, daß Veränderungen in den peripheren Schichten vor sich gehen, die eine Abhebung des Protoplasten bei gleichbleibenden Außenbedingungen ermöglichen.

Fig. M.
Protoplastenverschmelzung von *Zygnema pectinatum* (nach fixiertem Objekt).
Orig. $\frac{2}{3}$ verkl.

Das Zustandekommen der Protoplastenwanderung können wir uns in nachstehender Weise verständlich machen. Der osmotische Wert des Zellsaftes sinkt weiterhin unter die beobachteten kleinsten Werte (4% Rohrucker) bis nahezu auf Null; wohl etwa auf die Höhe des Wertes der Außenlösung, der ja ohnehin nahe an Null

Das Zustandekommen der Protoplastenwanderung können wir uns in nachstehender Weise verständlich machen. Der osmotische Wert des Zellsaftes sinkt weiterhin unter die beobachteten kleinsten Werte (4% Rohrucker) bis nahezu auf Null; wohl etwa auf die Höhe des Wertes der Außenlösung, der ja ohnehin nahe an Null

liegt. Bei der Annäherung an diesen Wert erreicht auch der auf der Zellwand lastende Druck den Wert Null. Bei dem Absinken des osmotischen Wertes des Zellsaftes wird einmal eine Größe erreicht, die der Oberflächenspannung des von seiner Wand gelockerten Protoplasten noch das Gleichgewicht halten kann. Sinkt aber der osmotische Wert im Inneren noch etwas weiter, so wird die Oberflächenspannung allein wirken. Wenn diese Erscheinungen zuerst in der männlichen Zelle eintreten und später erst in der weiblichen, was wir auf Grund anderer Beobachtungen annehmen können, so wird die allein wirksame Oberflächenspannung bei gleichzeitiger Volumverminderung den bereits gelockerten männlichen Protoplasten zu dem noch nicht gelockerten weiblichen pressen. Die Oberflächenspannung wird das so entstandene Gebilde im weiblichen Zellraum, nachdem auch dort die Lockerung zwischen Protoplasten und Zellwand unterdessen vor sich gegangen ist, weiterhin verkleinern, bis die definitive Größe der Zygote erreicht ist. Bei jenen Zygnemaceen, die ihre Zygoten im Copulationskanal bilden, wird die Lockerung, wie alle anderen Copulationsveränderungen, in beiden Zellen gleichzeitig erfolgen, so daß die wirkende Oberflächenspannung die beiden Protoplasten im Copulationskanal einengt.

Was aber bisher seit DE BARY als Stadien der Protoplastenwanderung betrachtet wurde und sich als Kunstprodukt erwiesen hat, würde in folgender Weise erklärt werden können. In der geringen Flüssigkeitsmenge, in der gewöhnlich das Fadenpaar am Objektträger zwecks Beobachtung vorliegt, steigt durch die unvermeidliche Wasserverdunstung die Konzentration relativ rasch an, was natürlich am Standort in der Natur nicht der Fall ist. Der stark herabgesetzte osmotische Wert des Zellsaftes läßt regelrechte Plasmolyse eintreten, bei der sich der Protoplast allseits auch im Copulationskanal von der Wand abhebt und mehr oder weniger zusammenzieht. Bei *Spirogyra setiformis*, bei der wir diese abnormalen Stadien besonders leicht erhalten, beobachtet man auch im vegetativen Zustand z. B. beim Einschließen der Fäden in eben erstarrenden Agar beim Plattengießen eine rasche nach etwa 2 Stunden wieder zurückgehende Plasmolyse, die wir als Reizplasmolyse bezeichnen werden. Es scheint, daß wir es bei den ungewöhnlichen Copulationsstadien mit einer ganz ähnlichen Erscheinung zu tun haben, die durch irgendwelche Veränderungen der Außenbedingungen bedingt ist. Zu derartigen Veränderungen neigen besonders leicht die dickfädigen Arten. Trotz der Kenntnis des normal verlaufenden Vorganges war aber noch zu untersuchen, ob die für sich abgerundeten Protoplasten

vielleicht doch noch imstande sind, zur Verschmelzung zu schreiten, indem der männliche Protoplast vermöge irgendwelcher Kräfte einwandert, wie es einstimmig in der Literatur berichtet wird. Um allen Zweifeln zu begegnen, wurden längere Fadenpaarabschnitte (*Spirogyra setiformis*) bei schwacher Vergrößerung mit dem Zeichenapparat gezeichnet und die Situation für jedes Zellenpaar genau festgehalten. Daraufhin wurden die Präparate (ohne Deckglas) in die feuchte Kammer (Glasglocke) gestellt und nach gewissen Zeitabschnitten wieder verglichen. Die Kontrolle nach 14, 38 und 62 Stunden ergab, daß keiner von den abgerundeten männlichen Protoplasten aus seinem Zellraum abgewandert war. Wenn auch damit nicht widerlegt ist, daß es nach selbständiger Abrundung eine Protoplastenwanderung geben könne, so spricht doch alles dafür, daß sich der an Hand direkter Beobachtung festgestellte normale Vorgang in der oben geschilderten Weise abspielt. Jedenfalls fand ich keine Anzeichen, die dafür sprechen, daß sich der männliche Protoplast aktiv, so wie es KLEBS meint, in den weiblichen Zellraum hinein begibt. Die Annahme, daß durch Quellung irgendwelcher vom Protoplasten ins geräumte Zellumen abgegebener Stoffe, die sich bei *Spirogyra setiformis* durch Fällung mit Chromessigsäure tatsächlich nachweisen lassen, die Wanderung zustande

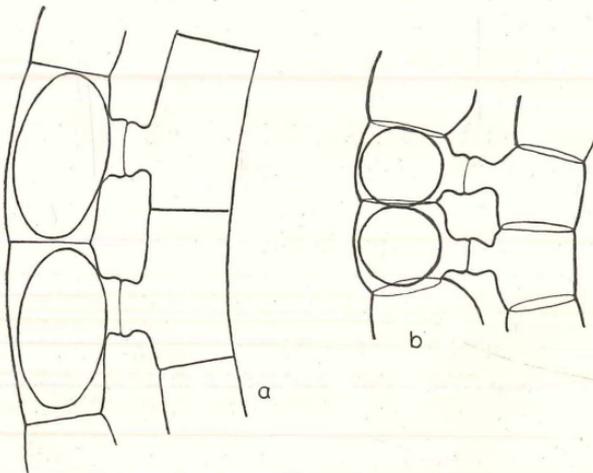


Fig. N. Unreife Zygoten von *Spirogyra setiformis*.
Orig. $\frac{2}{3}$ verkl. Maßstab siehe Fig. 8.

kommt, erscheint bei dem Gegebenen überflüssig. In Taf. 16 Fig. 1 ist die grobmaschige Schaumstruktur der Fällung sichtbar. Bei dünnfädigen Arten wurde eine Fällung nicht erhalten.

