

# Kleinere Mitteilungen.

---

## Gametencopulation und Zygotenkeimung bei *Hydrodictyon reticulatum*.

Von

**Felix Mainx** (Prag).

(Hierzu Tafel 20.)

---

Die vorliegenden Untersuchungen wurden an Speziesreinkulturen ausgeführt. Ein Klon wurde aus einem Material aus der Umgebung von Berlin isoliert, ein anderer zum Vergleich aus dem Großteich von Hirschberg i. B. Beide verhielten sich morphologisch und physiologisch vollkommen gleich. Die Isolierung gelingt leicht durch Abtrennung eines oder mehrerer Glieder aus einem Netz unter Kontrolle unter dem Binokularmikroskop. Die isolierten Stücke müssen völlig frei von Epiphyten sein. Sie werden nach Waschen in sterilem Wasser in Erdabkochung nach E. G. PRINGSHEIM übertragen, wo sie bald weiterwachsen und sich durch Zoosporenbildung vermehren. Die so entstandenen jungen Tochternetze oder Stücke eines erwachsenen Netzes können dann zur Impfung neuer Kulturen verwendet werden. Das Wachstum der speziesreinen Kulturen in Erdabkochung ist ausgezeichnet und kann durch Zusatz von 0,05 bis 0,1 Proz.  $\text{KNO}_3$  noch verbessert werden. Bei Verwendung größerer Flüssigkeitsmengen in ERLENMEYER-Kolben erhält man Netze von bis 20 cm Längsdurchmesser, die an Größe den in der Natur oft auftretenden nicht nachstehen. Ernährungsphysiologische Untersuchungen wurden nicht durchgeführt, da bakterienfreie Kulturen nicht erzielt werden konnten. Die verschleimte Außenschicht der

Membran ist stets von Bakterien dicht besetzt, die sich nicht entfernen lassen. Mangels von freischwimmenden und keimfähigen Zoosporen kann auch die Plattengußmethode nicht Anwendung finden. Doch ist es möglich, daß man mit viel Geduld durch herauspräparieren der Tochnernetze aus der noch geschlossenen Mutterzellwand zu bakterienfreien Kulturen gelangen könnte, wie es mir bei *Eremosphaera* gelungen ist (MAINX, 1927).

*Hydrodictyon* ist schon oft der Gegenstand von Untersuchungen gewesen. Es seien nur erwähnt die Aufklärung der geschlechtlichen und ungeschlechtlichen Fortpflanzung durch AL. BBAUN (1851), N. PRINGSHEIM (1860) und G. KLEBS (1891), die Versuche KLEBS' zur Ermittlung des Einflusses von Außenfaktoren auf die verschiedenen Fortpflanzungsarten (1890, 1896), die cytologische Untersuchung der Zoosporenbildung durch TIMBERLAKE (1901, 1902) und in neuester Zeit eine Studie über die Zoosporenbildung von PALIK (1928), über die Bildung des jungen Tochnernetzes von JOST (1930) und über die Keimung von Dauerzellen bei *Hydrodictyon africanum* von WIGGLESWORTH (1928).

Die folgenden Mitteilungen können den Angaben der zitierten Autoren nichts wesentlich Neues hinzufügen. Sie wurden vor allem durchgeführt zum Zweck einer Nachuntersuchung der Zygotenkeimung, deren Ablauf seit N. PRINGSHEIM (1860) nicht untersucht wurde. Da nun in letzter Zeit verschiedene früher als reine Haplonten angesehene Chlorophyceen sich als Diplonten oder Haplo-Diplonten erwiesen haben, lag es nahe, den Kernphasenwechsel von *Hydrodictyon* einer näheren Prüfung zu unterziehen. Dabei wurden verschiedene Beobachtungen über die Gametencopulation gemacht, die zu Überlegungen allgemeiner Art Anlaß geben.

Bei Übertragung von Netzstücken in frische Nährlösung bilden sich fast stets Zoosporen und daher zahlreiche Tochnernetze. Nur junge Netze bis ca. 1 cm Längsdurchmesser wachsen nach Übertragung in frische Nährlösung fast stets ohne Zoosporenbildung weiter. Will man die Ausbildung größerer Netze erzielen, so muß man entsprechend größere Nährlösungsmengen nehmen, damit das Wachstum längere Zeit fort dauern kann, ehe der das Wachstum in den Kulturen begrenzende  $p_H$ -Wert erreicht wird. Die Erdabkochung wird nämlich durch den Verbrauch des  $NO_3$ -Ions und durch Ausscheidungen des Glases immer stärker alkalisch und dieser Faktor setzt der Entwicklung der Netze in den Kulturen eine Grenze, bevor der verfügbare Stickstoff auch nur annähernd verbraucht ist. Geschlechtliche Fortpflanzung erhält man fast immer, wenn junge

