

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

Über die Geschlechtsverhältnisse von *Acetabularia mediterranea* und *Acetabularia Wettsteinii*¹⁾.

Von

Joachim Hämmerling.

(Hierzu 3 Textfiguren.)

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
I. Einleitung	58
II. Die Herkunft des Materials	60
III. Die Cystenbildung	61
IV. Die Gametenbildung	62
V. Die Kopulation	64
VI. Kopulationsbedingende Faktoren	68
VII. Die Geschlechtsverteilung	70
A. Die Geschlechtsverteilung unter den am gleichen Tage gebildeten Gameten	70
1. Die Regel	70
2. Ausnahmen	76
3. Ergänzende Befunde	80
B. Die Geschlechtsverteilung an verschiedenen Tagen	81
VIII. Das Geschlecht der von einer Cyste gebildeten Gameten	83
IX. Der Zeitpunkt der Geschlechtsbestimmung	85
X. Die Geschlechtsverteilung der einzelnen Pflanzen im ganzen betrachtet	87
XI. Die Art der Geschlechtsbestimmung	89
XII. Kreuzungsversuche zwischen <i>mediterranea</i> Rovigno \times Neapel und <i>Wettsteinii</i> \times <i>mediterranea</i>	91
XIII. Vergleich mit anderen Anschauungen und Objekten	91
Zusammenfassung	95
Literaturverzeichnis	96

¹⁾ Ausgeführt mit Unterstützung der Notgemeinschaft der Deutschen Wissenschaften.

I. Einleitung.

Seit die Schirmalge *Acetabularia mediterranea* im Jahre 1877 durch STRASBURGER und DEBARY untersucht wurde, ist keine *Acetabularia*-Art mehr auf ihre Geschlechtsverhältnisse geprüft worden. STRASBURGER fand, daß Isogamie vorliegt; er fand weiter, daß die von einer Cyste gebildeten Gameten nicht untereinander kopulierten, daß aber von verschiedenen Cysten gebildete Gameten kopulierten, auch dann, wenn die Cysten von derselben Pflanze stammten. Es schien demnach, daß die einzelne Cyste getrenntgeschlechtig sei, während die ganze Pflanze — genauer die von einer Pflanze gebildeten Cysten — sicher gemischtgeschlechtig war. Diese wichtigen, aber nur kurzen Beobachtungen ließen es als verlockend erscheinen, *A. mediterranea* einer erneuten, systematischen Untersuchung zu unterziehen. Es gehörte daher seit langem zum Arbeitsprogramm HARTMANN'S, *A. mediterranea* in den Kreis seiner Versuche über die Sexualität niederer, besonders isogamer Formen einzubeziehen. Die ersten Versuche dieser Art wurden von HARTMANN, FÖYN und mir gemeinsam gemacht, ihre Weiterführung überließ Herr Prof. HARTMANN mir allein. Die Versuche begannen im Jahre 1926 und wurden von 1929—1933 systematisch fortgesetzt, und zwar wurden aus Neapel und Rovigno stammende Pflanzen geprüft. Ab Sommer 1932 trat dazu die von SCHUSSNIG (1929) durch einen glücklichen Fund neuentdeckte Art *Acetabularia Wettsteinii* aus Neapel. Beide Arten sind in ihren Geschlechtsverhältnissen so übereinstimmend, daß sie gemeinsam geschildert werden können. In vieler Hinsicht ist *A. Wettsteinii* sogar das bessere Objekt, so daß mehrere Fragen aufgeklärt werden konnten, die durch Untersuchung von *A. mediterranea* allein hätten offen bleiben müssen.

Über die Entwicklung bis zur Fruktifikation sei hier unter Hinweis auf OLTMANN'S (1922) und HÄMMERLING (1931) nur folgendes gesagt: die Zygote beginnt bei beiden Arten alsbald schlauchförmig auszukeimen. Hinten entsteht bei beiden Arten ein Rhizoid, vorn der Stiel, an dessen Spitze vergängliche sterile Haarwirtel und zum Schluß ein fertiler Wirtel entstehen, der aus einzelnen Kammern bestehende Hut (Fig. 1). Wenn der Hut maximale Größe erreicht hat, grenzen sich in den Kammern Protoplasma- und Chloroplastenballen ab, die sich mit eigener Membran umgeben. Das sind die Cysten (Fig. 1 b u. 2), in denen bei *mediterranea* nach längerer, bei *Wettsteinii* nach kürzerer Zeit die Gameten entstehen. Sie schlüpfen durch Aufklappen eines präformierten Deckels aus. *A. mediterranea*

ist bis zur Cystenbildung nicht nur einzellig, sondern auch einkernig (HÄMMERLING, 1931). Der im Rhizoid gelegene riesige Kern zerfällt kurz vor der Cystenbildung in viele kleine Kerne, die stielaufwärts

mit einer Protoplasmaströmung in die Hutkammern wandern. Um jeden Kern grenzt sich die Anlage einer Cyste ab und erst später teilt sich der Primärkern der Cysten weiter, so daß diese vielkernig

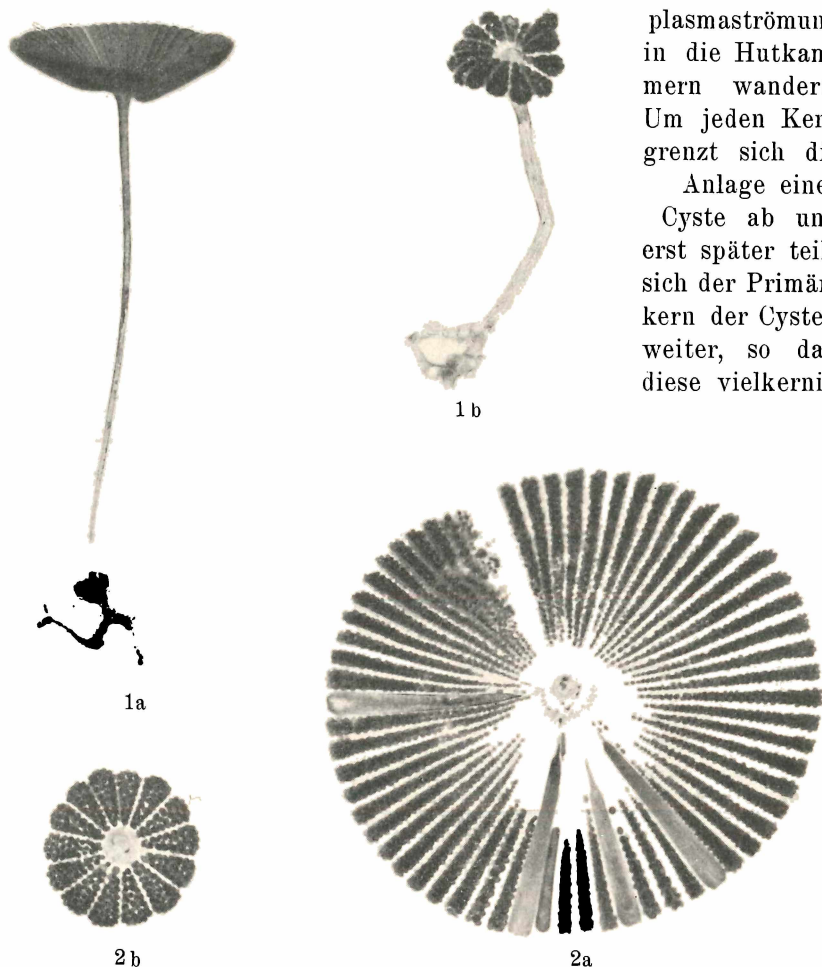


Fig. 1 a. *A. mediterranea*. Kulturpflanze mit maximalem Hut kurz vor der Cystenbildung (Stiel unten schon aufgeheilt). Durchmesser des Hutes 0,75 cm, Länge ca. 2 cm. Vergr. ca. 3,5 \times . — Fig. 1 b. *A. Wettsteinii*. Kulturpflanze mit Cysten. Stiel hell. Länge ca. 0,6 cm. Durchmesser des Hutes 0,21 cm. Vergr. ca. 7 \times (also bei doppelt so starker Vergrößerung wie 1 a photographiert.)

Fig. 2 a. *A. mediterranea*. Abgeschnittener Hut mit Cysten von unten; einige Kammern ohne Cysten. Durchmesser 0,9 cm. Vergr. ca. 7 \times . — Fig. 2 b. *A. Wettsteinii* wie 2 a. Durchmesser 0,3 cm. Vergr. ca. 7 \times .

werden. Auch *Wettsteinii* ist einkernig (unveröffentlicht), doch müssen hier die zur Cystenbildung führenden cytologischen Vorgänge noch untersucht werden. SCHUSSNIG (1929) hatte ursprünglich angegeben, daß die Pflanzen vielkernig seien, doch ist ihm diese Angabe nach brieflicher Mitteilung zweifelhaft geworden; er hält es für möglich, daß sich seine Beobachtungen auf Hutkammern beziehen, in die kurz vor der Cystenbildung schon Kerne eingewandert waren.

II. Die Herkunft des Materials.

Wie schon erwähnt, wurden von *mediterranea* aus Rovigno und aus Neapel stammende Pflanzen untersucht. Die von den verschiedenen Fundorten im Neapler Golf gesammelten Pflanzen unterschieden sich von den Pflanzen aus Rovigno in keiner Weise.

Wettsteinii wurde an dem gleichen Fundort wiedergefunden, am dem sie durch SCHUSSNIG entdeckt worden war, nämlich an dem kleinen Hafen der Sireneninseln (Galli) gegenüber Positano¹⁾. Sie fand sich bei genauerer Prüfung auch außerhalb des Hafens und auf einer der kleineren Galliinseln. Außerdem fand ich nur eine einzige Pflanze auf der Südseite von Capri in der Nähe der piccola marina. Sonst war die Suche völlig vergeblich, obwohl viele Stellen in und außerhalb des Neapler Golfes sorgfältig abgesucht wurden, von Ischia über Procida, Bajae, die nähere Umgebung Neapels, die Sorrenter Küste, Positano, Prajano, Amalfi bis Salerno. Die Pflanzen befanden sich stets in ungefährr Höhe der Flutlinie dicht versteckt in den oberflächlichen Algenrasen (*Cladophora*, *Derbesia*, *Valonia*, *Udotea minima* u. a.), so daß sie bei ruhigem Meer oft nur leicht benetzt wurden. In dem darunter folgenden *Haliseris*-Rasen (bis zu 1,50 m) und den tieferen mehr oder weniger vegetationslosen Bezirken der senkrecht abfallenden Wand und auch am Grunde des Hafens (4—8 m) fanden sich keine Pflanzen mehr, während *mediterranea* dort schon mit bloßem Auge erkennbar war. (*Mediterranea* wächst immer vollkommen von Wasser bedeckt.) An der genannten kleinen Insel standen viele Pflanzen am Eingang einer Grotte und zwar in Mulden flacher Steine, die nur ab und zu von frischem Wasser bespült wurden. Der oberflächliche Standort ist offenbar charakteristisch für *Wettsteinii*. Übrigens standen die Pflanzen immer an relativ schattigen Stellen. So fehlten sie völlig an den stark besonnten Bezirken des Hafens; dort war auch der oberflächliche Grünalgengürtel durch *Corallina* ersetzt. Das seltene Vorkommen und die versteckte Lebensweise macht es verständlich, daß *Wettsteinii* in dem auf seine Flora so gut untersuchten Gebiet von Neapel nicht früher entdeckt wurde, wie schon SCHUSSNIG betont hat.

Wie ebenfalls von SCHUSSNIG hervorgehoben, ist *Wettsteinii* eine scharf von *mediterranea* zu trennende „gute“ Art. Da ich aus Gesprächen weiß, daß die erste Frage immer war, ob *Wettsteinii* wirklich eine neue Art sei, so seien in folgender Übersicht die wichtigsten Unterschiede beider Arten im Anschluß an SCHUSSNIG's Diagnose zusammengestellt.

¹⁾ Für genaue Beschreibung des Fundortes bin ich Herrn Dr. SCHUSSNIG sehr zu Dank verpflichtet. Ebenso danke ich Herrn Prof. DOHRN herzlich für mehrere nach den Galli veranstaltete Exkursionen.

	<i>mediterranea</i>	<i>Wettsteinii</i>
Hut	mit corona inferior und superior max. Durchmesser 0,7—1 cm ± 75 Kammern	nur mit corona superior 0,2 cm—0,35 cm ± 15 Kammern
erwachsene Pflanze	bis 5 cm lang	bis 1 cm lang
Cysten	meist oval 8000—15 000 pro Hut schlüpfen erst nach wenigstens 2 Monaten Rubepause	rund ± 1000 pro Hut schlüpfen nach 8—15 Tagen
Verkalkung	meist stark	sehr schwach

Die angeführten Merkmale beziehen sich auf Laboratoriumskulturen, die, aus Zygoten aufgezogen, unter mehr oder weniger gleichen Bedingungen aufwuchsen. Nur die Verkalkung fehlt bei beiden Arten im Laboratorium vollkommen. Im freien Meer sind die Pflanzen zum Teil kräftiger entwickelt. Für die Einzelheiten der Diagnose von *Wettsteinii* sei auf SCHUSSNIG's Arbeit (1929) verwiesen. Die Unterschiede betreffen also alle Merkmale in deutlichster Weise; auf andere bestehende Unterschiede sei hier nicht eingegangen. *Wettsteinii* wurde bisher im Laboratorium bis zur vierten Generation (F_3) aufgezogen, ohne sich irgendwie zu verändern.