Das nun auf oben geschilderte Art zustande gekommene einheitliche Gebilde kontrahiert sich weiterhin langsam zur definitiven Gestalt der Zygoten. Die Gestalt kann kugelig sein oder, wie in den meisten Fällen, ellipsoidisch. Kommt unter Volumskontraktion ein kugelförmiges Gebilde zustande, so ist dies nicht weiter merk-

würdig. Daß aber ellipsoidische Zygoten gebildet werden, wobei betont sein mag, daß sehr häufig der kürzere Durchmesser kleiner ist als der des Zellumens, ist auffallend. Man würde doch, soweit es in einem gegebenen Fall möglich ist, unter der Wirkung der Oberflächenspannung eine tunlichste Annäherung an die Kugelgestalt erwarten. Da sich bei

Durchmustern eines reichlicheren Materials von *Spirogyra setiformis* kugelige Zygoten in ganz kurzen Zellen, langellipsoidische in länglichen Zellen vorfanden, so scheint zwischen Zelllänge und Zygotengestalt ein gewisser Zusammenhang zu bestehen (Textfig. N). Jedenfalls wird die Zellwand nicht durch die sich bildende Zygote ausgebaucht, sondern umgekehrt, sie bestimmt oft die Zygotenform. Beachtet man bei ellipsoidischen Zygoten gewisser Spezies die Zuspitzung der Pole, die bei einigen Arten von den Systematikern zur Unterscheidung herangezogen wird, so ergibt sich, daß sie bei diesen nicht immer ein sicheres Merkmal zur Unter-

scheidung abgeben kann (*Spirogyra setiformis* und *nitida* CZURDA 1922 u. a.). Da die Größe der Zygoten oft recht wechselt (Textfig. Pa—b) und schon beim flüchtigen Zusehen von der Größe der beiden Zellumina abzuhängen schien, wurden Messungen vorgenommen. Dazu wurde allerdings eine andere Spezies verwendet, da mir vollkommen reifes Zygotenmaterial von *Spirogyra setiformis* nicht

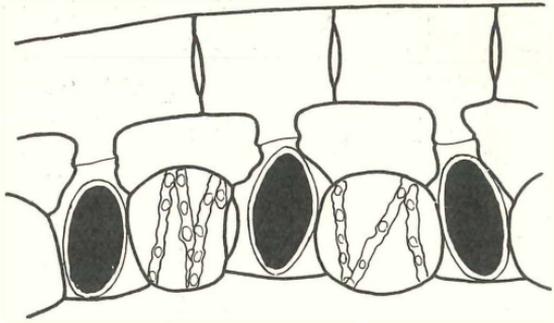


Fig. O. Abgeschlossene Zygotenbildung bei *Sp. varians*. Orig. $\frac{3}{4}$ verkl. Maßstab siehe Fig. D.

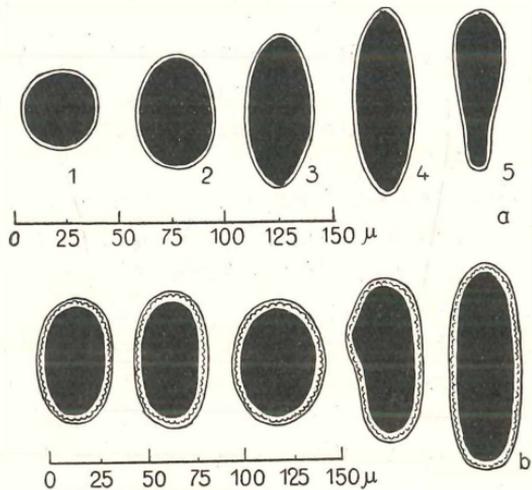


Fig. P. Verschiedene Gestalten und Größen von reifen Zygoten (diploid). a) von *Sp. tenuissima*. b) von *Sp. protecta*. Orig. $\frac{3}{4}$ verkl.

zur Verfügung stand. Bei der verwendeten *Spirogyra protecta* ergab sich, daß die Zygote, ob sie nun groß oder klein war, immer etwa den vierten Teil des Gesamtvolumens der beiden Zellen ausmachte, wie die angeführten Zahlen zeigen.

Summe der Volumina beider Zellen	Volumen der Zygote	Größe der Zygote bezogen auf 100
80 Einheiten	20 Einheiten	25
74 "	17 "	23
81 "	22 "	27
56 "	16 "	28,6
65 "	18 "	27,7
71 "	19 "	26,7
48 "	14 "	29
65 "	17 "	26
70 "	19 "	27
70 "	19 "	27
76 "	20 "	26
76 "	21 "	26

Durchschnittlich also 26 Proz. des Gesamtvolumens der beiden Zellen.

Diese Verhältnisse müssen bei der Aufstellung eines neuen Bestimmungsschlüssels berücksichtigt werden. Ebenso natürlich dann, wenn eine Kreuzung zwischen zwei verschiedenen Spezies angenommen wird.

Über Bastardierungen, die in der Natur vorgefunden wurden, berichten mehrere amerikanische Autoren. BESSEY (1884), WOLLE (1888), WEST u. WEST (1898), ANDREWS (1911, 1912), am ausführlichsten aber TRANSEAU (1919). Da diese Angaben ohne gebührende Kritik mehrfach bereits in die Literatur übergegangen sind, so soll hier auf diese Mitteilungen etwas näher eingegangen werden.