Netze in frischer Nährlösung durch längere Zeit herangewachsen sind und dann nicht rechtzeitig überimpft werden. Dabei geht manchmal nur ein Teil der Zellen, meist aber alle gleichzeitig zur Gametenbildung über. Die geschlechtliche Fortpflanzung bleibt dagegen aus, wenn zur Impfung schon ältere Netzstücke verwendet werden oder die Impfmasse so groß und die Lösungsmenge so gering ist, daß das Wachstum schon vor der Erlangung einer gewissen Zellgröße zum Stillstand kommt. Systematische Versuche über die Bedingungen der sexuellen Fortpflanzung wurden nicht angestellt, doch weisen schon die genannten Beobachtungen darauf hin, daß kaum bestimmte Außenfaktoren, auf keinen Fall die Erschöpfung irgendeines Nährstoffes, unmittelbar die sexuelle Fortpflanzung hervorrufen, sondern daß die Voraussetzung ihres Auftretens eine längere gute Vegetationsperiode ist und ein gewisser kritischer Punkt der H-Ionenkonzentration dann die Auslösung bewirkt. Ich habe diese Zusammenhänge für Arten der Gattung *Oedogonium* genauer untersucht (MAINX, 1931) und konnte mich auf Grund dieser Erfahrungen vollkommen der Meinung CZURDA'S (1930) anschließen, der die wichtige Rolle eines gewissen „physiologischen Zustandes“ für den Eintritt der Sexualität durch ausgedehnte Versuche mit Conjugaten klargestellt hat. Auch bei *Hydrodictyon* scheint es sich ähnlich zu verhalten und die Resultate von KLEBS müßten auch hier einer Revision unterzogen werden. Es sei übrigens bemerkt, daß KLEBS gerade bei der Diskussion seiner Versuchsergebnisse mit *Hydrodictyon* sich unserem Standpunkte ziemlich nähert, indem er die Rolle einer gewissen durch die Vorbehandlung bestimmten „Neigung“ der Netze zu der einen oder der anderen Fortpflanzungsart betont.

*Hydrodictyon* ist monözisch und ich kann die Angaben älterer Autoren bestätigen, daß auch die aus einer Zelle gebildeten Gameten copulieren können. Es herrscht vollkommene Isogamie. Die geringen Größenunterschiede, die man zwischen den Gameten feststellen kann, spielen bei der Copulation keine Rolle. Die Gameten reagieren nach ihrem Austritt aus den Zellen gegen diffuses Tages- und starkes Lampenlicht sehr energisch positiv phototaktisch und sammeln sich an der Lichtseite des Kulturgefäßes in großen Mengen an. Sie können in diesem Zustand ungefähr 5—48 Stunden lebhaft umherschwimmen, ohne Anzeichen von Copulation zu zeigen. Die verschieden lange Dauer dieser indifferenten Schwärmpperiode dürfte von äußeren Faktoren und wohl auch vom inneren physiologischen Zustand der Zellen abhängen, aus denen die Gameten gebildet wurden. Gehen die Zellen eines Netzes plötzlich und ungefähr

gleichzeitig zur Gametenbildung über, dann ist dieser indifferente Zustand der Gameten meist kürzer. Nach Ablauf dieser mehr oder weniger langen Zeit beginnt die phototaktische Stimmung der Gameten umzuschlagen und sie werden gegen die gleiche Lichtintensität negativ phototaktisch. Nach und nach wandern sie von der Lichtseite zur lichtabgewandten Seite des Gefäßes ab. Es kann mehrere Stunden dauern, bis dieser Umstimmungsprozeß bei allen Gameten durchgeführt ist, so daß innerhalb dieser Zeit ein Teil der Gameten positiv, ein anderer Teil negativ reagiert. Die Gameten, bei denen die Umstimmung erfolgt ist, beginnen sofort mit Copulationsversuchen und je mehr Gameten sich an der lichtabgewandten Seite des Gefäßes ansammeln, desto zahlreicher und energischer werden die Copulationsversuche. Die Herabsetzung der Beweglichkeit und der Übergang zur Zitterbewegung bei starker Annäherung der copulierenden Gameten, sowie die Verschmelzung am Vorderende knapp neben der Geißelinsertionsstelle gleicht anderen schon genau beschriebenen Fällen. Die Zygoten verlieren sofort die Beweglichkeit und umgeben sich mit einer ziemlich dünnen Membran. Am Ende des ganzen Prozesses liegen die Zygoten in großer Zahl an der lichtabgewandten Seite des Gefäßes und nehmen bald durch Aufspeicherung von mit Hämochrom rot gefärbtem Öl eine rötliche Farbe an. Dieser interessante Zusammenhang zwischen phototaktischer Umstimmung und geschlechtlicher Reifung der Gameten von *Hydrodictyon* läßt sich mit dem Verhalten von *Volvox aureus* vergleichen, dessen Geschlechtskolonien bei Ausbildung der Eier von stark positiver zu negativer Phototaxis umschlagen, um nach Fertigstellung der Parthenosporen oder Zygoten auch gegen die schwächsten Lichtreize nur mehr negativ zu reagieren (MAINX, 1929). Ebenso mit dem Verhalten der Planozygoten von *Monostroma latissimum*, die nach N. CARTER (1926) negativ phototaktisch sind, während die Gameten positiv reagieren. Der Stimmungsumschlag erfolgt bei diesen drei Objekten zu verschiedenen Zeiten. Bei *Hydrodictyon* vor der Copulation, bei *Monostroma* nach der Copulation, bei *Volvox* während der Reifung der Eier und der aus ihnen ohne oder mit Befruchtung entstehenden Dauerzellen innerhalb der Kolonie. Der Effekt ist immer der gleiche, die Dauerstadien werden nämlich in Gebiete der geringsten Lichtintensität, also in der Natur auf den Grund der Gewässer befördert, was vielleicht ökologisch von Bedeutung sein kann.