Im folgenden sind mit p-Generation die aus dem Freien stammenden Pflanzen, ihre Cysten und Gameten bezeichnet, als f_1 , f_2 , f_3 die erste, zweite und dritte im Laboratorium aufwachsende Generation. Von *mediterranea* wurden in einer mehrjährigen Versuchsreihe die p— f_3 -Generation auf ihre Geschlechtsverhältnisse untersucht, sonst nur die p-Generation, zum Teil auch noch die f_1 und f_2 . Bei *Wettsteinii* ist die Prüfung bisher bis zur f_2 vorgeschritten. Über die Kultur vgl. HÄMMERLING 1932 u. 1934, 1.

III. Die Cystenbildung.

Im Mittelmeer werden die Cysten von *mediterranea* im Juli bis September gebildet, nach OLTMANNs sogar schon im Juni, was aber wohl eine Ausnahme ist. Die Laboratoriumspflanzen können indessen zu jeder Jahreszeit Cysten bilden. Das hängt mit den klimatischen Bedingungen zusammen. Im Mittelmeer werden nämlich im Winter alle Triebe eingezogen und es bleibt nur die sog. Basalblase (am Rhizoid) übrig, die im Frühjahr wieder austreibt; bei den mehr oder weniger gleichbleibenden Temperaturbedingungen im Laboratorium ist das niemals eingetreten. In Kultur werden nach frühestens 7 Monaten Cysten gebildet, im Mittelmeer dürften wohl nur in seltenen Fällen bereits im 1. Jahre Cysten gebildet werden, wenn nicht allgemein 2 Jahre oder mehr bis zur Fruktifikation gebraucht werden. Da *mediterranea* bis zur Cystenbildung einkernig ist und mit

der Cystenbildung alle Kerne (bis auf einige wenige in seltenen Fällen) in den Cysten lokalisiert sind, so zerfällt nach der Cystenbildung der Hut und die ganze Pflanze allmählich. Eine Pflanze kann demnach nur einmal Cysten bilden (vgl. OLTMANNs p. 379, der diese Frage offen lassen mußte). *Wettsteinii* wurde von SCHUSSNIG im Jahre 1928 Ende Juli in Cystenbildung gefunden, zur gleichen Zeit von mir 1932. Doch waren es damals nur wenige Pflanzen, während ich Ende August sehr viele Pflanzen mit Cysten fand. Anfang Oktober fand Herr Dr. W. SCHWARTZ (Karlsruhe)¹⁾ nur zwei Pflanzen mit Cysten. Während aber bei *mediterranea* an einem begrenzten Fundort die meisten Pflanzen auf dem gleichen Entwicklungsstadium sich befinden, standen bei *Wettsteinii* die verschiedenen Altersklassen durcheinander. Das liegt offenbar daran, daß bei *Wettsteinii* die Cysten schon nach 8 Tagen zu keimen beginnen können, während bei *mediterranea* im freien Meer wohl alle Cysten überwintern und erst im Frühjahr auskeimen. Zudem dürften bei *Wettsteinii* — nach Regenerationsversuchen mit Rhizoiden im Laboratorium zu urteilen, *mediterranea* verhält sich anders, HÄMMERLING 1934, 1 u. 2 — überwinterte alte Pflanzen, wenn sie im Frühjahr wieder austreiben, sehr bald einen Hut bilden, so daß auch auf diese Weise sehr bald eine Vermengung der verschiedenen Altersstadien am gleichen Standort zustande kommt. Auch *Wettsteinii* zieht im Winter offenbar ihre Triebe ein; im Frühjahr 1933 fand Herr Dr. BAUER¹⁾ keine einzige Pflanze. Vom natürlichen Standort ins Laboratorium versetzte Pflanzen wuchsen auch den Winter über weiter und bildeten im April 1933 Cysten. Aus Zygoten aufgezogene Pflanzen bilden ebenso wie *mediterranea* zu jeder Jahreszeit Cysten. Die Cystenbildung kann schon 5 Monate nach der Zygotenkeimung einsetzen. Wie lange Zeit im Mittelmeer dazu gebraucht wird, steht dahin. Auch *Wettsteinii* bildet nur einmal Cysten aus, danach stirbt die Pflanze ab.

IV. Die Gametenbildung.

Die *mediterranea*-Cysten konnten frühestens 2 Monate nach der Cystenbildung zum Schwärmen gebracht werden, sie können aber auch noch nach 1 Jahr Gameten bilden.

Da die Cysten „spontan“ nur sehr unregelmäßig schlüpfen, andererseits aber zur Ausführung von Kombinationen der Gameten verschiedener Pflanzen eine will-

¹⁾ Herrn Dr. SCHWARTZ und Dr. BAUER bin ich für ihre Prüfungen zu Dank verpflichtet; Herr Dr. SCHWARTZ half mir außerdem in freundlichster Weise bei dem schwierigen und anstrengenden Einsammeln der Pflanzen.

kürliche Auslösung zu bestimmten Zeiten erforderlich war, so wurde folgende einfache Methode angewandt: die Cysten wurden in SCHREIBER-Lösung (SCHREIBER, 1927) gehalten (in „BOVERI“-Schalen von ca. 15 cm³ Fassungsvermögen) und alle 2—3 Wochen in neue Lösung umgesetzt. Hierbei wurden die Cysten in Röhrchen pipettiert, die unten mit MÜLLER-Gaze verschlossen waren, und 1—2 Minuten in destilliertem Süßwasser abgespült; erst dann kamen sie in die neue Schale. Auf diese Weise gelang es zum Teil von allen gerade vorhandenen Pflanzen Cysten zur Gametenbildung zu bringen. Das hierfür optimale Cystenalter war 3—5 Monate. Bei jüngeren und älteren Cysten war der Erfolg oft wesentlich geringer. Der auslösende Faktor dürfte eine unspezifische „Erschütterung“ sein, die mit dem Wechsel der Lebensbedingungen gegeben ist (die SCHREIBER-Lösung dunstet z. B. immer etwas ein). Auch nach Abkühlung, sowie meist nach dem Transport von Neapel nach Dahlem wurden Gameten gebildet. Wichtig ist nur, daß es den Cysten nicht zu gut und nicht zu schlecht geht; in Erdschreiberlösung z. B. (sehr gutes Medium) blieb die Übertragung oft ohne Erfolg. Die Gameten wurden nach der geschilderten Übertragung am 2. oder 3. Tag gebildet, zum Teil an beiden Tagen, selten noch am 4. Tag. — Die Kombinationen wurden in hohlgeschliffenen Objektträgern oder Schalen mit mehr Lösung vorgenommen, und zwar bei den späteren Versuchen in Erdschreiber.

Die Gameten werden meist bei Tageslicht entlassen, nur selten im Dunkeln. Sie schwärmen meist bei Tagesanbruch, nur selten erst um 9 Uhr oder später aus.

Da es zur Prüfung auf Gemischtgeschlechtigkeit wichtig war, die Gameten beim Schlüpfen zu beobachten und dann auch möglichst alle schlüpfreifen Cysten auf einmal zum Schlüpfen zu bringen, so wurden die Cysten über Nacht bis zum nächsten Morgen verdunkelt gehalten. Die Gameten werden aus dem randständigen Protoplasma- und Chloroplastenbelag herausmodelliert, durch eine Quellung des Inhaltes wird der Cystendeckel geöffnet, und nachdem dann eine oberflächliche Haut geplatzt ist, schwärmen die Gameten aus. Dabei bleibt in der Cyste der sog. „Restkörper“ zurück, der wohl die zentrale Zellsaftvakuole darstellt, die von einer feinen Membran umgeben ist. Bei manchen Cysten öffnet sich der Deckel nicht; die Gameten gehen dann mit der Zeit zugrunde. Niemals schlüpften alle Cysten auf einmal, sondern immer nur ein Teil, so daß je nach der Menge der schlüpfenden Cysten bei einer Pflanze 2—7 mal Gametenbildung ausgelöst werden konnte. Auf diese Weise konnten die meisten Pflanzen über mehrere Monate hinweg auf ihre Geschlechtsverhältnisse geprüft werden.

Bei *Wettsteinii* erfolgt die eigentliche Gametenbildung ebenso. Hier konnte mehrfach beobachtet werden, wie die Gameten in der Cyste explosionsartig beweglich wurden, während kurz vorher bei schwacher (!) Vergrößerung nichts von Gametenbildung zu sehen war. Mitunter erfolgte die Quellung und Sprengung des Deckels sogar, ehe die Gameten beweglich waren. Ein Restkörper war meist

nicht in der Cyste vorhanden, er wird dann anscheinend durch die heftig ausströmenden Gameten mit herausgerissen. In einem Punkte unterscheidet sich, wie schon erwähnt, *Wettsteinii* ganz von *mediterranea*. Bereits SCHUSSNIG (1929) fand bald nach dem Einsammeln von cystentragenden Pflanzen Gameten und Zygoten. In der Tat bilden die *Wettsteinii*-Cysten regelmäßig schon nach 8—15 Tagen Gameten. Mitunter schlüpfen schon alle Cysten beim ersten Male, meist jedoch schlüpft auch hier nur ein Teil, der Rest schlüpft dann an den folgenden Tagen, ohne daß eine besondere Auslösung nötig ist. Der Hut ist zu dieser Zeit noch nicht zerfallen. Im Meer wird er mechanisch durch Wellenschlag verletzt, so daß die Gameten oder auch die Cysten frei werden, im Laboratorium muß er zerschnitten werden. — Auch bei *Wettsteinii* blieb eine Anzahl Cysten oft ungeöffnet, die f_1 - und f_2 -Cysten öffneten sich sogar nur an seltenen Ausnahmetagen von selbst, so daß sie aufgequetscht werden mußten.

Die Gameten beider Arten sind von der gleichen, bekannten Gestalt: mehr oder weniger birnenförmig, mit zwei Geißeln und Augenfleck. Vorkommende Größenunterschiede variieren in denselben Grenzen sowohl bei $+$ - und $-$ -Gameten derselben Art, wie zwischen den beiden Arten; konstante Größenunterschiede bestehen nicht. Die *Wettsteinii*-Gameten sind aber im Durchschnitt etwas träger als die *mediterranea*-Gameten.

V. Die Kopulation.

Die Gameten sind positiv phototaktisch. Sind nur Gameten eines Geschlechts vorhanden, so eilen sie in ziemlich gleichmäßiger Bewegung durcheinander, ohne voneinander Notiz zu nehmen (Fig. 3a). Vermengt man aber Gameten verschiedenen Geschlechtes, die schon einige Zeit geschlüpft sind, so werden beide Sorten sofort viel lebhafter. Auch die gleichmäßige Bewegung hört sofort auf, und es beginnt — zum Teil unter Überwindung der positiven Phototaxis — die Kopulation. Die Grundlage jeder Kopulation sind Zweier- und Dreier-, vielleicht auch Vierergruppen (Fig. 3b). Diese kleinsten Gruppen vereinigen sich sehr schnell zu größeren, diese sich wieder untereinander, so daß zum Schluß große Ballen entstehen (Fig. 3c). Das ganze Kopulationsgebiet ist in solchen Fällen, schon mit freiem Auge erkennbar, in einzelne Ballen aufgeteilt. Unter geeigneter Ausnutzung der Phototaxis kommt auf diese Weise mitunter ein einziger Rieseballen zustande. Es sieht äußerlich betrachtet so aus, als ob die

Gruppen infolge des engen Raumes nur zufällig zusammenstoßen — da sich die Gameten nicht festsetzen, führen die Gruppen leichte Bewegungen aus —, doch dürfte wohl in Wirklichkeit eine Agglomeration vorliegen. Wenn die Entstehung der Gruppen oder Ballen von Anfang an genau verfolgt wird, so kann man oft erkennen, daß sie aus verschiedenen, nur locker verbundenen Gruppen bestehen (Fig. 3 c). Das wird dann besonders deutlich, wenn sich (in seltenen Fällen) eine Gruppe wieder ablöst. Auch wenn die Flüssigkeit vorsichtig in eine Pipette eingesogen und wieder ausgespritzt wird (ohne Luftblasen), sind die Ballen fast alle aufgelöst und entstehen erst von neuem. — Die Entstehung größerer Gruppen geht mitunter so schnell vor sich, daß ihre Entstehung aus Zweier- bis Vierergruppen gar nicht zur Beobachtung gelangt.