Wie hinlänglich bekannt ist, lassen sich nur gewisse Gruppen (Arten) im vegetativen Zustand sicher unterscheiden, nicht aber jede einzelne der vielen aufgestellten Arten. Zu ihrer Bestimmung bedarf es unbedingt der Copulationsstadien, da sich erst hier Unterschiede ergeben. Auch dann läßt sich aber oft eine gegebene Probe nicht leicht in das bestehende System unterbringen. Der Grund dafür liegt wohl darin, daß bei der Aufstellung des Systems Merkmale verwendet wurden, deren Variationsbreite unbekannt war. Es bedarf gar nicht der Reinkultur, um nachzuweisen, daß manche der festgesetzten Merkmale als solche nicht dienen können, da man zwei verschiedene Eigenschaften, von denen je eine einer bestimmten Art des Systemes zukommen soll, in ein und demselben Fadenpaar vor-

finden kann. Es ist also in unzuweckmäßiger Weise eine allzu große Aufsplitterung der Gattung vorgenommen worden. Über Kreuzungen zwischen zwei nahestehenden Formen können wir daher infolge der ungeeigneten bisherigen Systematik¹⁾ vorderhand nichts aussagen. TRANSEAU (1919), der einen solchen Fall von Kreuzung zwischen zwei nahestehenden „Arten“ beobachtet zu haben glaubt, *Spirogyra varians* und *communis*, übersah zunächst, daß die für *Spirogyra varians* vermeintlich charakteristische Eigenschaft — Anschwellung der weiblichen Zellen auf der Copulationsseite — zwar bei dieser Art häufig vorkommt, daß sie aber nicht selten auch vollkommen fehlt. Wenn man dann weiter die Dimensionen seiner Abbildungen (Textfig. 3 u. 4) von Copulationsstadien zwischen *Spirogyra varians* und *Sp. communis* — die Zeichnungen sind mit dem Zeichenapparat gemacht — näher untersucht, so findet man, daß die Dimensionierung der beiden in Textfig. 3 abgebildeten Fäden gar nicht wie die von *Spirogyra communis* beschaffen ist, so daß es mir sehr fraglich erscheint, ob hier der Faktor: Zellgröße von *Spirogyra communis*, darinnen steckt. Ich habe reichlich Gelegenheit gehabt, Copulationsmaterial von *Spirogyra varians* genau durchzusehen, wobei mir solche Situationen, wie sie TRANSEAU in den genannten Figuren wiedergibt, gar nicht selten vorgekommen sind, ohne daß die geringste Andeutung dafür zu finden war, daß hier Folgeerscheinungen einer früher einmal erfolgten Kreuzung vorlägen. Ehe wir also nicht eindeutig wissen, daß eine gewisse, ins Auge gefaßte Eigenschaft als konstantes Merkmal verwertet werden kann, können wir Kreuzungen zwischen zwei nahestehenden Spirogyren nicht feststellen. Dies gilt auch für unseren Fall, die einseitige Zellanschwellung und die Dimension. Nur durch Kulturversuche läßt sich hier Sicherheit gewinnen. Es erscheinen mir daher TRANSEAU's Fälle von einer Kreuzung zwischen *Spirogyra varians* und *Sp. communis* sowie zwischen *Spirogyra varians* und *porticalis* und der von WOLLE (1888) berichtete Fall (*Spirogyra maxima* und *Sp. maxima* var. *inaequalis*, nach TRANSEAU (1919) fraglich, vielleicht *Spirogyra nitida*) als anzweifelbare Beobachtungen. Etwas aussichtsreicher sind jene Fälle, wo die zwei, eine Kreuzung eingehenden Fäden beträchtlich voneinander unterschieden sind. Über derartige Copulationen berichten BESSEY (1884, *Spirogyra protecta* (aufnehmend) und *Spirogyra majuscula* (abgebend)), WEST u. WEST (1898, zwischen zwei unge-

¹⁾ In meinem Bericht über erhaltene Copulation bei *Spirogyra Weberi* (1924) habe ich ausführlicher auf einen anderen Fall hingewiesen.

nannten Arten) und ANDREWS (1912). Aus dem zuletzt erfolgten sehr knappen Bericht ANDREWS' und seinen zu flüchtigen Zeichnungen ist für eine Kritik dieser Fälle nichts zu entnehmen. Ohne an der Möglichkeit von Vorkommen einer Copulation zwischen *Spirogyra crassa* und *Spirogyra communis* zu zweifeln, glaube ich doch, daß der in seiner Textfig. 1 (wiedergegeben in Textfig. Q) abgebildete Fall über die Bastardierung zwischen diesen beiden

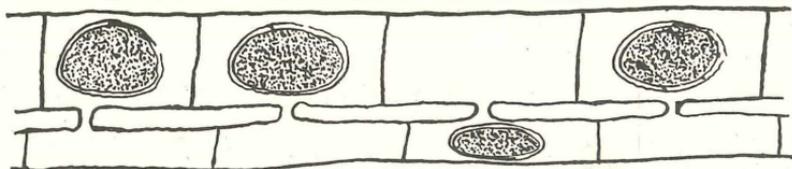


Fig. Q. Copulation von *Spirogyra crassa* mit *Sp. communis* nach ANDREWS (1912). Originalgröße.

nichts aussagt. Bei eingehender Überlegung stellen sich Zweifel ein, ob die in der genannten Figur abgebildeten „Zygoten“ wirklich solche sind, oder ob nicht Azygoten vorgelegen haben. Es muß auffallen, daß unter den abgebenden Zellen des *Spirogyra communis*-Fadens auch aufnehmende vorkommen, wo doch *Spirogyra communis* nach meinen Beobachtungen eine getrenntgeschlechtliche Art darstellt. Nicht minder auffallend ist, daß die gebildeten Zygoten, die alle aus den gleichen Gameten entstanden sind, zweierlei Größen aufweisen. Daß die Form und Größe der auszubildenden Zygote jeweils immer der weibliche Gamet bestimmt, TRANSEAU (1919), kann aus den vorläufigen Berichten noch nicht mit Sicherheit entnommen werden und wäre erst zu beweisen.

Die Ausführlichkeit soll zeigen, mit welcher scharfen Kritik bei der Feststellung von *Spirogyra*-Bastarden vorgegangen werden muß, um eine wissenschaftlich verwertbare Tatsache zu gewinnen, und daß die bisherigen Berichte nichts Sicheres liefern.