Beobachtet man den Copulationsvorgang einer größeren Menge von *Hydrodictyon*-Gameten in kleinen Schälchen oder im Tropfen

auf dem Objektträger, so ist fast stets eine deutliche Gruppenbildung zu bemerken. Je dichter die Aufschwemmung ist und je intensiver die Copulationsvorgänge ablaufen, desto deutlicher ist die Gruppenbildung und desto größer sind die einzelnen Gruppen. Die Gruppen bestehen aus einer größeren Anzahl copulierender Paare, zwischen denen viele einzelne Gameten herumschwärmen, die noch keinen Partner gefunden oder ihren Partner während der Copulationsversuche verloren haben und bald wieder in ein Copulationspaar eintreten. Nachdem die Mehrzahl der Copulationspaare mit der Verschmelzung begonnen haben, lockert sich die Gruppe ein wenig auf. Am Ende des ganzen Vorganges sieht man dann die Zygoten in mehr oder weniger deutlichen Gruppen beisammen liegen. Hier und da kommt es auch zur Verschmelzung von drei Gameten, doch konnte das weitere Schicksal dieser Zygoten nicht verfolgt werden. Es kommt oft vor, daß einzelnen Gameten die Copulation nicht gelingt. Diese verlieren bald ihre Beweglichkeit, runden sich ab und umgeben sich mit einer dünnen Membran, sind aber scheinbar nicht weiter parthenogenetisch entwicklungsfähig. Einen ganz ähnlichen Verlauf nimmt die Copulation der Gameten von *Polytoma wella*. Nach den Beobachtungen von Frau Dr. ANNA SCHÖNBERG in unserem Institut tritt auch hier bei Verwendung von dichten Gametenaufschwemmungen aus Reinkulturen eine deutliche Gruppenbildung ein. Die Gruppen sind bei *Polytoma* meist größer und schärfer gegen die Umgebung abgehoben als bei *Hydrodictyon*. Dies kommt daher, daß die Gameten gleichzeitig mit dem Beginn der Copulationsversuche ihre Schwärbewegung fast einstellen und nur mehr an Ort und Stelle Zitterbewegungen ausführen. Dadurch wird die Anhäufung größerer Gametenmengen in den Gruppen erleichtert. Im übrigen gleicht der Copulationsvorgang dem bei *Hydrodictyon*. *Polytoma* ist ebenso wie *Hydrodictyon* rein isogam und monözisch (STREHLOW, 1929).

Die Gruppenbildung wurde bisher meist als ein Anzeichen von — wenigstens physiologischer — Anisogamie angesehen. In den klassischen Fällen, wie bei *Ectocarpus*, befindet sich ein bewegungslos gewordener Gamet als Attraktionszentrum im Mittelpunkt der Gruppe, dem weiblicher Charakter zugeschrieben wird, während die ihn umschwärmenden Gameten als männlich angesehen werden. Welche wichtige Rolle die Deutung derartiger Beobachtungen in neuerer Zeit für die Auffassung von der Sexualität gespielt hat, ist allgemein bekannt. In unseren zwei Fällen läßt sich aber eine Anisogamie im Verhalten der copulierenden Gameten nicht fest-

stellen. Es kommt höchstens ganz vorübergehend vor, daß ein Gamet von zwei bis drei anderen umschwärmt wird, sonst sind in der Regel immer nur zwei Gameten ganz gleichwertig zu einem Copulationspaar vereinigt und versuchen einander mit den Vorderenden zu berühren. Niemals kommen einzelne Gameten früher zur Ruhe als die anderen, um dann von den anderen aufgesucht zu werden. Das Bild ist also das gleiche, wie es von anderen Autoren bei der Isogametencopulation von genotypisch diözischen Algen gesehen wurde, von HARTMANN (1929) bei *Chaetomorpha*, von FÖYN (1929) bei *Cladophora pellucida* und *Ulva*, von GEITLER (1931) bei *Tetraspora lubrica*. Auch diese Autoren betonen, daß sich die Gruppenbildung in den von ihnen beobachteten Fällen nicht als ein Anzeichen für Anisogamie deuten läßt, obwohl die Gameten der beiden Geschlechter hier sicher als wesensungleich angesehen werden müssen. In unserem Fall dagegen fehlt infolge der Monözie jeder Anhaltspunkt für die Annahme einer Verschiedenheit zwischen den copulierenden Gameten. Das einzige, was wir auf Grund des empirischen Befundes sagen können, ist, daß sie einander anziehen, sonst könnte es nicht zur Bildung der Copulationspaare kommen.

Ich habe versucht, mir eine rein reizphysiologische Vorstellung von den Vorgängen vor der Gametenverschmelzung zu bilden, die gleichzeitig auch das Phänomen der Gruppenbildung erklären soll. Wenn wir den Eindruck haben, daß die beiden in Copulationsversuchen begriffenen Gameten einander anlocken, daß sie mit gerichteten Bewegungen immer wieder einander aufsuchen, so kann diese Anlockung nur in einer chemotaktischen Wirkung des einen Schwärmers auf den anderen beruhen, wenn wir nicht zu der viel komplizierteren und unwahrscheinlichen Annahme greifen wollen, daß die beiden Gameten verschiedene Chemotaktika ausscheiden und jeder nur gegen das Chemotaktikum des anderen reaktionsfähig ist. Ein Gamet muß also das Chemotaktikum ausscheiden und der andere darauf reagieren. Würden beide Gameten den chemotaktisch wirkenden Stoff in gleicher Menge ausscheiden, so könnte keine Anlockung zustande kommen, da dann jeder Gamet selbst im stärksten Konzentrationsbereich des Diffusionsgefälles dieses Stoffes sich befinden würde und daher nicht auf die Ausscheidungen des anderen reagieren könnte. Die chemotaktische Anlockung kann also nur dann zustande kommen, wenn der eine Gamet das Chemotaktikum ausscheidet, der andere aber nicht oder nur in weit geringerem Maße als der erste. Die Ausscheidung des Chemotaktikums beginnt aber offenbar erst eine gewisse Zeit nach