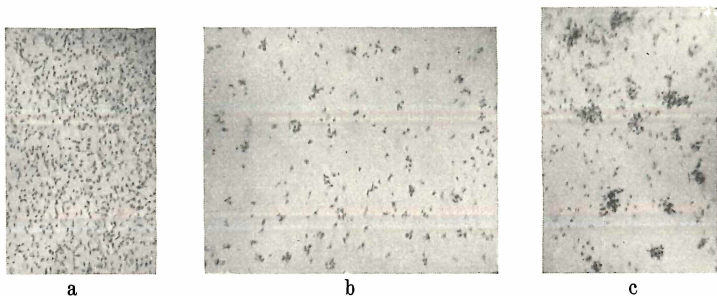


Fig. 3 a. *A. mediterranea*. Gameten eines Geschlechtes. — Fig. 3 b. Beginn der Gruppenbildung kurz nach Zusatz des anderen Geschlechtes. — Fig. 3 c. 45 Sekunden später als 3 b photographiert. Große Gruppen. Vergr. 500 \times .

Aus einer größeren Gruppe oder einem Ballen gehen demnach immer mehrere bis viele Zygoten hervor, ja selbst in Vierergruppen konnten zwei Zygoten entstehen. An Dreiergruppen konnte beobachtet werden, wie zwei Gameten nur mit dem dritten zu kopulieren suchten, während die zwei ersten untereinander niemals einen Versuch dazu machten. Dieses Verhalten ist ein erster Hinweis darauf, daß nicht jeder Gamet mit jedem anderen kopulieren kann, sondern daß es zwei und nur zwei verschiedene Sorten von Gameten gibt. Dafür spricht ja auch, daß jede Reaktion ausbleibt, sofern nicht die beiden offenbar geschlechtsverschiedenen Sorten miteinander vermengt sind. Es gibt offenbar $+$ -Gameten und $-$ -Gameten. Irgendwelche Kriterien, wonach man die $+$ - und $-$ -Gameten voneinander unterscheiden könnte, gibt es bei der Kopulation aber nicht. Aus der Gruppenbildung kann nicht auf ein geschlechtsspezifisches Unterscheidungs-

merkmal geschlossen werden, können doch aus einer Vierergruppe bereits zwei Zygoten hervorgehen. Zudem kommt es, wenn auch nur selten, vor, daß sich aus kleineren Gruppen ein Gamet, der als „Angreifer“ auftrat, ablöste und nun seinerseits von anderen „angegriffen“ werden konnte¹⁾. Aber schon die Bezeichnung: Angreifer und Angegriffener ist nicht ganz richtig; es bestehen in der Aktivität zwischen zwei Kopulationspartnern keine Unterschiede. Ein einseitiger Angriff wird nur durch zufälliges Zusammentreffen vorgetäuscht. Ein $+$ -Gamet kann zufällig mit mehreren $-$ -Gameten zusammentreffen, ebenso aber ein $-$ -Gamet mit mehreren $+$ -Gameten. Die *Acetabularia*-Gameten sind also in jeder Hinsicht „isogam“. Damit ist aber nur gesagt, daß sich äußerlich faßbare Unterschiede nicht finden ließen.

Nicht immer werden so große Gruppen und Ballungen gebildet, wie eben beschrieben. Das hängt vielmehr von der Konzentration der Gameten auf einem bestimmten Raume ab. Im allgemeinen sind die Gruppen um so kleiner, je zerstreuter die Gameten sind; dann kommt es teilweise nur zur Bildung von Zweier- bis Vierergruppen. Läßt man die Gameten auf engem Raume kopulieren, so daß größere Ballen entstehen und spritzt man die Lösung in der vorhin geschilderten Weise vorsichtig durch, so daß dieselbe Zahl von Gameten sich wesentlich zerstreuter in der gleichen Flüssigkeitsmenge befindet, so entstehen wesentlich kleinere Gruppen. Diese Verhältnisse entsprechen ganz denen bei *Tetraspora* (GEITLER, 1931). Übrigens sind kleine Gruppen meist auch vorhanden, wenn die meisten Gruppen zu Ballen verklebt sind. Sind sehr wenig Gameten von einer oder von beiden Sorten vorhanden, so kann die Kopulation ausbleiben.

Die Verschmelzung findet innerhalb der großen Gruppen statt (sofern solche gebildet werden). Nach meinen Beobachtungen an kleineren Gruppen fand sie immer vom Geißelpol beginnend Seite an Seite statt. STRASBURGER (1877) beobachtete auch andere Verschmelzungsweisen. Bei *Tetraspora* (GEITLER, 1931) kommen gerade in den großen Gruppen Abweichungen vor, was für *Acetabularia* wegen der schlechten Beobachtungsmöglichkeit dahingestellt bleiben muß. Die vollständige Vereinigung zu einer Planozygote mit vier Geißeln, zwei Kernen, zwei Augenflecken geht ziemlich schnell vor sich. Nicht allzu selten verschmolzen drei Gameten gleichzeitig und einmal verschmolz in einer ursprünglichen Dreiergruppe der übrig-

¹⁾ HARTMANN (1929) hat erwogen, ob sich bei *Acetabularia* das Geschlecht der einzelnen Gameten durch die Art der Gruppenbildung identifizieren lasse; das ist jedoch nicht möglich.

gebliebene Gamet noch nachträglich mit der schon fertigen Planozygote. Eben entstandene Planozygoten werden überhaupt öfter von Gameten noch angefallen, meist jedoch ohne Erfolg. Planozygoten, die sich schon wieder in Bewegung gesetzt hatten, blieben in der Regel unberührt.

Die Planozygote bleibt einen Augenblick unbeweglich liegen, dann schwimmt sie mit eigentümlich torkelnder Bewegung fort. Sie begibt sich meist zum negativen Lichtrand, jedoch zunächst immer mit Ansätzen, wieder zum positiven Lichtrand zu gelangen. Am negativen Lichtrand angelangt, ist sie in SCHREIBER-Lösung noch einige Zeit beweglich, um sich dann bald festzusetzen (unter Ausscheidung eines Klebestoffes) und die Geißeln zu verlieren. Dort verschmelzen auch erst die Kerne. Einige Zygoten gehen aber auch an den positiven Lichtrand, andere sind über die ganze Schale zerstreut. Der weitaus größte Teil bildet aber am negativen Lichtrand einen deutlich sichtbaren grünen Streifen. In Erdschreiberlösung dagegen gehen die Planozygoten zunächst an den positiven Lichtrand, um erst allmählich an die entgegengesetzte Seite zu wandern. Planozygoten, die sich in SCHREIBER-Lösung bereits am negativen Lichtrand angesammelt hatten, gingen, in Erdschreiber versetzt, an den positiven Rand. Außerdem sind die Planozygoten in Erdschreiber bedeutend länger beweglich, auch am negativen Lichtrand (mehrere Stunden).

Die geschilderten Vorgänge gelten übereinstimmend für beide Arten, nur daß die Planozygoten von *Wettsteinii* auch in SCHREIBER-Lösung meist nicht so ausgesprochen negativ phototaktisch sind wie die von *mediterranea*, so daß viele an den positiven Lichtrand gehen und dort zur Ruhe kommen. — Parthenogameten kommen bei beiden Arten gleichmäßig auf dem Boden des Gefäßes verteilt zur Ruhe; selten kommen sie zur Auskeimung (s. S. 89).

Zum Schluß mögen noch einige Zeitangaben für *mediterranea* folgen (in verschiedenen Versuchen können die Zeiten ziemlich schwanken): nach 3 Sekunden bereits größere Gruppen, nach 26 Sekunden Maximum der Ballung, danach Abflauen. Nach 15—20 Minuten sind die Kopulationen ganz beendet, die Gruppen mehr oder weniger aufgelöst, nach 7 Minuten kann schon ein negativer Lichtrand von Planozygoten sichtbar sein. Nach 1 Stunde haben sich in Schreiber die Zygoten festgesetzt, am positiven Lichtrand sind aber noch bewegliche Planozygoten. In Erdschreiber sind alle Planozygoten nach 1 Stunde noch am positiven Lichtrand, um sich erst nach 2—3 Stunden an den negativen Lichtrand zu begeben, nach 4 Stunden fast alle festsitzend (einige noch nach 24 Stunden beweglich). — Bei *Wettsteinii* dauern die Kopulationen unter Umständen wesentlich länger, bis zu mehreren Stunden.

VI. Kopulationsbedingende Faktoren.

Äußere Faktoren: Gruppenbildung und Kopulation findet nur im Lichte statt. Ist sie bereits in Gang gesetzt, so wird sie bei Verdunkelung alsbald sistiert, beginnt aber im Lichte wieder von neuem. Im Dunkeln läßt auch die Beweglichkeit stark nach. Nach Wiederbelichtung beginnt die Gruppenbildung erst wieder, wenn nach 1 bis 2 Minuten die maximale Beweglichkeit erreicht ist.

Schon leichte Überkonzentration des Mediums (geprüft an *mediterranea* in SCHREIBER-Lösung) kann die Kopulation ebenfalls ganz oder teilweise hemmen. Mitunter genügten wenige Tropfen destillierten Wassers pro Schale, um vollkommene Aufhebung der Hemmung zu bewirken, und geringer Zusatz überkonzentrierten Seewassers bewirkte Hemmung bereits eingeleiteter Kopulationen.

Unterkonzentration des Mediums war bei *Wettsteinii* ohne Einfluß. Gameten, die aus Erdschreiber in verdünnten Erdschreiber (1:4) gebracht wurden, kopulierten dort normal. Ebenso bildeten Cysten, die in verdünntem Medium gehalten wurden, Gameten mit normaler Kopulationsfähigkeit.

In einem Falle bewirkte bei *Wettsteinii* eine offenbare minimale Änderung des Milieus bereits teilweise Hemmung. Es waren in SCHREIBER-Lösung Gameten einer monözischen Pflanze geschlüpft, die sofort sehr kräftig miteinander kopulierten. Nach 2 Stunden, als die Kopulationen schon lange beendet waren, wurde eine Portion restlicher Gameten mit einer trockenen Pipette in eine leere Schale gebracht, wo sofort von neuem lebhaftere Kopulation erfolgte. Obwohl also ein Teil normal miteinander reagiert hatte, erwies sich der übrige Teil der Gameten gehemmt, und diese Hemmung wurde anscheinend nur durch Veränderung des „Glasfaktors“ aufgehoben, und zwar vollkommen, wie weitere Waschungen und Kreuzungen zeigen. Auch bei *Ectocarpus* wurde von mir ein ähnlicher Fall beobachtet (Sauerstoffmangel kann in beiden Fällen nicht die Ursache der Hemmung gewesen sein). Dieses Verhalten zeigt, wie vorsichtig man in der Beurteilung negativer Kombinationen sein muß.

Innere Faktoren: Wie zu erwarten, läßt die Kopulationsfähigkeit mit dem Alter der Gameten nach. Allgemeingültige Zeiten für das Altern der Gameten lassen sich aber nicht festlegen. Meist geht die Gruppenbildungs- und Kopulationsfähigkeit schon am frühen Nachmittag zurück, um gegen 18 Uhr erloschen zu sein. (*Wettsteinii* ist in dieser Hinsicht etwas resistenter als *mediterranea*.) Mitunter gelingen aber auch noch Kreuzungen 24 Stunden alter

+ - und - -Gameten. Jedoch bleiben beide Sorten von Gameten nur selten 24 Stunden beweglich, meist ist die eine Sorte schon unbeweglich geworden. Bei *Wettsteinii* ließ sich dabei feststellen, daß das sowohl die + - wie die - -Gameten sein können. Ein geschlechtsspezifischer Unterschied zwischen + - und - -Gameten ließ sich also auch in dieser Hinsicht nicht ermitteln (nach JOLLOS (1926) ist bei *Dasycladus* immer dieselbe Gametensorte am längsten reaktionsfähig; jedoch hat JOLLOS den Versuch nur zweimal ausführen können, was nach den *Wettsteinii*-Ergebnissen eine zu geringe Zahl ist. GEITLER (1931) fand bei *Tetraspora* keinen konstanten Unterschied).

Ganz alte Gameten werden rundlich und sind nur noch schwach beweglich. Setzt man dazu frische vor kurzem geschlüpfte Gameten, so werden sie sofort wieder bedeutend lebhafter. Hieraus geht (ebenso wie bei Kombination frischer Gameten) eine chemotaktische Beeinflussung der Gameten deutlich hervor. Manchmal sind nun beide Gametensorten nach 24 Stunden noch gut beweglich, reagieren aber nicht mehr miteinander. In solchen Fällen trat bei Kreuzung der alten + -Gameten mit frischen - -Gameten und umgekehrt noch Reaktion ein. Die chemotaktische Beeinflussung ist demnach wechselseitig: + -Gameten wirken auf - -Gameten ein und - -Gameten auf + -Gameten.