Von den Veränderungen der einzelnen Protoplastenteile während der Wanderung des männlichen Gameten und der dann später vor sich gehenden Zygotenbildung (*Spirogyra setiformis*), ist nichts zu erkennen, da die mit Stärke vollgepfropften Chromatophoren jeglichen Einblick verwehren (Textfig. Gd). Selbst die Abgrenzung der Chromatophoren ist nicht mehr sichtbar. Bei *Spirogyra Weberi* liegt die Sache insofern etwas günstiger, als hier nur ein Chromatophor in der Zelle vorkommt. In der eben gebildeten unreifen Zygote (*Sp. Weberi*) kann man oft noch nach der Verschmelzung die Herkunft der etwas getrennt daliegenden Chromatophoren erkennen, da

der männliche Chromatophor auf der dem Copulationskanal zugekehrten Seite liegt. Bei dieser Spezies sieht man auch zur Zeit der Ausbildung der Zygotenmembran bereits das Braunwerden des Protoplasten. Das geben schon CHEMIELEWSKI (1891) und TRÖNDLE (1907) an. Etwas Ähnliches läßt sich bei *Sp. setiformis* nicht beobachten. Wann die Kernverschmelzung erfolgt, läßt sich nur an fixiertem und gefärbtem Material annähernd feststellen. Noch während der Ausbildung der Zygotenmembran liegen die beiden Kerne nebeneinander. Wenn dann die Differenzierung der Membran in drei Schichten erfolgt ist, verfärbt sich auch der Zygoteninhalt, indem gelb gefärbtes Fett erscheint.

Es bleibt jetzt nur noch das Schicksal der „sexuell bloß gereizten Zellen“ zu erörtern. Jene überzähligen Zellen, die zwischen den copulierenden übrig geblieben sind, lösen, wie wir schon früher gehört haben, die anfangs gebildete Stärke auf. Die Chromatophoren werden schmal und gelblich (*Sp. setiformis*). Bei dieser Spezies bleiben die Zellen noch lange nach der Zygotenbildung in Verband, und man kann leicht sehen, daß die überzähligen Zellen zugrunde gehen. Das gleiche Schicksal trifft die Zellen jener Fadenabschnitte, die um ein Beträchtliches den anderen Faden überragen und keinen Partner gefunden haben. Ob sie aus inneren Ursachen unbedingt absterben müssen, oder ob sie unter gewissen Milieubedingungen noch fortgebracht werden können, war bei dieser Spezies noch nicht zu entscheiden. Bei *Spirogyra Weberi* gelang es (CZURDA 1924), selbst noch in Stadien, wo in den copulierenden Zellen bereits die unreifen (verfärbten) Zygoten gebildet sind, die überragenden Stücke abzutrennen und sie auf Agar mit anorganischen Salzen zu normalem Wachstum zu bringen. Diese Zellen machen nicht so sehr den Eindruck von degenerierenden Zellen, wie die Einzelzellen zwischen den copulierenden oder wie entsprechende Zellen anderer Spezies (*Sp. protecta* Taf. 16 Fig. 2; *Sp. varians*, Fig. 14). Es muß noch näher untersucht werden, wie sich dieses Degenerieren und Absterben in der Natur abspielt. Viel auffallender als bei den beiden genannten Spezies ist der Unterschied zwischen den sexuell bloß gereizten Zellen und den vegetativ bleibenden bei anderen Spezies. So schwellen bei *Spirogyra protecta* die sexuell bloß gereizten Zellen in eigentümlicher Weise bauchig an, wodurch sie sich außer durch die oben geschilderten Chromatophorenveränderungen wesentlich von den copulierenden und vegetativen Zellen unterscheiden (Taf. 16 Fig. 2). Ähnliches in weniger ausgesprochenem Maß findet sich auch bei *Spirogyra varians*

(Textfig. O). Auf Grund dieser Beobachtungen wurde der Ausdruck „sexuell bloß gereizte Zellen“ gewählt, wobei nicht vergessen wurde, daß die Berechtigung zu dessen Verwendung erst näher untersucht werden muß.

Nun pflegen aber nicht alle Zellen, die an der Protoplastenverschmelzung gehindert sind, zugrunde zu gehen. In selteneren Fällen runden sich nach dem Erreichen eines gewissen, vorgeschrittenen Copulationsstadiums die Protoplasten auch für sich allein ab und bilden Azygoten. Das tritt ein, wenn die beiden Zellen ihren Copulationskanal fast vollkommen ausgebildet haben und nun der eine Protoplast infolge einer Pilzinfektion oder anderer Ursachen zugrunde geht. Die Azygotenbildung hat schon KLEBS (1897) künstlich hervorrufen können. Vergleichen wir in der Natur entstandene reife Azygoten mit normalen ebensolchen Zygoten, so läßt sich morphologisch kein anderer Unterschied bemerken, als daß die Azygoten kleiner sind (KLEBS 1897). Nach den bisherigen Beobachtungen scheinen beide Geschlechter in gleicher Weise dazu befähigt zu sein. Auch bei *Spirogyra inflata* konnte ich die von KLEBS vermutete bessere Eignung der weiblichen Protoplasten zur Azygotenbildung nicht sehen.

B. Copulation von Zellen innerhalb desselben Fadens. (Gemischtgeschlechtliche Spezies.)

Der hier zu besprechende Vorgang unterscheidet sich von dem vorhergehenden nur durch die besondere Art der Ausbildung des Copulationskanales (*Sp. Hassallii*, *Sp. inflata*, *Sp. tenuissima*).

Die primäre und sekundäre Membran zweier benachbarter Zellen baucht sich an der gemeinsamen Querwand einseitig aus (Textfig. Ra—d). Meistenteils ist es, wie schon TRÖNDLE (1907) beobachtet hat, eine gefaltete Querwand. Nicht gar selten sind es auch ungefaltete Querwände. Bei gefalteten Querwänden nimmt auch die zur Ringfalte eingeschlagene Querwand teil, während bei glatten Wänden eine entsprechende Dehnung erfolgt. Dann löst sich normalerweise die in der Ausbauchung befindliche Querwandpartie auf, womit die beiden Protoplasten miteinander in Berührung kommen. Ausnahmsweise wird auch ohne Ausbauchung durch Auflösen der einen Partie der unveränderten Querwand die Kommunikation zwischen den beiden Zellen erreicht (CHODAT 1911) (Fig. 2). Alle übrigen Veränderungen spielen sich ebenso ab, wie im ersten Fall beschrieben.