dem Freiwerden der Gameten von *Hydrodictyon*, denn im Anfang schwärmen sie ja mehr oder weniger lange durcheinander ohne einander anzulocken. Die Ausscheidung des Chemotaktikums wäre also ein Anzeichen einer bis zu einem gewissen Grade gediehenen Reifung der Gameten. Ich nehme nun an, daß diese Reifung nicht bei allen Gameten gleichzeitig eintritt, sondern daß einige Gameten in dem Reifungsprozeß voraneilen, andere zurückbleiben, eine Erscheinung, die fast immer zu beobachten ist, wenn irgendwelche physiologische Zustandsänderungen in einer Population von gleichwertigen Zellen oder Individuen eintreten. Als ein Anzeichen dieser Zustandsänderung kann man bei *Hydrodictyon* auch die phototaktische Umstimmung ansehen, die der Reifung der Gameten vorausgeht und die auch nicht bei allen Gameten gleichzeitig eintritt. Die in dem Reifungsprozeß etwas weiter fortgeschrittenen Gameten sind nun die das Chemotaktikum ausscheidenden, die anderen die davon angelockten. Dadurch, daß im Reifungsgrad der Gameten nur geringe Unterschiede bestehen, kommen viele Gameten gleichzeitig in das Stadium der Chemotaktikumsekretion und werden so zu Anziehungspunkten für die anderen. Noch während der Copulationsversuche können dann auch angelockte Gameten in das gleiche Stadium der Reifung gelangen, verlieren daher die chemotaktische Bindung an ihren Partner und werden selbst jetzt zu Anlockungspunkten für andere. Das alles sind Bilder, die mit dem tatsächlich beobachteten Verhalten der Gameten weitgehend übereinstimmen. Die Gameten, denen die Copulation nicht rechtzeitig gelungen ist, bleiben dann übrig, da sie selbst nun alle in der Vollreife das Chemotaktikum ausscheiden, aber keine Partner mehr finden, die sie anlocken könnten. Tatsächlich bleibt auch immer ein kleiner Teil der Gameten ohne Copulationspartner.

Diese Vorstellung läßt sich auch auf Fälle von Gameten-copulation monözischer Organismen ausdehnen, in denen physiologische Heterogamie vorzuliegen scheint. Ich denke da vor allem an die Beobachtungen KUSANO'S (1930) an *Synchytrium fulgens* und KÖHLER'S (1930) an *Synchytrium endobioticum*. Bei *Synchytrium fulgens* schwärmen die Gameten zunächst ohne Copulationsversuche durcheinander, dann kommen einige zur Ruhe und werden von den anderen umschwärmt, bis die Verschmelzung eines beweglichen mit einem ruhenden gelingt. Den Verlust der Beweglichkeit möchte ich nun auch als ein Anzeichen einer physiologischen Reife ansehen, die gleichzeitig auch zur Ausscheidung des Chemotaktikums führt. Noch weitergehend kann man den Vergleich mit *Synchytrium endo-*

*bioticum* ziehen. Hier befinden sich die Gameten zunächst in einem Stadium lebhafter Schwärmbewegung ohne Copulationsversuche. Dieses Stadium würde dem positiv phototaktischen Stadium der *Hydrodictyon*-Gameten entsprechen. Dann gehen sie allmählich in die von KÖHLER als „Suchbewegung“ bezeichnete Bewegungsform über. Dies würde dem Umschlag zur negativen Phototaxis bei *Hydrodictyon* entsprechen. Einige Gameten dieses zweiten Stadiums kommen nun zur Ruhe und werden von zahlreichen anderen, aber niemals von solchen des ersten Stadiums umschwärmt. Die zur Ruhe gekommenen sind also die das Chemotaktikum ausscheidenden, die in „Suchbewegung“ befindlichen die chemotaktisch reagierenden, während die Gameten im ersten Stadium gegen das Chemotaktikum noch nicht einmal empfindlich geworden sind. Interessant ist die Beobachtung KÖHLER'S, daß von den einen ruhenden Gameten umschwärmenden Gameten ebenfalls mit der Zeit einzelne zur Ruhe kommen, die dann sofort ihrerseits zu Attraktionszentren für andere bewegliche werden. Auf diese Weise kommen größere Aggregationen von Copulationsgruppen zustande<sup>1)</sup>. Hier ist also der Augenblick direkt zu beobachten, in dem die Reifung der Gameten vom Stadium der chemotaktischen Reaktionsfähigkeit zu dem der Ausscheidung des Chemotaktikums fortschreitet. KUSANO (l. c.) stellt im Zusammenhang mit seinen Beobachtungen an *Synchytrium fulgens* sehr beachtenswerte Überlegungen an, in denen er den Vorgängen eine Deutung gibt, die weitgehende Ähnlichkeit mit der hier vorgetragenen und unabhängig von seiner Arbeit entstandenen Annahme aufweist. Auch er faßt die „weiblich“ und die „männlich“ sich verhaltenden Gameten lediglich als Vertreter eines verschiedenen physiologischen Zustandes der Gameten auf. Nur betont er den sexuellen Charakter dieser physiologischen Zustände, dessen Änderung er auch graphisch darstellt, während meine Deutung lediglich reizphysiologische Begriffe verwendet. Da man die reizphysiologischen Grundlagen der Phänomene ohnehin nicht umgehen kann, so erscheint mir einfacher, und es ist daher unbedingt vorzuziehen, die Erscheinungen, so lange dies zwanglos möglich ist, überhaupt nur rein reizphysiologisch zu erklären. Die Anwendung des bisexuellen Schemas auf solche Fälle, wie die oben geschilderten erscheint mir nicht nur überflüssig, sondern sogar gezwungen und irreführend.