Kreuzungen alter \times frischer Gameten gestatteten weiterhin eine Trennung der Kopulationsetappen. Wenn nämlich die alten Gameten noch gut beweglich sind, so tritt in solchen Kreuzungen oft noch eine ebenso kräftige Gruppenbildung wie unter nur frischen Gameten ein, dagegen können nur wenige oder gar keine Verschmelzungen der Gameten mehr eintreten, so daß im letzten Falle die Gruppen sich ohne Entstehung von Planozygoten wieder auflösen. Tritt doch noch eine Verschmelzung ein, so geschieht sie meist verlangsamt, zum Teil auch erst unvollständig, so daß die Planozygoten einige Zeit am Hinterende eine deutliche Einkerbung zeigen. Der eigentliche „Verschmelzungsfaktor“ ist also offenbar von anderer Art als der „Gruppenbildungsfaktor“. In Verbindung mit der oben geschilderten Art der Gruppenbildung lassen sich demnach folgende Einzelsvorgänge unterscheiden: zuerst findet eine Anlockung der Gameten verschiedenen Geschlechts statt (primäre kleinste Zweier- und Dreiergruppen, chemotaktischer Anlockungsfaktor). Diese kleinsten Gruppen verklumpen nun mehr oder weniger locker untereinander (Agglomeration?, Gruppenbildungsfaktor). Bei der Kopulation selbst spricht dann ein Verschmelzungsfaktor mit. Die Bildung größerer Gruppen erscheint somit als Einschaltung zwischen Beginn

und Ende der eigentlichen Reaktion zweier geschlechtsverschiedener Gameten miteinander. Sie kann auch unbeschadet der eigentlichen Kopulation ausfallen; denn, wie oben geschildert, treten bei geringer Gametenmenge oft fast nur Zweier- und Dreiergruppen auf. Ebenso kann bei Kreuzung alter \times frischer Gameten die Bildung größerer Gruppen fortfallen, was sogar sehr oft der Fall ist; nur gehen dann meist die Gameten sehr bald wieder auseinander, ohne zu verschmelzen. In solchen Fällen ist im Extrem nur noch der Anlockungsfaktor wirksam.

Schließlich sei noch nachgetragen, daß ganz unbeweglich gewordene Gameten überhaupt nicht mehr reaktionsfähig sind, und daß in sehr seltenen Fällen noch Kreuzung 48 Stunden alter Gameten mit frischen Gameten positiv ausfallen konnte, sogar bis zu völliger Verschmelzung.

VII. Die Geschlechtsverteilung.

A. Die Geschlechtsverteilung unter den am gleichen Tage geschlüpften Gameten.

1. Die Regel.

A. mediterranea. Von *A. mediterranea* schlüpft, wie oben geschildert, an einem Tage immer nur ein Teil der von einer Pflanze gebildeten Cysten. Meistens erwiesen sich die Gameten als beiden Geschlechtern zugehörig (Monözie). Die Gameten einer Pflanze kopulieren nicht unmittelbar nach dem Schlüpfen, sondern begeben sich zum größten Teil erst an den positiven Lichttrand der Schale, wo meist nach weniger als einer Minute die Kopulationen unter typischer Gruppenbildung einsetzen. Die Gruppen sinken dabei meist an der relativ steilen Wand der Schale etwas ab. (Bei älteren Gameten findet die Kopulation unter Überwindung der Phototaxis statt, wie oben geschildert.)

In selteneren Fällen blieben Kopulationen unter den Gameten einer Pflanze aus. Um dann Diözie sicherzustellen, war es zunächst nötig, die Gameten in frische Lösung zu übertragen — meist wurden sogar mehrere Waschungen vorgenommen —, um die Möglichkeit einer Hemmung auszuschließen (s. S. 68). Traten dann immer noch keine Kopulationen ein, so mußten die von verschiedenen Pflanzen stammenden Gameten miteinander gekreuzt werden, und zwar mit positivem Erfolge; denn in nur negativen Kreuzungen könnte ja wiederum eine Hemmung vorliegen. In Tabelle 1 ist das Kreuzungsergebnis der Gameten von sechs Pflanzen wiedergegeben, die sich alle

Tabelle 1¹⁾.

Kreuzung diözischer „Pflanzen“.
mediterranea Rovigno p-Generation 1929/1930.

6. 1. 1930	+ -diöz. 1	+ -diöz. 29.2	- -diöz. III ₂	- -diöz. VII	- -diöz. 14	- -diöz. 48
+ -diöz. 1	0	0	Z	Z	Z	Z
+ -diöz. 29.2	0	0	Z	Z	Z	Z
- -diöz. III ₂	Z	Z	0	0	0	0
- -diöz. VII	Z	Z	0	0	0	0
- -diöz. 14	Z	Z	0	0	0	0
- -diöz. 48	Z	Z	0	0	0	0

als diözisch erwiesen, und zwar waren zwei + -diözisch, vier - -diözisch. In solchen Fällen erweist sich, daß bei *mediterranea* trotz vollkommener Isogamie zwei und nur zwei Sorten von Gameten gebildet werden, daß also bipolare Sexualität vorliegt. Kopulieren können nur + -Gameten mit - -Gameten. In allen gleichliegenden Fällen wurde das gleiche Ergebnis erhalten. Allerdings trat Diözie mehrerer Pflanzen nur bei der Rovigno-p-Generation 1929—1930 auf. In allen anderen Generationen traten diözische Pflanzen meist nur vereinzelt neben monözischen auf²⁾. Jedoch ließ sich die Diözie dann auch sicherstellen, und zwar durch Kreuzung mit den Restgameten monözischer Pflanzen (vgl. Tabelle 2).

Die Monözie von *mediterranea* ist nämlich von besonderer Art. Infolge des Fehlens äußerlich erkennbarer Unterschiede ist es un-

¹⁾ In den Tabellen heißt 0: daß keine Reaktion eintrat, Z: daß Zygoten gebildet wurden, —: daß die betreffende Kreuzung nicht ausgeführt wurde (meist wegen Materialmangels).

²⁾ Die kurze Bezeichnung: diözische Pflanze könnte Veranlassung zu Mißverständnissen geben. Gemeint ist damit zunächst nur, daß die an einem Tage gebildeten Gameten alle vom gleichen Geschlecht sind. Jedoch ist damit nicht gesagt, daß an späteren Tagen stets wieder nur Gameten desselben Geschlechtes gebildet werden; so kann es vorkommen (s. u.), daß an anderen Tagen Gameten beider Geschlechter schlüpfen. Das gleiche gilt für + -monözisch und - -monözisch. Diese Bezeichnungen werden nur der Kürze halber verwendet. Näheres über die Terminologie siehe unten.

Tabelle 2.

Restgametenkreuzungen, darunter eine $+$ -diöz. Pflanze.
mediterranea Rov. f. 1-Gen. 1930/1931.

20. 9. 1930	$+$ -mon. I_1	$+$ -mon. II_3	$+$ -diöz. II_4	$-$ -mon. I_3	$-$ -mon. II_6	$-$ -mon. II_2	$-$ -mon. II_5
$+$ -mon. I_1	0	0	0	Z	Z	Z	Z
$+$ -mon. II_3	0	0	0	Z	Z	Z	Z
$+$ -diöz. II_4	0	0	0	Z	Z	Z	Z
$-$ -mon. I_3	Z	Z	Z	0	0	0	0
$-$ -mon. II_6	Z	Z	Z	0	0	0	0
$-$ -mon. II_2	Z	Z	Z	0	0	0	0
$-$ -mon. II_5	Z	Z	Z	0	0	0	0

möglich, bei der Kopulation von Gameten monözischer Pflanzen irgendeinen Anhaltspunkt zu gewinnen, welche Gameten hier miteinander kopulieren. Die Eigenart der Monözie von *Acetabularia* liegt aber darin, daß nach der Auskopulation¹⁾ stets eine Portion Gameten, die nicht kopuliert haben, übrigbleibt, die Restgameten. Kreuzt man nun die Restgameten miteinander, so erhält man ein klares Zweierschema (Tab. 2—4). Es bleiben also nur zwei Sorten von Gameten übrig, von einer Pflanze entweder nur $+$ - oder nur $-$ -Gameten. Die $+$ -Restgameten einer Pflanze reagieren weder untereinander, noch mit den $+$ -Restgameten anderer Pflanzen, ebenso ist es bei den $-$ -Restgameten. $+$ - und $-$ -Restgameten reagieren aber sofort miteinander in der typischen, oben beschriebenen Weise²⁾. Wenn aber nur zwei Sorten von Gameten übrig bleiben, dann können auch von Anfang an nicht mehr als zwei Sorten vorhanden gewesen sein, d. h. auch bei Monözie läßt sich bipolare Sexualität nachweisen.

Angesichts der Einwände, die in letzter Zeit von MAINX u. a. (s. u.) gegen die Annahme einer strengen Zweigeschlechtlichkeit auch bei isogamen, monözischen Formen erhoben sind, seien die Ergeb-

¹⁾ Durch Übertragung in frische Lösung wurde festgestellt, daß tatsächlich nur Gameten übrigblieben, die untereinander nicht mehr kopulieren konnten.

²⁾ Die dort angeführten Beobachtungen beziehen sich fast alle auf Restgameten.

Tabelle 3.

Restgametenkreuzungen, darunter eine $+$ - und eine $--$ -diöz. Pflanze.
mediterranea Rov. f₂-Gen. 1931/1932.

22. 9. 1931	$+$ -diöz. I_9	$+$ -mon. I_1	$--$ -diöz. I_{13}	$--$ -mon. I_2	$--$ -mon. I_4	$--$ -mon. I_6	$--$ -mon. I_8	$--$ -mon. II_1	$--$ -mon. II_2	$--$ -mon. II_3	$--$ -mon. III_7
$+$ -diöz. I_9	0	0	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z
$+$ -mon. I_1	0	0	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z
$--$ -diöz. I_{13}	Z	Z	0	0	0	0	0	0	0	0	0
$--$ -mon. I_2	Z	Z	0	0	0	0	0	0	0	0	0
$--$ -mon. I_4	Z	Z	0	0	0	0	0	0	0	0	0
$--$ -mon. I_6	Z	Z	0	0	0	0	0	0	0	0	0
$--$ -mon. I_8	Z	Z	0	0	0	0	0	0	0	0	0
$--$ -mon. II_1	Z	Z	0	0	0	0	0	0	0	0	0
$--$ -mon. II_2	Z	Z	0	0	0	0	0	0	0	0	0
$--$ -mon. II_3	Z	Z	0	0	0	0	0	0	0	0	0
$--$ -mon. III_7	Z	Z	0	0	0	0	0	0	0	0	0

nisse mit Restgameten ausführlicher geschildert. In Tabelle 2—3 sind die Kreuzungen mit Restgameten von *mediterranea* aus Rovigno zu verschiedenen Zeiten und mit verschiedenen Generationen wiedergegeben, wobei auch diözische Pflanzen herangezogen werden konnten, und in Tabelle 4 Kreuzungen zwischen Neapler und Rovignoer Restgameten, aus denen zugleich hervorgeht, daß auch reine Neapler Restgameten sich ebenso verhalten wie die Rovigno-Restgameten (R_{13} fällt in Tab. 4 aus der Reihe, da es nach keiner Seite mehr reagierte, s. u.). Außer diesen wurden viele Hunderte von Kreuzungen mit Restgameten ausgeführt, immer mit dem gleichen Ergebnis, abgesehen von wenigen Ausnahmen, die aber für die Frage der Existenz von nur zwei Geschlechtern ohne größere Bedeutung sind (s. u.).

CZURDA (1933) hat auf Grund einer vorläufigen Mitteilung dieser Befunde (HARTMANN, 1932) den Einwand erhoben, daß vielleicht doch

Tabelle 4.

Restgametenkreuzungen zwischen Rovigno und Neapel.
(R_{13} gegen beide Geschlechter gehemmt.) p-Gen. 1932/1933.

19. 10. 1932	+ ^{-mon.} N_1	+ ^{-mon.} N_3	+ ^{-mon.} N_{10}	+ ^{-mon.} R_2	+ ^{-mon.} R_{16}	- ^{-mon.} N_{18}	- ^{-mon.} N_{23}	- ^{-mon.} R_5	- ^{-mon.} R_{19}	mon. R_{13}
+ ^{-mon.} N_1	0	0	0	0	0	Z	Z	Z	Z	0
+ ^{-mon.} N_3	0	0	0	0	0	Z	Z	Z	Z	0
+ ^{-mon.} N_{10}	0	0	0	0	0	Z	Z	Z	Z	0
+ ^{-mon.} R_2	0	0	0	0	0	Z	Z	Z	Z	0
+ ^{-mon.} R_{16}	0	0	0	0	0	Z	Z	Z	Z	0
- ^{-mon.} N_{18}	Z	Z	Z	Z	Z	0	0	0	0	0
- ^{-mon.} N_{23}	Z	Z	Z	Z	Z	0	0	0	0	0
- ^{-mon.} R_5	Z	Z	Z	Z	Z	0	0	0	0	0
- ^{-mon.} R_{19}	Z	Z	Z	Z	Z	0	0	0	0	0
mon. R_{13}	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

nur eine Hemmung unter den Restgameten vorliegt und diese durch die Kreuzungen mit anderen Restgameten aufgehoben würde. Selbst wenn dieser Einwand richtig sein sollte, so würde das Verhalten der Restgameten noch nicht gegen bipolare Sexualität sprechen, diese ließe sich dann bei Monözie auf diese Weise zwar nicht nachweisen, aber auch nicht widerlegen. Das Wesentliche am Verhalten der Restgameten ist jedoch, daß sie stets nach einem eindeutigen Zweierschema reagieren, ein Ergebnis, das die Annahme einer Hemmung der Restgameten ausschließt. Die Restgameten einer Pflanze kopulieren nicht miteinander, aber nicht weil sie gehemmt sind, sondern weil sie vom gleichen Geschlecht sind. Davon abgesehen, zeigen schon die Kreuzungen mit rein diözischen Pflanzen, daß bipolare Sexualität vorliegt.