Diese Art der Papillenbildung ist für die Deutung der physiologischen Vorgänge von großer Wichtigkeit. Da die genannten Arten Copulationen nicht nur im gleichen Faden, sondern auch

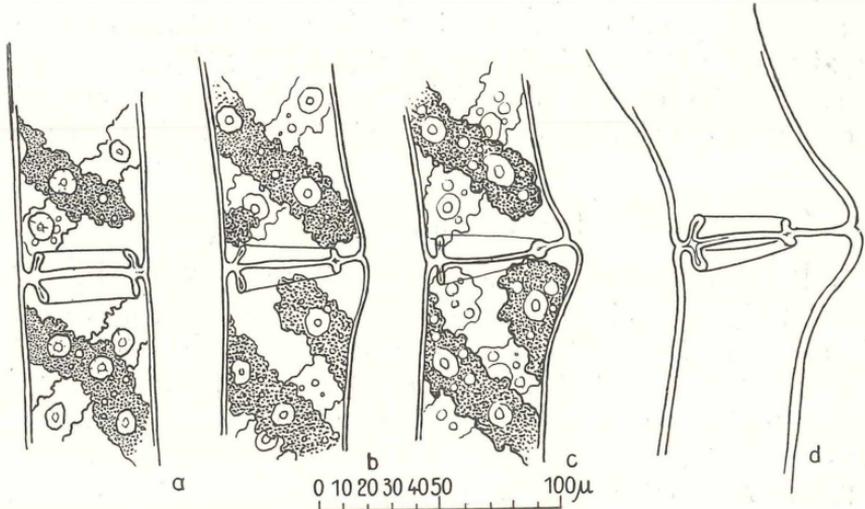


Fig. R. Anlage des Copulationskanals bei *Spirogyra Hassallii*.
(Nach 4 verschiedenen Zellpaaren.) Orig. $\frac{1}{2}$ verkl.

zwischen zwei verschiedenen Fäden vornehmen können, so wird man annehmen dürfen, daß die physiologischen Vorgänge in beiden Fällen die gleichen sind. Wenn aber HEMLEBEN nun für den leiterförmigen Copulationsmodus „eine Art Thigmomorphose“ annimmt, so denkt er anscheinend an die mechanische Wirkung einer Berührung. Diese ist doch wohl in unserem eben vorliegendem Fall nicht anzunehmen. Wenn aber die mechanische Wirkung einer Berührung nicht ausschlaggebend ist, so kann noch immer ihre chemische Beeinflussung im Spiele sein. Nach allem, was über den ersten wie über den zweiten Copulationsmodus bekannt wurde, ist nicht die mechanische, sondern die chemische Wirkung einer engen Berührung ausschlaggebend. Sowie wir die

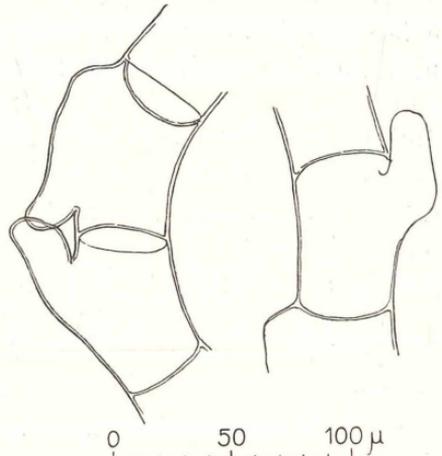


Fig. S. *Spirogyra* sp.
Seitliche Copulation. Orig. auf $\frac{3}{4}$ verkl.

normalerweise vor sich gehende Papillenbildung beim leiterförmigen Copulationsmodus als Chemomorphose auffassen, so erscheint auch bei der seitlichen Copulation diese Auffassung die naheliegendste zu sein. Auch hier wird bisweilen ein Fall aufzufinden sein, der klar zeigen wird, daß der notwendigerweise angenommene chemische Reiz nicht nur bei unmittelbarer Berührung der Zellen Wirkung hat, sondern daß er auch auf einige Entfernung hin wirksam ist, wie es HABERLANDT'S Fig. 4 und hier die Textfig. S deutlich zeigt.

Zusammenfassung.

1. Das Aussehen der Zellen kurz vor ihrer Copulation kann insofern verschieden sein, als die Zellen aus der Teilungsrufe aber auch aus dem Zustand intensivster Vermehrung zur Copulation übergehen können. Wir haben für das Zustandekommen der Copulation anscheinend zwischen bedingenden und auslösenden Momenten zu unterscheiden.

2. Die ersten Anzeichen der Copulation geben sich dadurch zu erkennen, daß die Fäden mittels der verquollenen primären Zellwandschicht zu Paaren oder Bündeln verklebt sind.

3. Die (später abgebenden) Zellen des einen Fadens treiben in dieser engsten Berührung Vorwölbungen gegen die gegenüberliegenden Zellen des anderen Fadens, mitunter oft schon in einem Zeitpunkt, wo die aufnehmenden Zellen noch in Teilung begriffen sind. An den Berührungspunkten der männlichen Vorwölbungen und der weiblichen Zellwände entstehen die weiblichen Ausstülpungen. Durch das Längenwachstum der Ausstülpungen werden die Fäden auseinandergedrängt. Das nach dem Hervortreten der Vorwölbungen in den beiden Fäden oder in einzelnen Zellen und Fadenabschnitten ungleich andauernde Längenwachstum verursacht die bekannten Fadenpaarverkrümmungen und schief gewachsenen Copulationskanäle. Für das genau opponierte Hervorbrechen der Papillen dürften chemische Reizvorgänge verantwortlich zu machen sein.

4. Die Stärkespeicherung setzt gleich zu Beginn der Verklebung in allen Zellen — auch den überzähligen — gleichmäßig ein. In den Überzähligen wird die Stärke aber früher oder später wieder aufgelöst, während die Zellenpaare sie noch stärker speichern. Der Kern vermindert in auffallender Weise sein Gesamtvolumen wie auch das seines Binnenkörpers. Er nimmt keine bestimmte Lage zur hervortretenden Papille ein. Während des Wachstums der Papille sieht man in ihr ein mit dem Binnenkörper oder auch

dem Kern leicht zu verwechselndes Gebilde unbekannter Natur und Bedeutung.