Die reizphysiologische Deutung der Copulationsvorgänge führt gleichzeitig auch zu einer Erklärungsmöglichkeit für die Gruppen-

<sup>1)</sup> A. PASCHER teilt gleichzeitig ähnliche Beobachtungen an Chlamydomonaden mit, denen er ebenfalls diese Deutung gibt. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 75.

bildung und deren verschiedene Typen bei *Hydrodictyon*, *Polytoma* und ähnlichen Fällen einerseits und den *Synchytrium*-Arten andererseits. Wenn wir annehmen, daß bei *Hydrodictyon* eine größere Anzahl von Gameten ungefähr gleichzeitig mehr oder weniger stark mit der Sekretion des Chemotaktikums beginnen, dann werden sich in der Flüssigkeitsmenge mehrere Attraktionszentren bilden, an die die anderen Gameten heranschwärmen. Bevor es noch zu dichteren Ansammlungen kommt, beginnen aber schon einzelne von den angelockten Schwärmern mehr oder weniger stark zu sezernieren und verstärken so die anlockende Wirkung ihres Aufenthaltsraumes für noch außerhalb dieses Raumes schwimmende Gameten. Solche, die noch in schwacher Sekretion begriffen sind, können vielleicht noch von den stärker sezernierenden angelockt werden, während sie selbst schon auf noch gar nicht sezernierende anlockend wirken. Dadurch, daß alle, auch die sezernierenden Schwärmer beweglich bleiben, kommt es niemals zu einer dauernden Ansammlung mehrerer angelockter Schwärmer um einen anlockenden, sondern nur zur Bildung größerer lockerer Gruppen, in deren inneren Partien eine ziemliche Anhäufung von chemotaktisch wirksamer Substanz zustande kommt, so daß die Gruppe dann als Ganzes auf noch außerhalb befindliche Schwärmer attraktiv wirkt. Dieses Vorstellungsbild entspricht ganz dem bei solchen Objekten wirklich beobachteten. Bei den Synchytrien dagegen scheinen die individuellen Unterschiede im Reifungsalter zwischen den verschiedenen Gameten größer zu sein, so daß dadurch kleinere und dichtere Copulationsgruppen um die wenigen in der Reifung vorausgeeilten Gameten zustande kommen, was noch dadurch erleichtert wird, daß die das Chemotaktikum ausscheidenden Gameten gleichzeitig zur Ruhe kommen und so den festen Mittelpunkt einer streng ausgeprägten Ansammlung bilden können.

Die Übertragung dieser Vorstellung auf die oben zitierten Fälle von Gruppenbildung bei der isogamen Copulation von genotypisch diözischen Arten begegnet verschiedenen Schwierigkeiten. Vor allem ist natürlich die auch für jede andere Hypothese unentbehrliche Voraussetzung zu machen, daß die Gameten der beiden hier mit vollem Recht unterscheidbaren Geschlechter nicht in sich selbst copulationsfähig sind, sondern immer nur ein + mit einem — Gameten. Ob weiterhin zur Deutung der beobachteten Phänomene der Copulation und Gruppenbildung die Annahme von zwei verschiedenen chemotaktisch wirksamen Substanzen notwendig ist oder nicht und welche Komplikationen hier noch überdies anzunehmen

sind, kann vorläufig rein theoretisch nicht entschieden werden, besonders im Hinblick auf die merkwürdigen Versuchsergebnisse GEITLER'S (l. c.). Doch glaube ich, daß man hier experimentell weiter kommen kann und ich habe mit diesbezüglichen experimentellen Untersuchungen begonnen. Bis zu deren Abschluß möchte ich die Erscheinungen bei Diözisten nicht in meine Deutung einbeziehen. Ebenso soll bis dahin die Frage außer Diskussion bleiben, inwieweit meine Deutung mit dem von HARTMANN aufgestellten Begriff der „relativen Sexualität“ vereinbar ist. Verschiedene Bedenken dieser Art haben bereits KUSANO (l. c.) und CZURDA (1930) geäußert.

Die einzigen Beobachtungen der Zygotenkeimung von *Hydrodictyon reticulatum* durch N. PRINGSHEIM (1860) wurden an natürlichem Material durchgeführt und geben uns keinen sicheren Anhaltspunkt für die Aufklärung des Kernphasenwechsels dieser Alge. Daß die Reduktionsteilung nicht bei der Zoosporenbildung und wahrscheinlich auch nicht bei der Gametenbildung erfolgt, zeigen die cytologischen Untersuchungen einiger oben zitierter Autoren. Es bleibt nun nur mehr die Bildung der primären Schwärmer aus der keimenden Zygote oder die Bildung des Primärnetzes in den Polyedern als mögliche Orte der Reduktionsteilung übrig. PRINGSHEIM gibt zwar an, daß er meist vier Schwärmer aus der keimenden Zygote austreten sah, doch sollen oft auch zwei, drei oder fünf Schwärmer gebildet worden sein. WIGGLESWORTH (1928) gibt für *Hydrodictyon africanum* eine ganz andere Form der Keimung von Dauerzellen an. Sie wachsen wie die Zygoten von *Hydrodictyon reticulatum* zunächst bis zu einer gewissen Größe heran, dann bilden sie aber keine Schwärmer und auch keine Polyeder, sondern nach wiederholter simultaner Teilung des Kernes direkt ein junges Netz, das durch Auflösung der Membran frei wird. Ich vermute, daß es sich hier nicht um die Keimung von Zygoten, sondern von Parthenosporen gehandelt hat, was um so wahrscheinlicher ist, als WIGGLESWORTH nur selten Copulationen, dagegen häufig die parthogenetische Umbildung von Gameten zu Dauerzellen gesehen hat.