Darüber hinaus ließ sich der erhobene Einwand auch durch besondere Versuche ausschalten. Das Gemeinsame an den ersten drei

Versuchen ist, daß äußerlich erkennbar war, welche Gameten miteinander reagierten. 1. In einer ganzen Reihe von Versuchen wurden nur vier bis zehn Restgameten des einen Geschlechtes (etwa $+$ -Gameten) in den Ausschliff eines hohlgeschliffenen Objektträgers gegeben, die sich am positiven Lichtrand ansammelten. Dann wurden viele Gameten zugesetzt und zwar am negativen Lichtrand. Wenn dann überhaupt eine Reaktion eintrat, was oft nicht der Fall war, so entstanden höchstens ebensoviel Gruppen oder Zweierkopulationen, als $+$ -Gameten im Gesichtsfeld waren, jedoch niemals mehr; an den Zweierkopulationen war dann die Kopulation von $+$ - und $-$ -Gamet unmittelbar zu erkennen¹⁾. 2. Bei Kreuzung alter schwach beweglicher und junger sehr lebhafter Restgameten tritt eine Kopulation nur zwischen schwach beweglichen und lebhaften Gameten ein (wobei auch, wie oben geschildert, die Verschmelzung oft langsam erfolgt). 3. In einigen Fällen waren $+$ - und $-$ -Restgameten durch die Form unterschieden. So waren am 1. Oktober 1930 bei Rov. $f_1 I_2$ große schlanke und bei Rov. $f_1 II_2$ kleine runde Restgameten übrig geblieben. Bei mehreren Kopulationen der Kreuzung $I_2 \times II_2$ konnte beobachtet werden, daß ein kleiner rundlicher und ein größerer längerer Gamet miteinander verschmolzen. Allerdings war das nur bei den Extremen beider Klassen festzustellen, die durch Übergänge miteinander verbunden waren. Daher läßt sich durch Versuch 3 nur wahrscheinlich machen, daß nur die von verschiedenen Pflanzen stammenden Restgameten kopulieren können²⁾. Auch aus anderen Versuchen muß dieser Schluß gezogen werden. $+$ -Gameten wurden mehrere Stunden in starken $-$ -Extrakten gehalten (d. s. gametenfreie geringe Flüssigkeitsmengen, in denen sich längere Zeit sehr viele $-$ -Gameten befunden hatten). Die $+$ -Gameten machten im $-$ -Extrakt aber niemals einen Ansatz zu Kopulationen³⁾. Wurden aber $-$ -Gameten zugesetzt, so trat normale Reaktion ein. Das

¹⁾ Ein reziproker Gruppenbildungsversuch mit denselben zwei Pflanzen, wie er FÖYN (1929) an *Cladophora* gelang, führte bei *Acetabularia* niemals zum Erfolg, jedoch vermutlich nur deshalb nicht, weil die Kopulation oft ausbleibt, wenn von einer Sorte nur sehr wenig Gameten vorhanden sind (vgl. S. 66).

²⁾ Vitalfärbungsversuche führten bisher nicht zu einem befriedigenden Ergebnis.

³⁾ GEITLER und MOEWUS zeigten, daß in solchen Versuchen Gruppenbildung (ohne Kopulation) eintritt, jedoch nach MOEWUS nicht in bakterienfreien Extrakten. Infolge der mehrfachen Waschungen dürften sämtliche *Acetabularia*-Kreuzungen in praktisch bakterienfreier Lösung durchgeführt sein, so daß das Ausbleiben einer Gruppenbildung nicht überraschend ist. Zusätze von Bakterien blieben bisher ohne eindeutigen Erfolg, da *A.* ein zum Nachweis von Geschlechtsstoffen (MOEWUS) technisch ungünstiges Objekt ist.

gleiche ist im reziproken Versuch der Fall. Ferner wurden sehr viele Gameten des einen Geschlechtes in geringe Lösungsmengen gesetzt und zwar so, daß sie sich immer über die ganze Lösung gleichmäßig verteilten. Läßt man sie sich dann nach kurzer oder langer Zeit am positiven Lichtrand ansammeln (was sehr schnell geschieht) und setzt am negativen Lichtrand Gameten des anderen Geschlechtes zu, so tritt Reaktion erst dann ein, wenn die —-Gameten auf die +-Gameten stoßen. Der Versuch läßt sich unter Ausnutzung der Phototaxis variieren, immer aber tritt eine Reaktion erst dann ein, wenn die beiden Gametensorten aufeinandertreffen.

Nach diesen verschiedenen Befunden kann wohl kein Zweifel mehr bestehen, daß in den bisher angeführten Fällen immer nur Restgameten verschiedener Pflanzen kopulieren und zwar nur --- mit +-Restgameten. In solchen Fällen liegt also bei *mediterranea* an einem bestimmten Tage stets „+- oder —-Monözie“ vor (Terminologie S. 88). +- und —-Gameten werden niemals zu genau gleichen Mengen gebildet, sondern eine Sorte ist im Überschuß vorhanden. Diese Befunde wurden erhoben an einer p-Generation Neapel 1926—1927, an einer p-Generation Rovigno 1929—1930, sowie deren f_1 — f_3 -Generation, an einer weiteren Rov.-p-Generation 1930—1931 und deren f_1 , weiterhin an einer Rov.- und Neapel-p-Generation 1932—1933 und deren f_1 ; insgesamt wurden also elf verschiedene Generationen geprüft.

Wettsteinii. Bei *Wettsteinii* werden auch meist Gameten beider Geschlechter produziert, und auch hier liegt dann stets +- oder —-Monözie vor. Neben monözischen treten aber auch bei *Wettsteinii* Pflanzen auf, die an einem Tage nur +- oder nur —-Gameten produzieren. Restgametenkreuzungen mit der p-Generation und ihrer f_1 — f_2 ergaben dasselbe Bild wie bei *mediterranea* (Tab. 5; mit Pfl. 34 wurden nicht alle Kreuzungen ausgeführt). Auch alle besonderen Versuche, wie sie für die *mediterranea*-Restgameten beschrieben wurden, ergaben dieselben Befunde (nur Versuch 3, S. 75, konnte nicht ausgeführt werden).

2. Ausnahmen.

Hemmungen. Wie oben geschildert, lassen sich Hemmungen geschlechtsverschiedener Gameten schon durch geringe Milieuveränderungen erzeugen oder aufheben. Es ist daher nicht überraschend, daß in einigen Fällen die Hemmung nicht mehr aufzuheben war, so daß Kreuzungen, die positiv hätten ausfallen sollen, nicht gelangen. Solche Ausfälle sind wohl jedem, der mit Algen gearbeitet hat, bekannt. Sie traten trotzdem bei *Wettsteinii* bisher niemals auf, sondern nur bei *mediterranea* und zwar in sehr seltenen Fällen und in der Hauptsache gerade zu

Tabelle 5.

Restgametenkreuzungen, darunter eine $+$ -diöz. Pflanze.
Wettsteinii p-Gen. 1932.

29. 8. 1932	$+$ -mon. 13	$+$ -diöz. 14	$+$ -mon. 21	$+$ -mon. 34	$-$ -mon. 8	$-$ -mon. 11	$-$ -mon. 23	$-$ -mon. 25	$-$ -mon. 33
$+$ -mon. 13	0	0	0	—	Z	Z	Z	Z	Z
$+$ -diöz. 14	0	0	0	0	Z	Z	Z	Z	Z
$+$ -mon. 21	0	0	0	0	Z	Z	Z	Z	Z
$+$ -mon. 34	—	0	0	0	—	—	Z	—	Z
$-$ -mon. 8	Z	Z	Z	—	0	0	0	0	0
$-$ -mon. 11	Z	Z	Z	—	0	0	0	0	0
$-$ -mon. 23	Z	Z	Z	Z	0	0	0	0	0
$-$ -mon. 25	Z	Z	Z	—	0	0	0	0	0
$-$ -mon. 33	Z	Z	Z	Z	0	0	0	0	0

Beginn der Versuche, als die Technik noch nicht vollkommen war. Auch in späteren Fällen ließ sich fast immer ein Grund ausfindig machen, der Ausfälle verständlich macht, z. B. wenn die Restgameten monözischer Pflanzen sehr schnell ihre Beweglichkeit verloren oder sich unter ihnen viele deformierte Gameten befanden. Die Hemmung bezog sich dann auch nicht auf alle Pflanzen mit geschlechtsverschiedenen Restgameten, sondern nur auf einen Teil. Einzelheiten können wohl übergangen werden, da die Befunde ohne Bedeutung für das Geschlechtsproblem von *Acetabularia* sind, nur soviel sei noch gesagt, daß in einem Falle (R_{13} , Tab. 4) kein Anlaß für eine Hemmung der Restgameten, die hier absolut war, gefunden werden konnte. Unter sich waren die R_{13} -Gameten sehr stark reaktionsfähig, die Restgameten reagierten aber nach keiner Seite mehr. Natürlich wäre es in solchen Fällen möglich, daß beide Geschlechter mit absoluter Hemmung untereinander und gegen alle anderen Pflanzen übriggeblieben sind.

Von solchen Fällen nachweisbarer Hemmung ausgehend, könnte man vielleicht doch (s. S. 73) versucht sein, auch das normale Verhalten der Restgameten monözischer Pflanzen zu einer Hemmung in Beziehung zu setzen. Es müßte dann angenommen werden, daß etwa bei einer $+$ -monözischen Pflanze auch $-$ -Gameten übriggeblieben seien, daß diese aber gegen die eigenen und die $+$ -Gameten anderer Pflanzen vollkommen gehemmt seien. Bei den $-$ -monözischen Pflanzen müßten dagegen auch völlig gehemmte $+$ -Gameten übrigbleiben. Solche absoluten Hem-

Tabelle 6.

Überzählige Reaktionen der Restgameten von Pflanze 3.
Weststeinii p-Gen. 1932.

5. 8. 1932	+ -mon. 4	+ -mon. 6	- -mon. 5	- -mon. 7	mon. 3
+ -mon. 4	0	0	Z	Z	Z
+ -mon. 6	0	0	Z	Z	Z
- -mon. 5	Z	Z	0	0	An- satz
- -mon. 7	Z	Z	0	0	Zs!
mon. 3	Z	Z	An- satz	Zs!	0

Zs sehr schwache Reaktion.

mungen müßten aber mit der größten Regelmäßigkeit erfolgen, so daß dann immer eine Reaktion nach dem Schema bipolarer Sexualität erfolgte. Das hieße aber dem Zufall zu viel zumuten. Gerade die nachweisbaren Hemmungen unter Restgameten zeigen vielmehr wiederum, daß CZURDA's Einwand unbegründet ist.

Überzählige Reaktionen. Mit diesem indifferenten Namen sollen solche Fälle bezeichnet werden, bei denen Restgameten oder auch Gameten anscheinend „diözischer“ Pflanzen nach beiden Seiten reagierten.

Bei *Weststeinii* gelangte unter den vielen Kreuzungen nur ein Fall zur Beobachtung (Tab. 6). Am 5. August 1932 hatten fünf Pflanzen geschwärmt, alle waren monözisch. Die Restgameten von Pflanze 4 und 6 erwiesen sich als +, die von 5 und 7 als —. Ebenso blieben von Pflanze 3 normal reagierende —-Gameten übrig, aber es trat auch eine Reaktion mit den —-Pflanzen ein. 3 × 7 ergab zwei kleine Gruppen, in denen Kopulation eintrat, 3 × 5 war beim erstenmal ohne Reaktion, bei Wiederholung gab es einen Ansatz zur Kopulation. Die Deutung dieses ungewöhnlichen Verhaltens ist in diesem Falle sehr naheliegend. Bei Pflanze 3 begannen die Kopulationen der Gameten unter sich nämlich erst 15 Minuten nach dem Schlüpfen, also ungewöhnlich spät. Es lag demnach eine Störung vor. Daher darf angenommen werden, daß sich unter den Restgameten relativ normale —-Gameten und sehr gestörte +-Gameten befanden. Die —-Gameten konnten mit den eigenen +-Gameten nicht mehr reagieren, dagegen mit den ganz normalen +-Restgameten der anderen Pflanzen. Die +-Gameten aber waren so gestört, daß sie mit den —-Restgameten der übrigen Pflanzen nur noch ganz schwache oder ansatzweise Reaktion ergaben. Es dürfte also ein sehr einfacher Fall von Hemmung vorliegen, wie er ähnlich auch bei gealterten Gameten vorkommt, die untereinander nicht mehr, dagegen aber gegen junge Gameten noch reaktionsfähig sein können. (Am 3. August hatte Pflanze 3, wie hinzugefügt sei, nach normalem Zweierschema reagiert.)

Tabelle 7.

Kreuzung diözischer „Pflanzen“, darunter Pflanze 1
mit überzähligen Reaktionen.

mediterranea Rov. p-Gen. 1929/1930.