5. Durch Auflösen der gemeinsamen Papillenwand kommen die beiden Protoplasten miteinander in Berührung, worauf sie ohne vorherige getrennte Abrundung dadurch, daß der männliche Protoplast seinen Zellraum räumt, zu verschmelzen beginnen. Für das Zustandekommen scheint die früher erfolgende Lostrennung des männlichen Protoplasten von seiner Zellwand und das allmähliche Absinken des osmotischen Wertes des nun gemeinsamen Zellsaftes erforderlich zu sein, wobei der männliche Protoplast infolge seiner Oberflächenspannung allmählich in den weiblichen Zellraum herübergesaugt wird. Nach der Lostrennung des weiblichen Protoplasten von seiner eigenen Zellwand kontrahiert sich das Gebilde zur definitiven Zygotengestalt. Ihre Größe ist ein bestimmter Bruchteil des Gesamtvolumens beider Zellen. Die überzähligen, von der Copulation ausgeschlossenen Zellen dürften — nach den Desorganisationserscheinungen zu schließen — in der Natur absterben.

Pflanzenphysiologisches Institut der deutschen Universität Prag.

Literaturverzeichnis.

Die mit * bezeichneten Publikationen waren mir in Form eines Referates zugänglich. Die mit ** bezeichneten waren mir dem Titel nach bekannt.

- * ANDREWS, F. M. (1911): Conjugation between two different species of Spirogyra. Bull. Torrey Bot. Club Vol. 38.
- (1912): Conjugation in Spirogyra. Proceed. Indian. Acad. Science.
- ** ATWELL, C. B. (1889): A phase of conjugation in Spirogyra. Bot. Gaz. Bd. 14.
- BARY, A. DE (1858): Untersuchungen über die Familie der Konjugaten. Leipzig.
- BENECKE, W. (1908): Über die Ursachen der Periodizität im Auftreten der Algen. Intern. Revue d. ges. Hydrobiol. u. Hydrographie Bd. 1.
- * BENNET, A. W. (1884): Reproduction of the Zygnemaceae; a contribution. Journ. Linn. Soc. London Vol. 20.
- * — (1891): Sexuality among the Conjugatae. Journ. Bot. Vol. 29.
- * BESSEY, C. E. (1884): Hybridism in Spirogyra. Amer. Nat. Vol. 18.
- * — (1885): Attempted hybridisation between pond-scums of different genera. Amer. Nat. Vol. 19.
- * — (1885): The question of bisexuality in the pond-scums (Zygnemaceae). Bot. papers before the Amer. Ass. in Bot. Gaz. Vol. 10.
- * — (1886): The question of bisexuality in the pond-scums. Proceed. Amer. Ass. Vol. 34.
- * — (1891): Note on cross-conjugation. Journ. Bot. Vol. 29.

- BLAKESLEE, A. F. (1906): Differentiation in sex in thallus gametophyte and sporophyte. Bot. Gaz. Vol. 42.
- * Borge, C. (1894): Über die Rhizoidbildung usw. Dissertation. Upsala.
- BORGE, C. u. PASCHER, A. (1913): Zygnetemales. in: PASCHER, Süßwasserflora Deutschlands. Jena.
- * BROWN, H. G. (1908): Algae periodicity in certain ponds and streams. Bull. Torrey Bot. Club Vol. 35.
- BROWN, I. G. (1918): Abnormal conjugation in Spirogyra. Bot. Gaz. Vol. 56.
- ** CARTER (1880): On misdirected efforts to conjugation in Spirogyra. Ann. and Mag. of Nat. Hist. Vol. 6 Ser. 5. London.
- CHODAT, R. (1911): Études sur les Conjuguées. I. Sur la copulation d'une Spirogyra. Bull. Soc. Bot. Genève T. 2.
- * CHMIELEWSKY, M. W. F. (1890): Matériaux pour servir à la morphologie et physiologie des procès sexuels chez les plantes inférieures. Charkow.
- CHMIELEVSKY, V. (1890): Eine Notiz über das Verhalten der Chlorophyllbänder in den Zygoten der Spirogyraarten. Bot. Zeitung Bd. 48.
- * COPELAND, E. B. (1902): The conjugation of Spirogyra crassa. Bull. Torr. Bot. Club Vol. 29.
- COPELAND, W. F. (1909): Periodicity in Spirogyra. Bot. Gaz. Vol. 47.
- CUNNINGHAM, B. (1917): Sexuality of filament of Spirogyra. Ibid. Vol. 56.
- (1918): Cross-conjugation in Spirogyra Weberi. Ibid. Vol. 56.
- * — (1921): The occurrence of unlike ends of the cells of a single filament of Spirogyra. Journ. Eliska Mitchell Sc. Soc. Vol. 36.
- CZURDA, V. (1922): Über ein bisher wenig beobachtetes Gebilde und andere Erscheinungen im Kern von Spirogyra (setiformis Kütz.). Arch. f. Protistenk. Bd. 45.
- (1923): Referat. Ibid. Bd. 46.
- (1924): Über die Kultur von Conjugaten. Lotos, Prag, Bd. 72.
- (1924): Zur Kenntnis der Geschlechtsverhältnisse bei Spirogyra. Ber. d. deutsch. bot. Ges. (Zurzeit im Druck.)
- * DANFORTH, C. H. (1910): Periodicity in Spirogyra. 21th annual report Missouri Bot. Gard.
- ** DANGEARD, P. A. (1891): Sur la présence de crampons dans les conjuguées. Le Botaniste Sér. 2.
- (1909): Sur les phénomènes de fécondation chez le Zygnetema. C. R. Paris T. 48.
- * DAVIS, B. M. (1910): Nuclear phenomena of sexual reproduction in algae. Amer. Nat. Vol. 44.
- ** GREGORY, E. L. (1892): Abnormal growth of Spirogyracells. Bull. Torrey Bot. Cl. Vol. 19.
- GRUBER: in OLTMANN 1922.
- HABERLANDT, G. (1890): Zur Kenntnis der Conjugation bei Spirogyra. Sitz-Ber. Akad. Wiss. Wien. Bd. 99.
- HEMLEBEN, H. (1922): Über den Copulationsakt und die Geschlechtsverhältnisse der Zygnetemales. Bot. Arch. Bd. 2.
- * HODGETT, W. J. (1918): The conjugation of Zygonium ericetorum Kütz. New Phytolog. Vol. 17.
- * HUNTER, S. J. (1885): Unusual form of the attempted conjugation in Spirogyra. Journ. Bot. Vol. 23.