Die Zygoten von *Hydrodictyon reticulatum* keimen sehr leicht nach Übertragung in frische Erdabkochung. Eine Ruhezeit ist nicht nötig, denn auch eben ausgereifte Zygoten im Alter von wenigen Tagen keimen vollzählig. Dagegen können sie in der Nährlösung, in der sie gebildet wurden, sehr lange Zeit, bis zu zwei Jahren, in keimfähigem Zustand ruhen. Allerdings setzt längere Ruhezeit das Keimprozent herab. Kürzere Austrocknung schadet nichts, längeres

Trockenliegen setzt das Keimprozent herab. Vorübergehendes Einfrieren bei Minus 5—7° schädigt die Keimfähigkeit nicht. Sofort nach der Übertragung in frische Nährlösung beginnen die nur mit einer dünnen Membran umgebenen Zygoten zu wachsen, während die mit Hämochrom lebhaftgelbrot gefärbten öligen Reservestoffe allmählich aufgebraucht werden und das Chlorophyll in Erscheinung tritt (Taf. 20 Fig. 1). Diese Periode des vegetativen Wachstums dauert 4—10 Tage. Es kommt sonst sehr selten vor, daß Zygoten, besonders Hypnozygoten, eine so weitgehende vegetative Lebenstätigkeit entfalten. Man könnte hier den Fall von *Chlorochytrium* zum Vergleich heranziehen. Es wurde auch schon der Versuch gemacht, solche Fälle für eine phylogenetische Ableitung der Diplobionten von den Haplobionten zu verwerten (SCHUSSNIG, 1930). Im herangewachsenen Zustand zeigt die Zygote einen dichten dunkelgrünen Zellinhalt, in dem noch oft ein oder mehrere große rote Öltropfen zu sehen sind. In diesem Stadium tritt meist bei einem Teil der Zygoten ein Stillstand der Entwicklung ein. Diese können dann beliebig lang in Ruhe verharren oder durch neuerliche Übertragung in frische Nährlösung zu sofortiger Weiterentwicklung angeregt werden. Bei der Weiterentwicklung erfolgen zwei rasch hintereinanderfolgende Teilungen des Zellinhaltes (Taf. 20 Fig. 2). Diese Stadien mit viergeteiltem Protoplasten sind nur selten zu beobachten, da fast gleichzeitig mit der Viererteilung das Ausschlüpfen des Inhaltes erfolgt. An einer nicht vorgebildeten Stelle entsteht durch Verquellung und Auflösung der Membran ein Loch, dessen unscharfe Ränder durch den Austritt des Inhaltes etwas nach außen umgestülpt werden. Die vier Zellen der Keimtetrade treten in einer Blase aus und bilden sich sofort zu Schwärmern um, die bald die verquellende Wand der Blase durchstoßen und davon schwimmen. Die nackten Schwärmer sind walzig mit abgestumpftem Hinterende, in der Größe ziemlich variabel, haben einen kleinen blaßroten Augenfleck knapp vor der Körpermitte und zwei etwa körperlange, sehr dünne und hinfallige Geißeln. Die Schwärmerbewegung ist rotierend, doch zeigen sie auch metabolische Bewegungen. Es sind zahlreiche scheibenförmige Chromatophoren ohne Pyrenoide vorhanden, die erst bei der Polyederbildung zu einem einheitlichen Chromatophor verschmelzen. Oft führen die Schwärmer auch noch rote Öltropfen. Hie und da findet man Schwärmer mit doppeltem Vorderende, die aus unvollständigen Teilungen hervorgegangen sind. Die Schwärmer bleiben nur wenige Stunden in Bewegung, runden sich dann ab und beginnen sich zu Polyedern umzubilden. Zunächst erscheinen an der Oberfläche, und

zwar meist zuerst am Vorder- und Hinterende, einige feine Spitzchen, die zu langen, dünnen, rhizopodenartigen Fortsätzen auswachsen (Taf. 20 Fig. 6 u. 7). Diese feinen, fadenartigen Gebilde sind von zäher, schwach elastischer Beschaffenheit und bestehen offenbar aus Ectoplasma. Sie verkürzen sich bald zu kleinen Stacheln und gleichzeitig umgibt sich der so gebildete junge Polyeder mit einer dünnen Membran, die später an Dicke zunimmt (Taf. 20 Fig. 8 u. 9). In diesem Stadium setzt starkes Wachstum ein und es kommt zur Ausbildung der typischen Polyeder, die in ihrer Größe ziemlich variabel, in ihrer Form mehr oder weniger isodiametrisch sind und deren Oberfläche mit einer wechselnden Anzahl größerer und kleinerer Stacheln besetzt ist (Taf. 20 Fig. 10—13). Diese Stacheln wachsen von der Basis aus, die dabei immer breiter wird. Ihre Membran ist an der Spitze besonders verdickt. Der große, vielfach gelappte und durchlöcherichte Chromatophor der Polyeder führt zahlreiche Pyrenoide mit Stärkehüllen und meist auch Stromastärke. Das rote Öl wird entweder schon beim Wachstum der Zygote ganz aufgezehrt und durch Stromastärke ersetzt oder es wird beim Wachstum der Polyeder aufgebraucht. Hier und da bleibt ein roter Öltropfen noch bis zur Bildung des Primärnetzes aus dem Polyeder übrig und wird dann bei der Schwärmerbildung ausgestoßen (Taf. 20 Fig. 15). Die ausgewachsenen Polyeder bilden entweder sofort Primärnetze aus oder bleiben noch einige Zeit in einem Ruhezustand, der durch Übertragung in frische Nährlösung sofort unterbrochen wird. Durch simultane Teilungen des Zellinhaltes werden zahlreiche Zoosporen gebildet, die nach kurzer zitternder Bewegung zur Ruhe kommen und sich zu einem kleinen Netz zusammenschließen. Während dessen wird die Wand des Polyeders durch Verquellung allmählich aufgelöst (Taf. 20 Fig. 14—16). Das Primärnetz, das auf diese Weise frei wird, ist im Gegensatz zu den später durch Zoosporenbildung entstehenden sackförmigen Netzen stets in einer Fläche aufgebaut (Taf. 20 Fig. 17). Durch Wachstum vergrößert es sich rasch und schreitet bald durch Zoosporenbildung zur Vermehrung.