21. 12. 1929	+ -diöz. 5	+ -diöz. 6	+ -diöz. 18	- -diöz. 14	diöz. 1
+ -diöz. 5	0	0	Z	Z	Z ^s
+ -diöz. 6	0	0	Z	Z	0
+ -diöz. 18	0	0	Z	Z	Z ^s
- -diöz. 14	Z	Z	0	0	Z
diöz. 1	Z ^s	0	Z ^s	Z	0

Z^s schwache Reaktion.

Bei *mediterranea* wurden nur drei Fälle überzähliger Reaktionen gefunden. Der erste Fall braucht nicht näher beschrieben zu werden, da er im Prinzip ähnlich lag wie der *Wettsteinii*-Fall: am 21. September 1931 ergaben von acht Pflanzen die Restgameten einer monözischen Pflanze schwache Reaktionen nach beiden Seiten. (Auch hier handelt es sich nur um einen Ausnahmefall, da die Pflanze an drei anderen Tagen ganz normal reagierte.) Wegen der Schwäche nach beiden Seiten ist wieder der Verdacht begründet, daß +- und -- Gameten übriggeblieben waren, die unter sich nicht mehr reagieren konnten. Der zweite Fall (Rovigno f₂ 22. August 1931, von fünf Pflanzen eine monözische mit überzähliger Reaktion, diese an drei anderen Daten normal) ist weniger durchsichtig, immerhin bietet sich auch hier noch dieselbe Deutungsmöglichkeit. Recht auffallend ist dagegen der dritte Fall, da es sich um überzählige Reaktionen unter fünf rein „diözischen“ Pflanzen handelt (Tab. 7). Drei Pflanzen waren +-, eine -- diözisch und reagierten miteinander stark. Pflanze 1 reagierte mit der -- diözischen ebenfalls stark, aber auch schwach mit zwei der +- diözischen Pflanzen. Hier wurde auch die Entwicklung der Zygoten der überzähligen Kreuzung 1 × 5 geprüft, die normal verlief. (Pflanze 1 gab am 12. Dezember 1929 ein normales bipolares Bild.) Was in diesem Falle vorgelegen hat, läßt sich nicht entscheiden. Man könnte an relative Sexualität denken, mit der die übrigen Fälle wohl kaum etwas zu tun haben, man könnte aber auch vermuten, daß auch hier in Wirklichkeit Monözie vorgelegen hat mit vollkommener Hemmung unter sich, aber verschieden starker Hemmung gegen +- und -- Gameten anderer Pflanzen.

Die überzähligen Reaktionen lassen sich also bis auf den letzten Fall leicht auf Hemmungen besonderer Art zurückführen. Aus ihnen und den im vorigen Abschnitt beschriebenen Hemmungen geht noch-

mals hervor, daß die normale Diözie und Monözie von *Acetabularia* von bipolarer Art ist. Auch die sehr seltenen Ausnahmefälle lassen sich zwanglos in dieses Schema einordnen. In dem letzten undurchsichtigen Ausnahmefall ist die Alternative: entweder relative Sexualität oder Monözie mit absoluter Hemmung; beide Möglichkeiten widersprechen nicht der Annahme bipolarer Sexualität.

3. Ergänzende Befunde.

1. Von *Wettsteinii* wurden einige Male mehrere Hüte (bis zu fünf) in einer Schale gemeinsam zur Entlassung der Gameten gebracht, nachdem zuvor an kleinen Proben festgestellt war, daß es sich um monözische Pflanzen handelte. Die in solchen Fällen übrigbleibenden Restgameten erwiesen sich wiederum als nur einem Geschlecht zugehörig. Bei *mediterranea* wurden die normalen Monözieverhältnisse mit Restgameten „synthetisch“ hergestellt, indem etwa sehr viele $+$ -Restgameten und bedeutend weniger $-$ -Restgameten zusammengegeben wurden. Die übrigbleibenden neuen Restgameten erwiesen sich als reine $+$ -Gameten. Allerdings gelingt dieser Versuch nur unter günstigen Bedingungen; bei weniger günstigen Bedingungen — z. B. im hohlgeschliffenen Objektträger — können beide Geschlechter übrigbleiben, so daß Reaktionen nach beiden Seiten resultieren. Diese Befunde machen wiederum wahrscheinlich, daß bei normaler Monözie nur Gameten des einen Geschlechtes übrigbleiben. Denkbar wäre allerdings, daß trotzdem zwar an reaktionsfähigen Gameten nur solche eines Geschlechtes übrigbleiben, daß aber außerdem auch völlig reaktionsunfähige des gleichen und des anderen Geschlechtes unter den Restgameten vorhanden sind. Dadurch würde sich jedoch an der Beurteilung der bipolaren Sexualität von *Acetabularia* nichts ändern. Denn aus der Reaktionsunfähigkeit von Gameten lassen sich überhaupt keine Schlüsse ziehen.

2. Versuche mit jungen und alten Restgameten der gleichen Pflanze (ebenso denen diözischer Pflanzen) ergaben, daß das Geschlecht der Gameten konstant bleibt. $+$ -Gamet bleibt $+$ -Gamet, mag er alt oder jung sein; ebenso ist es mit den $-$ -Gameten. Nur die Reaktionsstärke ändert sich mit dem Alter, wie oben geschildert.

3. Restgameten und Gameten diözischer Pflanzen reagieren im allgemeinen stark miteinander. Konstitutionell bedingte Abstufungen in der Stärke von $+$ - und $-$ -Gameten, wie sie bei *Ectocarpus* (HARTMANN) und *Dasycladus* (JOLLOS, 1926) vorkommen, haben sich bei *Acetabularia* nicht mit Sicherheit ermitteln lassen. Dagegen ist die normale Monözie von wechselnder Stärke, die Pflanzen können stark,

Tabelle 8.

Wechsel von Monözie und Diözie.

mediterranea Rov. 1930.

f ₁ II ₄	f ₁ II ₅	p R ₁₀
19. 9. diöz.?	19. 9. mon.	30. 10. mon.
20. 9. diöz.	20. 9. mon.	20. 11. diöz.
30. 9. mon.	30. 9. mon.	21. 11. mon.
6. 10. diöz.	1. 10. mon.	.
.	29. 10. mon.	.
.	30. 10. diöz.	.

mittel oder schwach monözisch sein. Das ist im Zusammenhang mit der $+$ - und $-$ -Monözie verständlich. Sind von dem einen Geschlecht nur relativ wenige Gameten produziert worden, so wird schwache Monözie vorliegen usw.

B. Die Geschlechtsverteilung an verschiedenen Tagen.

Wenn im vorigen Kapitel von monözischen und diözischen „Pflanzen“ die Rede war, so sollte das nur bedeuten, daß die geprüfte Pflanze sich an dem betreffenden Tage als monözisch oder diözisch erwies. Da aber meist nicht alle Cysten auf einmal schlüpfen, so ist damit noch nicht gesagt, daß dieselbe Pflanze stets beide Geschlechter oder stets nur ein Geschlecht produziert. Aus Tabelle 8 geht für *mediterranea* hervor, daß die Geschlechtsverteilung an verschiedenen Tagen sehr verschieden sein kann: Monözie und Diözie können sich abwechseln, sogar schon innerhalb 24 Stunden. Auch innerhalb der Monözie kommen ähnliche Schwankungen vor. Die gleiche Pflanze kann an einem Tage $+$ -monözisch, an einem anderen $-$ -monözisch sein (Tab. 9). In Tabelle 9 ist nun für die Kreuzungen $I_2 \times I_3$ angenommen worden, daß z. B. am 16. Oktober beide Pflanzen $-$ -monözisch, am 29. Oktober aber beide $+$ -monözisch gewesen seien. Dafür sprechen jedoch nur Wahrscheinlichkeitsgründe. Das sei an einem allgemeinen Beispiel erläutert. Die beiden Pflanzen wurden an den betreffenden Daten nicht als einzige gekreuzt, sondern zugleich mit einer Anzahl anderer Pflanzen¹⁾. Wenn dann etwa die Wahl war: entweder haben sieben Pflanzen eine abweichende Geschlechtsverteilung oder nur drei, dann wurde die Abweichung für die geringere Zahl angenommen. Doch wäre sehr wohl möglich, daß in Wirklichkeit der unwahrscheinlichere Fall eingetreten war (dieser

¹⁾ Sonst wäre ein negativer Ausfall der Restgametenkreuzung beider Pflanzen nicht beweisend (Möglichkeit einer Hemmung!).

Tabelle 9.
Wechselnde Geschlechtsverteilung.
mediterranea Rov. f₁.

1930	I ₂	I ₃	I ₂ × I ₃ Restgameten
20. 9.	diöz.	(+ -) — -mon.	nicht gekreuzt
25. 9.	nicht geschlüpft	(+ -) — -mon.	·
30. 9.	(+ -) — -mon.	(+ -) — -mon.	0
1. 10.	(+ -) — -mon.	(- -) + -mon.	Z
16. 10.	(+ -) — -mon.	(+ -) — -mon.	0
29. 10.	(- -) + -mon.	(- -) + -mon.	0
30. 10.	(+ -) — -mon. ¹⁾	(- -) + -mon.	Z

In Klammern ist die weniger wahrscheinliche, aber auch mögliche Art der Geschlechtsverteilung angegeben.

¹⁾ Die Monözie ist am 30. 10. nicht ganz sicher.

ist in Tab. 9 jeweils in Klammern gesetzt); sicher ist nur so viel, daß bei I₂ × I₃ am 30. September, 16. und 29. Oktober Restgameten des gleichen Geschlechtes, am 1. und 30. Oktober aber verschiedenen Geschlechtes übrigblieben. Hieraus geht aber wenigstens für eine der beiden Pflanzen ein mehrfacher Wechsel der Geschlechtsverteilung hervor. Welchen Pflanzen man die Abweichung zuschreibt, ist demgegenüber bedeutungslos (und oft ganz der Willkür überlassen; z. B. wenn die Wahl ist: entweder sind die Pflanzen A und B oder C und D „umgeschlagen“). Eine einwandfreie Identifizierung auf +- oder —-Geschlecht ist nur möglich, wenn Überbrückungskreuzungen gelingen, d. s. Kreuzungen mit identifizierten 24 Stdn. alten +- oder —-Gameten, die mit den am nächstfolgenden Tage schlüpfenden Gameten positive Reaktion ergeben müssen¹⁾. Hierzu ist *Wettsteinii* das günstigere Objekt, da bei einer größeren Zahl von Pflanzen täglich in genügendem Ausmaße Gameten gebildet werden, während bei *mediterranea* ja längere Pausen eingeschaltet sind. So ergaben sich bei *Wettsteinii* die in Tabelle 10 wiedergegebenen, sehr wechselnden Verhältnisse. Es sind hier alle Möglichkeiten vertreten.

¹⁾ Die erste Festsetzung auf + oder — ist natürlich der Willkür überlassen, da +- und —-Gameten ja nur durch Reaktionsfähigkeit oder -unfähigkeit unterschieden sind.

Tabelle 10.
Wechselnde Geschlechtsverteilung.
Wettsteinii p-Gen. 1932.

10	30. 8. + - oder — -mon.	31. 8. + -mon.	1. 9. + -diöz.
42.1	2. 9. — -mon.	3. 9. + -diöz.	.
30.1	2. 9. + -mon.	3. 9. — -diöz.	.
2	30. 7. + -mon.	2. 8. — -mon.	3. 8. + -mon.
26.1	1. 9. — -mon.	2. 9. — -mon.	3. 9. — -diöz.

Da die Bedingungen für das Erkennen eines Geschlechts „umschlages“ nur recht selten erfüllt sind, trotzdem aber recht oft wechselnde Verhältnisse gefunden wurden, so ist es wahrscheinlich, daß bei beiden Arten Änderungen in der Geschlechtsverteilung nicht selten, vielleicht sogar sehr häufig vorkommen. So konnten bei der *mediterranea*-Rovigno f₁ 1930—1931 von einer Reihe von Pflanzen je zwei wenigstens 3mal miteinander gekreuzt werden; das Ergebnis war 12mal Konstanz, 24mal Inkonstanz. Bei der *mediterranea*-p-Generation 1932—1933 konnten vom 19.—21. Oktober 1932 Überbrückungskreuzungen ausgeführt werden, wobei sich von fünf Pflanzen nur zwei als konstant erwiesen. Zur Frage der Konstanz ist dabei noch zu bedenken, daß sie sich bei *mediterranea* über längere Zeiträume hinweg niemals mit Sicherheit nachweisen läßt. Bei dauernd negativer Kreuzung zweier Pflanzen könnte z. B. gleichsinniger Umschlag beider vorliegen, wie er schon in Tabelle 9 vom 16. zum 29. Oktober angenommen wurde und wie er sich in einem Falle bei *mediterranea*-Kreuzungen mit Überbrückung als sicher nachweisen ließ. Ähnliches gilt für dauernd positive Kreuzung. Bei *Wettsteinii* ließ sich aber an einigen Pflanzen Konstanz der Geschlechtsverteilung feststellen.