- KLEBAHN, H. (1888): Über die Zygosporien einiger Conjugaten. Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. 6.
- KLERS, G. (1896): Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena.
- KNY, L. (1874): Botanische Wandtafeln, Nr. 4, mit Text. Berlin.
- KURSANOW, L. (1912): Über Befruchtung, Reifung und Keimung bei Zygnema. Flora N. F. Bd. 4.
- LAGERHEIM, G. (1884): Zur Algenflora der Wasserfälle vom Lulea-Elf. Bot. Centralbl. Bd. 18.
- MERRIMAN, M. L. (1920): Studies in the conjugation of Spirogyra ternata. Bull. Torr. Bot. Club Vol. 47.
- (1922): A new species of Spirogyra with unusual arrangement of the chromatophores. Amer. Journ. Bot.
- ** MIGULA (1888): Über den Einfluß stark verdünnter Säurelösungen auf Algenzellen. Breslau.
- ** NÄGELI, C. (1855): Pflanz. phys. Untersuchungen von C. NÄGELI und C. CRAMER. Zürich.
- OLTMANN, FR. (1922): Morphologie und Biologie der Algen. II. Aufl. Jena.
- OVERTON, C. (1888): Über den Conjugationsvorgang bei Spirogyra. Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. 6.
- PASCHER, A. (1913): Süßwasserflora Deutschlands. Jena.
- PEVALEK, I. (1916): O biologiji o geografskom rasprostranjenju Alga u sjevernoj Hrvatskoj. Jugsl. Akad. znan. i mujert. Zagreb.
- ** ROBERTSON, R. A. (1899): Unusual mode of conjugation of Spirogyra. Bot. Mag. Tokyo Vol. 13.
- ** — (1900): On abnormal conjugation in Spirogyra. Trans. and Proceed. Bot. Soc. Edinb. Vol. 21.
- SACHS, J. (1887): Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Leipzig.
- SCHMULA (1899): Über abweichende Copulation bei Spirogyra nitida. Hedwigia Bd. 38.
- STRASBURGER, E. (1876): Über Zellbildung und Zellteilung. Leipzig.
- TIFFANY, L. H. (1923): A physiological study of growth and reproduction among certain green algae; Ohio Journ. Science Vol. 34.
- * TRANSEAU, E. W. (1914): New species of green algae. Amer. Journ. Bot. Vol. 1.
- (1916): The periodicity of fresh water algae. Ibid. Vol. 3.
- (1919): Hybrids among species of Spirogyra. Amer. Nat. Vol. 53.
- * TRELEASE, WM. (1885): Biology of the Conjugatae. Bot. Gaz. Vol. 10.
- TRÖNDLE, A. (1907): Über die Copulation und Keimung von Spirogyra. Bot. Ztg. Bd. 65.
- (1911): Über die Reduktionsteilung in den Zygoten von Spirogyra und über die Bedeutung der Synapsis. Zeitschr. f. wiss. Bot. Bd. 3.
- TURNER, C. (1910): Spirogyra. Ann. Report and Trans. Manchester Micr.. Soc.
- * WALTON, L. B. (1908): Zygosporien of Spirogyra in relation to theories of variability. Torreyia Vol. 8.
- WEBER, FR. (1924): Protoplasmaviskosität copulierender Spirogyren. Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. 42.
- WEST and WEST (1898): Observations on the Conjugatae. Ann. Bot. Vol. 12.
- * WEST, W. (1891): Sulla conjugazione della Zignema. Neptunia.
- ** WILDEMAN, DE (1890): Sur les crampons des conjugués. La Notarisia Vol. 6.
- * WOLLE, FR. (1888—1913): Freshwater algae of the United States.

WOYCICKI, Z. (1909): Beobachtungen über Wachstums-, Regenerations- und Propagationserscheinungen bei einigen fadenförmigen Chlorophyceen usw.
Bull. de l'Acad. des scienc. de Cracovie.

** YORK, H. H.: Sexuality of Spirogyra. Science n. s. 38.

— (1913): Geschlechtsunterschiede bei Spirogyra. Naturwiss. Wochenschr.

Tafelerklärung.

Tafel 14.

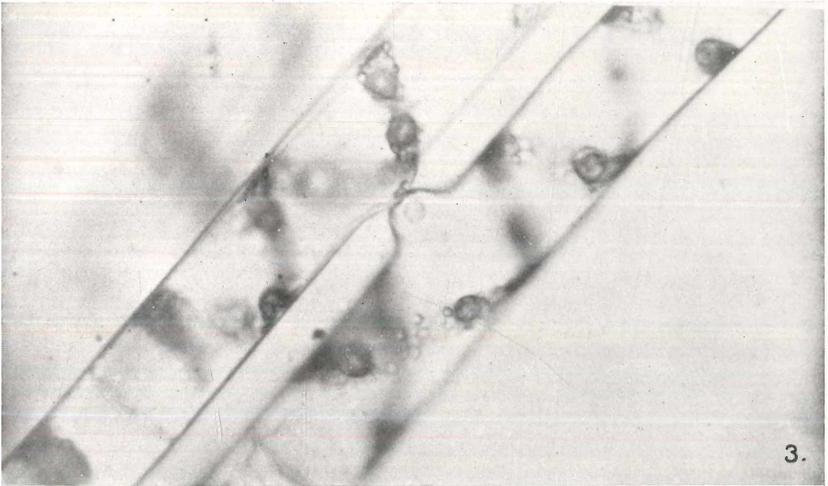
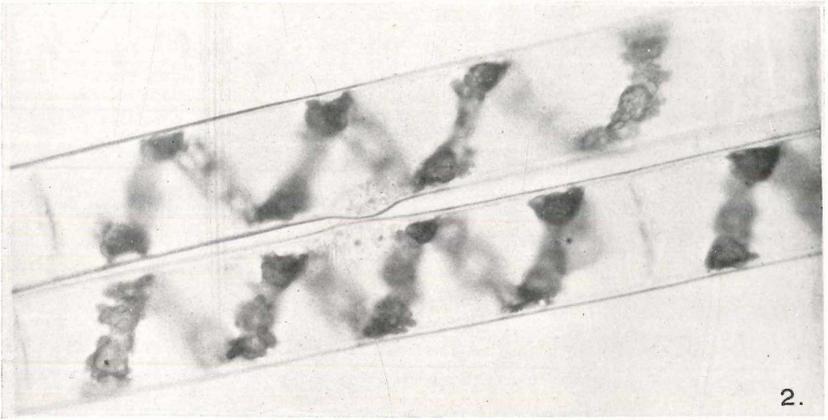
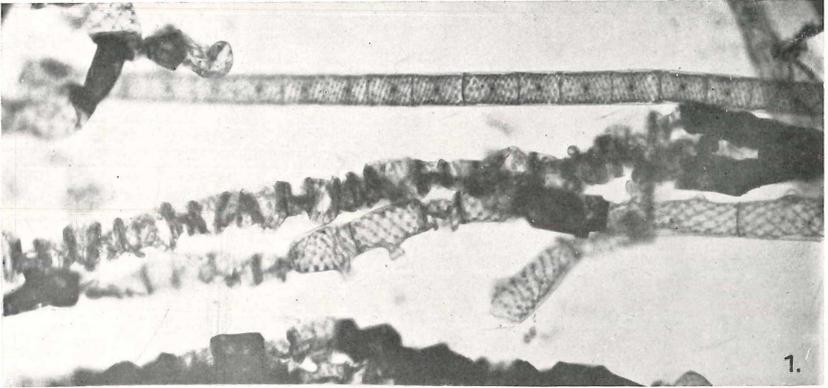
- Fig. 1. Copulierende Watte von *Spirogyra setiformis* in Kanadabalsam übertragen.
Fig. 2. Beginnende Papillenbildung bei *Spirogyra Weberi* (18³⁰ Uhr).
Fig. 3. Papillenbildung bei *Spirogyra Weberi* (21⁰⁰ Uhr).