Sind die Bedingungen für die Zygotenkeimung nicht optimal, z. B. durch Vorhandensein vieler Bakterien oder etwas stärkere Alkalinität der Nährlösung, so treten im Keimungsvorgang der Zygoten interessante Abänderungen auf, ohne daß man diese Vorgänge als pathologisch bezeichnen könnte. So kann es vorkommen, daß die in der Blase austretenden Schwärmer zur Ruhe kommen, bevor sie die Blase verlassen haben und diese erst durch die heran-

wachsenden Polyeder gesprengt wird. Viel häufiger aber, bei starker Bakterieninfektion sogar fast bei allen Zygoten, erfolgt die abgeänderte Keimung in der Weise, daß die vier Tetradenzellen gar nicht aus der Zygotenhülle austreten, sondern sich sofort mit Membranen umgeben und heranzuwachsen beginnen (Taf. 20 Fig. 3). Erst durch das Wachstum dieser kugelig oder ellipsoidisch gestalteten Zellen wird dann die Zygotenwand gesprengt, so daß die Vierergruppe frei wird (Taf. 20 Fig. 4 u. 5). Die behüteten Zellen wachsen dann direkt zu Polyedern heran. Es wird also bei dieser Form der Keimung der Schwärmerzustand ganz übergangen. Bei den ähnlichen Abänderungen im Keimungsvorgang von *Oedogonium plagiostomum* (MAINX, 1931) werden auch behütete Tetradenzellen gebildet, doch wird hier der Schwärmerzustand meist nur hinausgeschoben und nur ausnahmsweise ganz übersprungen.

Sowohl bei der Ausbildung von Keimschwärmern wie auch bei der Entstehung von behüteten Tetradenzellen konnte ich bei der Prüfung von mehreren hundert keimenden Zygoten niemals eine Abweichung von der Viererzahl feststellen. Die Angabe von N. PRINGSHEIM (1860), daß auch zwei, drei oder fünf Schwärmer aus der Zygote gebildet werden können, bezieht sich offenbar auf abnorme Fälle oder beruht auf Beobachtungsfehlern. Schon diese Tatsache macht es sehr wahrscheinlich, daß bei der Zygotenkeimung die Reduktionsteilung erfolgt. Ich versuchte auch den zytologischen Nachweis dafür zu erbringen, wobei sich die progressive Färbung der Zygoten mit DELAFIELD'schem Hämatoxylin nach Fixierung in starkem FLEMMING am besten bewährte. Die rasch aufeinanderfolgenden Teilungen lassen sich nur selten auffinden und die Bilder lassen infolge der Kleinheit der Chromosomen keine eindeutigen Schlüsse zu. Dagegen findet man öfters Prophasen des ersten Teilungsschrittes mit typisch synaptischer Anordnung des Chromatins. Es steht damit außer Zweifel, daß die Reduktionsteilung bei der Zygotenkeimung erfolgt und Hydrodictyon daher ein reiner Haplont ist.

Die vorliegenden Untersuchungen wurden im pflanzenphysiologischen Institut der Universität in Berlin begonnen und im pflanzenphysiologischen Institut der deutschen Universität in Prag fortgesetzt.

Prag, Pflanzenphysiologisches Institut, Juni 1931.  
Deutsche Universität

## Literaturverzeichnis.

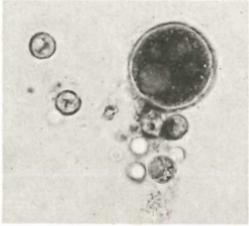
- BAUM, AL. (1851): Betrachtungen über die Erscheinung der Verjüngung in der Natur. Leipzig.
- CARTER, N. (1926): An investigation into the cytology and biology of the Ulvaceae. *Ann. of Bot.* Vol. 40.
- CZURDA, V. (1930): Experimentelle Untersuchungen über die Sexualitätsverhältnisse der Zygnetalen. *Beih. z. bot. Zentralbl. Abt. 1 Bd. 47.*
- FÖYN, B. (1929): Untersuchungen über die Sexualität und Entwicklung von Algen. IV. *Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. 47.*
- GEITLER, L. (1931): Untersuchungen über das sexuelle Verhalten von *Tetraspora lubrica*. *Biol. Zentralbl. Bd. 51.*
- HARTMANN, M. (1929): Untersuchungen über die Sexualität und Entwicklung von Algen. III. *Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. 47.*
- JOST, L. (1930): Die Bildung des Netzes bei *Hydrodictyon utriculatum*. *Zeitschr. f. Bot. Bd. 23.*
- KLEBS, G. (1890): Über die Vermehrung von *Hydrodictyon utriculatum*. *Flora Bd. 73.*
- (1891): Über die Bildung der Fortpflanzungszellen bei *Hydrodictyon utriculatum*. *Bot. Ztg. Nr. 49.*
- (1896): Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. *Jena.*
- KÖHLER, E. (1930): Beobachtungen an Zoosporenaufschwemmungen von *Synchytrium endobioticum* (SCHILB.) PERC. *Zentralbl. f. Bakt. Abt. 2 Bd. 82.*
- KUSANO, SH. (1930): The life-history and physiology of *Synchytrium fulgens* SCHROET., with special reference to its sexuality. *Jap. Journ. of Bot. Vol. 5.*
- MAINX, F. (1927): Untersuchungen über Ernährung und Zellteilung bei *Eremosphaera viridis* DE BARY. *Arch. f. Protistenk. Bd. 57.*
- (1929): Untersuchungen über den Einfluß von Außenfaktoren auf die phototaktische Stimmung. *Ibid. Bd. 68.*
- (1931): Physiologische und genetische Untersuchungen an Oedogonien. 1. *Mitt. Zeitschr. f. Bot. Bd. 24.*
- PALIK, P. (1928): *Hydrodictyon tanulmányok.* (Ungarisch mit deutsch. Zus.). *Math. nat. Anz. d. kgl. ung. Ak. d. Wiss. Bd. 45.*
- PASCHER, A. (1931): Über Gruppenbildung und „Geschlechtsumschlag“ bei den Gameten einer Chlamydomonadine (*Chlamydomonas paupera*). *Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 75.*
- PRINGSHEIM, N. (1860): Über die Dauerschwärmer des Wassernetzes. *Monatsber. d. Akad. d. Wiss. Berlin.*
- SCHUSSNIG, B. (1930): Der Generations- und Phasenwechsel bei den Chlorophyceen. II. *Oesterr. bot. Zeitschr. Bd. 79.*
- STREHLOW, K. (1928): Über die Sexualität einiger Volvocales. *Zeitschr. f. Bot. Bd. 21.*
- TIMBERLAKE, H. G. (1901): Svarmspore formation in *Hydrodictyon utriculatum* ROTH. *Bot. Gaz. Vol. 31.*
- (1902): Development and structure of svarmspores of *Hydrodictyon*. *Trans. Wisconsin Acad. Sc. Vol. 13.*
- WIGGLESWORTH, GR. (1928): The development of coenobia from resting-spores in the African water-net (*Hydrodictyon africanum* YAM.). *Mem. a. Proc. Manchester Lit. a. Phil. Soc. Vol. 72.*