VIII. Das Geschlecht der von einer Cyste gebildeten Gameten.

Wie sind nun diese überaus variablen Verhältnisse zu verstehen? Eine Aufklärung ist nur möglich, 1. wenn die Geschlechtsverteilung in der einzelnen Cyste bekannt ist und 2. wenn der Zeitpunkt der Geschlechtsbestimmung ermittelt werden kann. — STRASBURGER'S Befund, daß die Cysten diözisch seien, ist nur an einem kleinen Material erhoben worden, so daß eine Nachprüfung erwünscht war. Die einzelne Cyste ist an denjenigen Tagen sicher diözisch, an denen

nur ein Geschlecht gebildet wurde. Wie steht es aber bei Monözie? Zur Aufklärung dieser Frage wurden einzelne Cysten monözischer Pflanzen, die ihre Gameten nicht von selbst entlassen hatten, künstlich geöffnet, auf Monözie oder Diözie geprüft und dann miteinander gekreuzt. Bei *mediterranea* waren die Ergebnisse nicht befriedigend. Es konnten immer nur zwei oder drei Cysten geöffnet und miteinander gekreuzt werden, wobei sich stets negative Reaktion ergab. Danach könnte eine Hemmung vorgelegen haben. Bei *Wettsteinii* wurde aber mit dieser Methode ein Erfolg erzielt. Hierzu gesellte sich ein Naturexperiment, das zuerst geschildert sei.

Die Cysten der Pflanze 37 waren zu gleichen Teilen auf die Schalen 37.1 und 37.2 verteilt worden (vgl. Tab. 12, 4). Am 3. September morgens bildeten beide Teile Gameten und zwar nur + - Gameten. Um 14⁵⁵ schwärmten nun von 37.1 und 37.2 nochmals viele Gameten aus, die sich als reine — -Gameten erwiesen¹⁾. Hätten in beiden Teilen die Cysten gleichzeitig geschwärmt, wie es die Regel ist, so hätte Monözie resultiert. Demnach ist auch bei Monözie die einzelne Cyste diözisch.

Ebenso waren die Ergebnisse bei künstlicher Öffnung einzelner Cysten. Von der — -monözischen Pflanze 24 wurden am 8. September 1932 zehn Cysten künstlich geöffnet. Jede einzelne Cyste war diözisch, die Kreuzungen fielen positiv aus, indem sich Cyste 1 (eine Riesencyste) als + -diözisch, Cyste 2—10 dagegen als — -diözisch erwiesen. Die Kreuzungen erstreckten sich außerdem auch auf die — -Restgameten der Pflanze 24 (Tab. 11). Allerdings lassen sich bei der Kreuzung so vieler Cysten nicht alle Kombinationen ausführen, da eine Cyste nur sehr wenig Gameten produziert; es wurden aber stets genügend viel Kreuzungen ausgeführt, um die + - oder — -Diözie sicherzustellen. Am 7. September erwiesen sich 31 Cysten der monözischen Pflanze 47 als diözisch und so war es in allen anderen Fällen²⁾. — Nach diesen Befunden sind also die einzelnen Cysten

¹⁾ Die Cysten waren morgens anlässlich einer Prüfung, ob sich unter ihnen nichtgeöffnete Cysten mit Gameten befänden, in neue Schalen übertragen worden. Diese waren absolut frei von den am Morgen geschlüpften Gameten. — Die Identifizierung des Geschlechtes erfolgte wie üblich durch Prüfung mit verschiedenen anderen Pflanzen; unter anderem ergaben auch die sechs möglichen Kombinationen zwischen den „Früh- und Spätgameten“ das erwartete Ergebnis.

²⁾ Nur eine „Ausnahme“ wurde gefunden. Jedoch liegt wahrscheinlich ein Versehen vor. Eine — -Cyste „5“ ergab nämlich überzählige Reaktion gegen eine andere — -Cyste. Wahrscheinlich wurde aber nicht mit der — -Cyste 5, sondern mit der + -Cyste 3 gekreuzt (beide Zahlen lassen sich ja sehr leicht verwechseln). Eine Wiederholung war nicht möglich.

Tabelle 11.

Kreuzung von 10 diözischen Cysten untereinander und mit den Restgameten der —-mon. Pflanze 24.

Wettsteinii p-Generation 8. 9. 1932.

	+ -diöz. 1	- -diöz. 2	- -diöz. 3	- -diöz. 4	- -diöz. 5	- -diöz. 6	- -diöz. 7	- -diöz. 8	- -diöz. 9	- -diöz. 10	- -mon. 24
+ -diöz. 1	0	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z
- -diöz. 2	Z	0	0	0	—	—	—	—	—	—	0
- -diöz. 3	Z	0	0	0	—	—	—	—	—	—	—
- -diöz. 4	Z	0	0	0	—	—	—	—	—	—	0
- -diöz. 5	Z	—	—	—	0	0	0	—	—	—	—
- -diöz. 6	Z	—	—	—	0	0	—	—	—	—	0
- -diöz. 7	Z	—	—	—	—	—	0	0	—	—	0
- -diöz. 8	Z	—	—	—	—	—	0	0	—	—	0
- -diöz. 9	Z	—	—	—	—	—	—	—	0	0	0
- -diöz. 10	Z	—	—	—	—	—	—	—	0	0	—
- -mon. 24	Z	0	—	0	—	0	0	0	0	—	0

zum mindesten in der Regel diözisch. Es gibt +- und —-Cysten, ein neuer Beweis für die bipolare Sexualität von *Acetabularia*. Für *mediterranea* dürfte dasselbe gelten.

IX. Der Zeitpunkt der Geschlechtsbestimmung.

Wie oben geschildert, kann die gleiche Pflanze an einem Tage etwa + -monözisch, am nächsten aber — -monözisch sein, ebenso kann Monözie und Diözie schon innerhalb 24 Stunden abwechseln. Das scheint für späte Geschlechtsbestimmung zu sprechen. HARTMANN (1932) hat diese Deutung auch vorgeschlagen. Nun ist aber die einzelne Cyste (wenigstens in der Regel) diözisch. Es wäre daher

möglich, daß die Cysten schon frühzeitig als $+$ - und $-$ -Cysten determiniert wären und die wechselnde Geschlechtsverteilung dadurch zustande käme, daß die Cysten in wechselndem Mengenverhältnis Gameten bildeten. Eine Aufklärung müßte sich finden lassen, wenn man junge Cysten in zwei Hälften aufteilte und dann prüfte, ob beide Hälften im Gesamtergebnis die gleiche Geschlechtsverteilung aufwiesen. Wenn das der Fall ist, so würde das Ergebnis für frühzeitige Geschlechtsbestimmung sprechen, da die beiden Hälften sich ja unter den gleichen Bedingungen befinden, als ob die gesamten Cysten einer Pflanze in den Schalen wären. Im anderen Falle müßte angenommen werden, daß das Geschlecht der Cysten erst kurz vor dem Schwärmen bestimmt wird. Da zu diesen Versuchen eine genaue Identifizierung auf $+$ - oder $-$ -Geschlecht notwendig war, also mit Überbrückungskreuzungen gearbeitet werden mußte, so ließen sie sich nur an *Wettsteinii* ausführen.

Es wurden die 2—3 Tage alten Cysten von 10 Hüten zu gleichen Hälften auf verschiedene Schalen verteilt (Hüte mit noch jüngeren Cysten dürfen nicht zerschnitten werden, da solche Cysten eine zu dünne Membran haben und nach Isolierung leicht absterben). Z. T. wurden beide Hälften in Erdschreiber, z. T. die eine Hälfte in Schreiber gehalten. Die Ergebnisse sind in Tabelle 12 zusammengestellt. Die Pflanzen 1—6 haben in beiden Hälften gleiche Geschlechtsverteilung, auch dann, wenn sie mehrfach schwärmten und die Verteilung wechselte. Besonders interessant ist die 7. Pflanze. Am 2. und 3. September war in beiden Hälften zwar jeweils eine verschiedene Geschlechtsverteilung festzustellen, im Gesamtergebnis ergibt sich aber für beide doch die gleiche Geschlechtsverteilung. Die Unterschiede beruhen offenbar darauf, daß bei 30.1 am 2. September zufällig sehr viel mehr $+$ -Cysten geschlüpft waren als bei 30.2 (daher $+$ -Monözie bei 30.1), so daß nur noch $-$ -Cysten übrig blieben, daher $-$ -Diözie am 3. September. Bei 30.2 dagegen waren auch am 3. September noch eine Anzahl $+$ -Cysten vorhanden, daher $-$ -Monözie. Bei der 8. Pflanze konnte für die zweite Hälfte am 6. und 7. September nicht sicher festgestellt werden, ob $+$ -Diözie vorlag, wahrscheinlich war es der Fall. Von der 9. und 10. Pflanze schwärmten nicht alle Cysten, so daß sie für die Beurteilung ausfallen müssen. Daß bei acht Pflanzen trotz variabler Verhältnisse an einzelnen Tagen im Gesamtergebnis die gleiche Geschlechtsverteilung herauskommt, dürfte kein Zufall sein, so daß anzunehmen ist, daß die Geschlechtsbestimmung der einzelnen Cyste schon frühzeitig erfolgt.

Tabelle 12.

Geschlechtsverteilung in den beiden Hälften unterteilter Pflanzen.
Wettsteinii p-Gen. 1932.

1	31.1 31.2	2. 9. + -mon. 2. 9. + -mon.	.	.	} gleich
2	45.1 45.2	2. 9. + -mon. 2. 9. + -mon.	.	.	} gleich
3	41.1 41.2	3. 9. + -mon. 3. 9. + -mon.	.	.	} gleich
4	37.1 37.2	3. 9. 10 h + -diöz. 3. 9. 10 h + -diöz.	3. 9. 14 ⁵⁵ h — -diöz. 3. 9. 14 ⁵⁵ h — -diöz.	.	} gleich
5	26.1 26.2	1. 9. — -mon. 1. 9. — -mon.	2. 9. — -mon. 2. 9. — -mon.	3. 9. — -diöz. 3. 9. — -diöz.	} gleich
6	42.1 42.2	2. 9. — -mon. 2. 9. — -mon.	3. 9. + -diöz. 3. 9. + -diöz.	.	} gleich
7	30.1 30.2	2. 9. + -mon. 2. 9. — -mon.	3. 9. — -diöz. 3. 9. — -mon.	.	} gleich
8	38.1 38.2	3. 9. + -diöz. 3. 9. + -diöz.	4. 9. + -diöz. 4. 9. + -diöz.	. 6.9 7.9 + ?-diöz.	} s. wahrsch. } gleich
9—10: nicht alle Cysten geschlüpft					

X. Die Geschlechtsverteilung der einzelnen Pflanzen im ganzen betrachtet.

Die einzelne Cyste ist diözisch, ihre Geschlechtsbestimmung erfolgt sehr frühzeitig. Durch diese beiden Befunde wird leicht verständlich, warum z. T. so variable Geschlechtsverteilung bei der gleichen Pflanze vorliegt. Es sind bei monözischen Pflanzen von Anfang an + - und — -Cysten vorhanden. Wenn nun mehr + - als — -Cysten Gameten bilden, so resultiert an dem betreffenden Tage + - Monözie, an einem anderen Tage aber werden vielleicht mehr — -Cysten schwärmen, dann resultiert — - Monözie. An wieder anderen Tagen könnten zufällig nur + - oder — -Cysten schwärmen, dann wird „Diözie“ vorliegen. Im ganzen gesehen, ist eine solche Pflanze aber natürlich monözisch. Ein wirklicher „Geschlechtsumschlag“ kommt bei *Acetabularia* nicht vor, er wird nur dadurch vorgetäuscht, daß die geschlechtlich bereits determinierten Cysten in wechselnden Mengenverhältnissen schlüpfen.

Es erhebt sich nun die Frage, ob von einer monözischen Pflanze im ganzen etwa genau 50 Proz. — -Cysten und 50 Proz. + -Cysten gebildet werden oder ob auch im ganzen eine Cystensorte im Über-

schuß ist. Aus Tabelle 12 geht für die ersten drei Pflanzen von *Wettsteinii* hervor, daß das letzte der Fall war. Dieser Befund wurde durch andere bestätigt, denn bei *Wettsteinii* schwärmten öfter alle Cysten einer Pflanze auf einmal aus und stets lag dann $+$ - oder $-$ -Monözie vor. Zum wenigsten in der Regel ist also eine Cysten-sorten im Überschuß vorhanden. Eine weitere Frage ist, ob es bei *Wettsteinii* rein diözische Pflanzen gibt. Hier wurde nur eine Pflanze gefunden, die sehr wahrscheinlich rein diözisch war (die unterteilte Pflanze 8 in Tab. 12; in der zweiten Hälfte blieben nach dem 4. September noch ganz wenige Cysten übrig, die am 6. und 7. September zwar nur Gameten eines Geschlechts produzierten, bei denen aber mangels der Möglichkeit von Überbrückungskreuzungen nicht zu ermitteln war, ob wirklich $+$ -Gameten entstanden waren). Die meisten Pflanzen von *Wettsteinii* sind aber monözisch.

Bei *mediterranea* ist eine sichere Entscheidung der letzten Frage ganz unmöglich, da Überbrückungskreuzungen über längere Zeiträume nicht möglich sind¹⁾. Es sei daher nur gesagt, daß bestimmte Indizien dafür sprechen, daß rein diözische Pflanzen vorkommen²⁾. Die monözischen sind auch hier zumindest weitaus in der Überzahl.