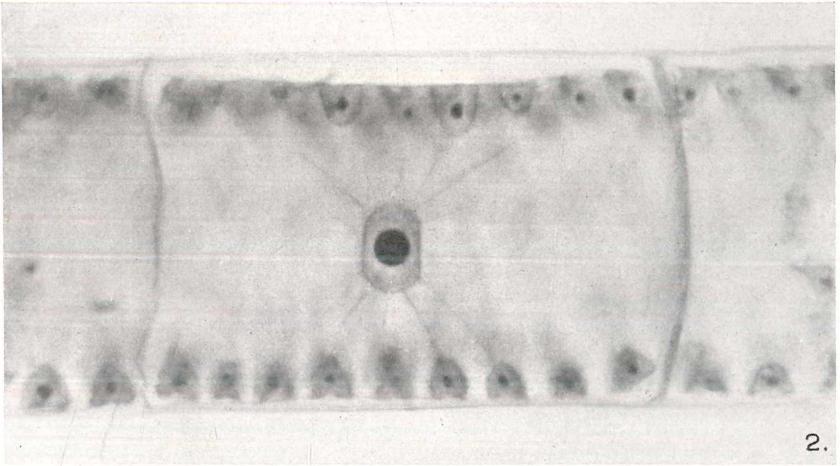
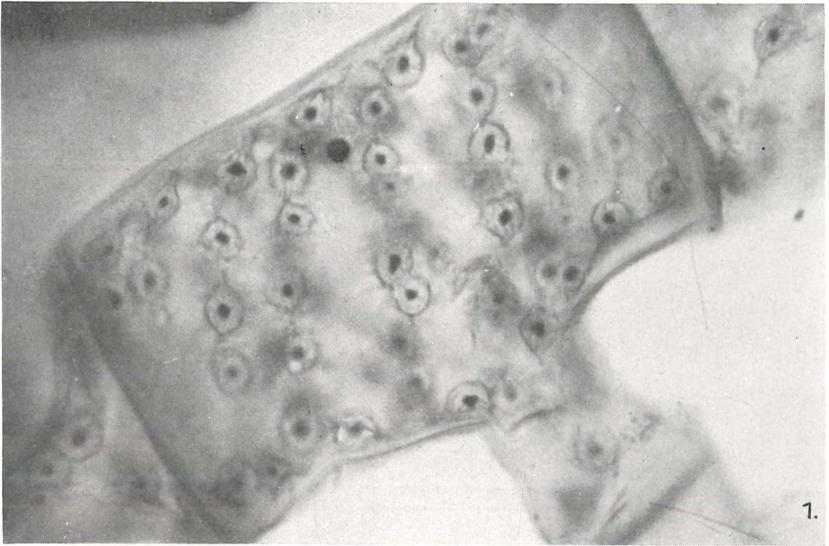
Tafel 15.

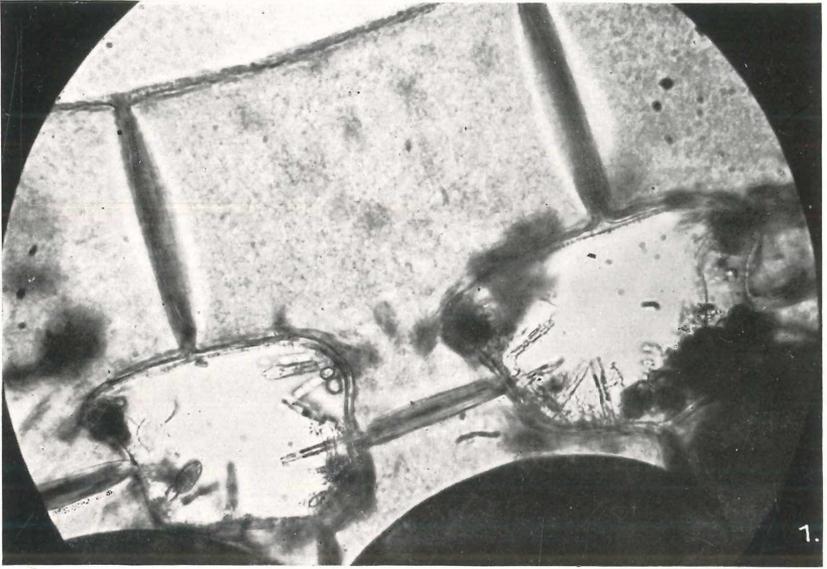
- Fig. 1. Copulierende Zelle von *Spirogyra setiformis* vor der Protoplastenverschmelzung (fixiert und gefärbt).
Fig. 2. Vegetative Zelle von *Spirogyra setiformis* (fixiert und gefärbt).

Tafel 16.

- Fig. 1. Ausschnitt aus einem Fadenpaar von *Spirogyra setiformis* (fixiert).
Fig. 2. *Spirogyra protecta*, Ausschnitt aus einer fixierten Watte.
-







ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1925

Band/Volume: [51_1925](#)

Autor(en)/Author(s): Czurda [Denk] Viktor

Artikel/Article: [Zur Kenntnis der Copulationsvorgänge bei Spirogyra. 439-478](#)