### Tafelerklärung.

Sämtliche Aufnahmen wurden unter Verwendung der ZEISS'schen Wasser-Immersion 40 mit der LEITZ'schen Aufsatzkamera Makam hergestellt. Die Vergrößerung ist bei allen Bildern 400:1.

#### Tafel 20.

- Fig. 1. Junge und eine herangewachsene Zygote.  
Fig. 2. Viererteilung in der Zygote vor der Schwärmerbildung.  
Fig. 3. Dasselbe unter Bildung von behäuteten Tetradenzellen.  
Fig. 4 u. 5. Ausschlüpfen der Vierergruppen von behäuteten Tetradenzellen.  
Fig. 6. Schwärmer, eben zur Ruhe gekommen, mit den ersten Andeutungen von Spitzchen.  
Fig. 7. Rhizopodienartige Fortsätze als erste Anlage der Stacheln.  
Fig. 8. Die jungen Stacheln, zu denen diese Fortsätze einschmelzen.  
Fig. 9. Junger Polyeder.  
Fig. 10—13. Erwachsene Polyeder.  
Fig. 14. Bildung der Schwärmer innerhalb der Polyederwand.  
Fig. 15. Dasselbe, die Polyederwand ist schon stärker verquollen. Die Kugel ist der Rest des roten Öles, der bei der Schwärmerbildung eliminiert wurde.  
Fig. 16. Die ersten Stadien der Bildung des Netzes noch innerhalb der stark verquollenen Polyederwand.  
Fig. 17. Fertiges Primärnetz.
-



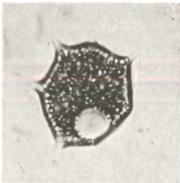
1



2



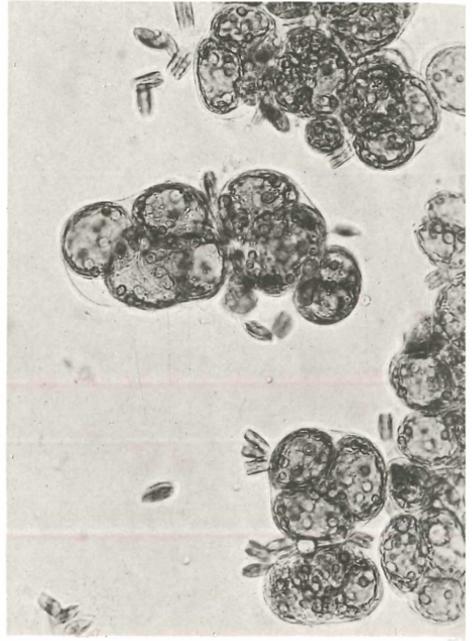
4



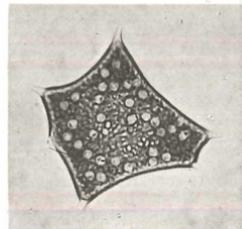
9



14



3



70



15



5



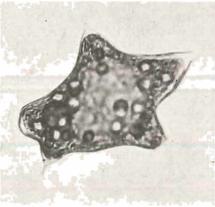
6



7



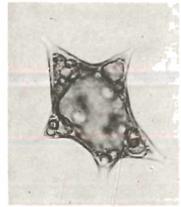
8



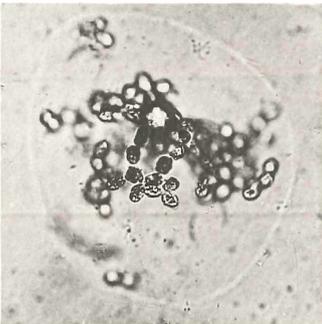
11



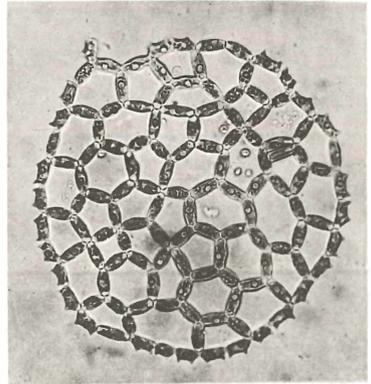
12



13



16



17

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1931

Band/Volume: [75\\_1931](#)

Autor(en)/Author(s): Mainx Felix

Artikel/Article: [Gametencopulation und Zygotenkeimung bei Hydrodictyon reticulatum. 502-516](#)