Schließlich ist noch zu sagen, daß bei *Wettsteinii* in der einzelnen Hutkammer entweder bereits beide Geschlechter oder nur ein Geschlecht entstehen können, wie sich durch Öffnung einer einzigen Kammer an monözischen Pflanzen leicht feststellen läßt.

Zur angewandten Terminologie sei hier folgendes angeführt: CORRENS (1934) will Monözie bei dem bestimmten Sinn, den monözisch bei Blütenpflanzen hat, bei Thallophyten nicht angewendet wissen. Er verwendet die allgemeinere Bezeichnung autözisch (= synözisch) oder gemischtgeschlechtig. Durch monözisch möchte ich aber bei *Acetabularia* die besondere Art der Gemischtgeschlechtigkeit charakterisieren. Monözisch ist eine Blütenpflanze, die auf einem Individuum rein männliche und rein weibliche Blüten (= Behälter von Keimzellen) hervorbringt. Behälter der Keimzellen sind bei *Acetabularia* die Cysten. Diese enthalten auf dem gleichen Individuum nur reine $+$ - oder reine $-$ -Gameten. Weiter sollte gekennzeichnet werden, daß auf dem Individuum eine Sorte von Cysten im Überschuß ist: $+$ - und $-$ -Monözie. Diese beiden Bezeichnungen dürfen aber nicht mit Andro- und Gynomonözie bei

¹⁾ Selbst wenn von einer ganzen Reihe von Pflanzen derselben Generation stets nur Gameten eines Geschlechtes produziert werden, wie es als einzige Ausnahme bei der Rov p-Gen 1929—1930 der Fall war, so wäre doch Wechsel zwischen $+$ - und $-$ -„Diözie“ möglich, der sich in einem Falle sogar als sicher erweisen ließ.

²⁾ So konnten zwei stets „diözische“ Pflanzen an vier verschiedenen Daten miteinander gekreuzt werden und zwar stets mit positiver Reaktion. Trotzdem wäre aber möglich, daß am gleichen Tage die eine Pflanze von $+$ auf $-$, die andere entgegengesetzt „umgeschlagen“ hätte.

Blütenpflanzen analogisiert werden, denn damit ist gemeint, daß neben zwittrigen Blüten männliche oder weibliche auftreten. Diözie, Getrenntgeschlechtigkeit, ist im Sinne von CORRENS gebraucht: ein Individuum hat nur $+$ - oder nur $-$ -Cysten gebildet. Diözie, $+$ -Monözie und $-$ -Monözie wurde nun aber auch angewandt, wenn nur die an einem Tage gebildeten Gameten geprüft wurden. Das ist an sich, wie schon oben hervorgehoben und im weiteren gezeigt, meist nicht richtig, da die Geschlechtsverteilung an einem Tage keinen Schluß auf die Geschlechtlichkeit des ganzen Individuums zuläßt. Jedoch habe ich diese Bezeichnungen mangels besserer der Kürze wegen angewendet. Es ist kürzer zu sagen: „Gameten einer $+$ -diözischen ‚Pflanze‘ wurden mit Restgameten einer $-$ -monözischen gekreuzt“, als zu sagen „Gameten einer Pflanze, die an diesem Tage nur $+$ -Gameten gebildet hatte, wurden mit Restgameten einer Pflanze gekreuzt, die beide Geschlechter gebildet hatte, jedoch unter Überschuß von $-$ -Gameten“.

XI. Die Art der Geschlechtsbestimmung.

Das Überwiegen von Monözie mit regelmäßigem Überschuß eines Geschlechtes spricht für phänotypische Geschlechtsbestimmung. Ein experimenteller Nachweis, ob phänotypische oder genotypische Geschlechtsbestimmung vorliegt, mußte sich durch Aufzucht von parthenogenetisch entstandenen Pflanzen erbringen lassen. Wenn in diesen beiden Geschlechtern entstehen, so kann nur phänotypische Geschlechtsbestimmung vorliegen, da sie ja aus einem haploiden Gameten hervorgegangen sind.

Parthenogenetische Keimung trat bei beiden Arten auf, jedoch nur sehr selten und unregelmäßig (vgl. FÖYN, 1934 bei *Cladophora*). Es durften zu diesen Versuchen nur Pflanzen genommen werden, die an einem Tage nur ein Geschlecht produzierten, denn bei Monözie war keine Gewähr dafür gegeben, daß sich unter den Restgameten nicht auch einige Zygoten befanden. Oft kamen die Parthenogameten nicht über einen Ansatz zur Keimung hinaus, mitunter entstanden aber auch normale Pflanzen. Diese waren jedoch sehr anfällig, so daß viele Mühe aufgewandt werden mußte, ehe es gelang, Cysten und Gameten von parthenogenetischen Pflanzen zu erhalten.

Bei *mediterranea* gelangen die Versuche erst bei der f_1 -Generation 1932/1933 und zwar sowohl bei Pflanzen aus Neapel wie aus Rovigno. Bei der parthenogenetischen Kultur III (Neapel) entwickelten sich nur ca. 20 Keimlinge, von denen acht Pflanzen bis zur Cystenbildung aufgezogen werden konnten; daneben bleiben viele Parthenogameten bei einem Ansatz zur Keimung stehen. Die Cysten wurden ungefähr Mitte September 1933 gebildet. Bis Ende Dezember 1933 wurden von fünf Pflanzen Gameten gebildet (z. T. mehrfach), alle Pflanzen erwiesen sich als monözisch. Bei der

Rovignokultur VII brachten es infolge einer Infektion von 26 Pflanzen nur drei bis zur Cystenbildung, von denen eine bisher nicht geschwärmt hat. Die beiden anderen waren wiederum monözisch. Bei einer anderen Rovignokultur VIII konnte von 25 Pflanzen nur eine zur Cysten- und Gametenbildung gebracht werden; sie war monözisch.

Von *Wettsteinii* konnten bereits in der ersten Generation 1932/1933 parthenogenetische Pflanzen mit Cysten erhalten werden. In der Kultur IV brachten es von 25 Pflanzen sechs bis zur Cystenbildung, von denen aber nur zwei Pflanzen Gameten bildeten, da die Cystenbildung sehr unvollkommen war. Eine Pflanze war monözisch, die andere zweimal „diözisch“, was natürlich nichts gegen phänotypische Geschlechtsbestimmung beweist, da ja auch zygotische Pflanzen „diözisch“ sein können und zudem sich nicht feststellen ließ, ob beide-mal dasselbe Geschlecht gebildet wurde. Bei einer zweiten Kultur IX entwickelten sich sehr viele Pflanzen und zwar in überaus kümmerlicher Weise. Durch beide Umstände ist für diese Kultur absolut sicher, daß die Pflanzen parthenogenetischer Herkunft waren. Bei den übrigen Kulturen könnte man vielleicht denken, daß ganz schwache nicht bemerkte Monözie vorgelegen hätte und daß sich nur die sehr wenigen Zygoten entwickelt hätten. Jedoch glaube ich nicht, daß dieser Einwand zutreffen würde; denn auch von nur 25 Kopulationen müßten wenigstens einige bemerkt werden. Leider wurde die Kultur IX später von einer Blaualge infiziert, so daß nur elf Pflanzen bis zur Cystenbildung gelangten¹⁾. Vier von ihnen bildeten Gameten und erwiesen sich dabei monözisch.

Im übrigen ist bei beiden Arten die Geschlechtsverteilung genau wie bei zygotischen Pflanzen. Stets liegt +- oder —-Monözie vor, ebenso kann an einem Tage auch nur ein Geschlecht produziert werden.

Beide Arten haben also phänotypische Geschlechtsbestimmung. Trotzdem kommen aber sehr wahrscheinlich auch rein diözische Pflanzen vor (jedenfalls bei *Wettsteinii*, s. o.). Von diesen ist kaum anzunehmen, daß sie etwa genotypisch geschlechtsbestimmt wären, zudem ist phänotypische Geschlechtsbestimmung trotz Getrenntgeschlechtigkeit von anderen Formen bekannt. — Zugleich geht aus diesen Versuchen hervor, daß bereits die Keimzellen von *Acetabularia* die Potenz zur Entfaltung beider Geschlechter besitzen, wie es ja auch von anderen Organismen bekannt ist.

¹⁾ Auch hier war die Cystenbildung meist unvollkommen. Unvollkommene Cystenbildung kommt bei *Wettsteinii* auch bei zygotischen Pflanzen vor, ist also nicht nur eine Eigenschaft der parthenogenetisch entstandenen Pflanzen.

Ob diplo- oder haplophänotypische Geschlechtsbestimmung vorliegt, muß noch offen bleiben. Der Thallus ist zwar, da einkernig, sicher diploid. Die Reduktionsteilung findet nach SCHUSSNIG (1929) in den Cysten statt, doch ist fraglich, ob die Geschlechtsbestimmung vor oder nach der Reduktionsteilung stattfindet.

XII. Kreuzungsversuche zwischen mediterranea Rovigno × Neapel und Wettsteinii × mediterranea.

Die erstgenannte „Kreuzung“ gelingt ohne Schwierigkeit (Tab. 4), dagegen war es nicht möglich, die beiden Arten zu kreuzen; selbst jeder Ansatz zu einer Reaktion blieb aus, obwohl alle möglichen Kombinationen angesetzt wurden (+ - *mediterranea* × + - *Wettsteinii* und — - *Wettsteinii* und umgekehrt).

XIII. Vergleich mit anderen Anschauungen und Objekten.

1. Zur Bewertung der Gruppenbildung. Bei *Acetabularia* gehen aus größeren Gruppen stets mehrere bis viele Zygoten hervor. Solche Gruppen sind auch von anderen isogamen Formen bekannt, z. B. von *Ulva lactuca* (FÖYN 1929), *Tetraspora lubrica* (GEITLER 1931), *Chlamydomonas eugametos* (MOEWUS 1933). Ihnen gegenüber stehen Formen, bei denen sich im Zentrum der Gruppe nur ein Gamet befindet, der von den anderen „angegriffen“ wird. So ist es z. B. bei dem diözischen *Ectocarpus siliculosus* (HARTMANN 1925, 1929 und dieses Heft). Schon der äußere Verlauf der Gruppenbildung und die von vornherein geringere Beweglichkeit der einen Gametensorte ließen es wahrscheinlich erscheinen, daß hier immer dieselbe Gametensorte das Zentrum einer Gruppe bildete. Das bestätigte sich an vitalgefärbten Gameten (HÄMMERLING und BAUER uned.)¹⁾, und zwar waren im Zentrum immer diejenigen Gameten, die schon auf Grund ihrer geringeren Beweglichkeit vor der Kombination als „Weibchen“ angesehen worden waren! Bei *Ectocarpus* ist demnach „Passivität“ streng an das eine Geschlecht gebunden (die Weibchen heften sich bei der Gruppenbildung zudem fest), „Aktivität“ an das andere Geschlecht. Es mochte naheliegen, den *Ectocarpus*-fall zu verallgemeinern, wozu auch HARTMANN zunächst geneigt war. Doch zeigte HARTMANN'S Mitarbeiter FÖYN bereits 1929 (siehe auch dieses Heft), daß bei *Cladophora* die Gruppenbildung trotz äußerlicher Ähnlichkeit mit *Ectocarpus* ganz anders zu bewerten ist. *Cladophora* ist eine haplogenetypisch geschlechtsbestimmte Form. Auch hier kann unter bestimmten Bedingungen ein Gamet Zentrum einer Gruppe sein.

¹⁾ Anm. bei der Korr.: Näheres s. die Arbeit HARTMANN'S in diesem Heft.

Um so bemerkenswerter ist es, daß bei *Cladophora* die Gruppenbildung nicht geschlechtsspezifischer Art ist: es kann nämlich bei geeigneter Versuchsanordnung sowohl ein $+$ -Gamet als auch ein $-$ -Gamet Zentrum der Gruppe sein. Trotzdem gingen spätere Untersucher noch von der Annahme aus, daß Aktivität und Passivität stets spezifische Geschlechtscharaktere seien¹⁾. Wenn dann aber gefunden wurde, daß derselbe Gamet sich erst aktiv, danach aber passiv verhielt, wurde auf einen Geschlechtsumschlag des gleichen Gameten geschlossen. (PASCHER 1931 an *Chlamydomonas paupera*, KÖHLER, KUSANO 1930 an *Synchytrium*). Diese Deutung wäre erst dann zwingend, wenn nachgewiesen wäre, daß nicht Gameten desselben Geschlechts entweder aktiv oder passiv sein könnten. PASCHER fand bei *Chlamydomonas paupera*, daß sich zunächst ein Gamet festheftete und daß sich um ihn viele bewegliche Gameten ansammelten. Er nimmt an, daß es allen diesen Gameten gelingen würde, mit dem zentralen zu verschmelzen, wenn sie an ihn herangelaufen würden. Von den umschwärmenden setzen sich aber in derselben Gruppe mit der Zeit eine Reihe ebenfalls fest, die nun von den restlichen angegriffen werden. Hieraus schließt PASCHER auf einen Geschlechtsumschlag. Es vergeht aber nach PASCHER bei *Chlamydomonas paupera* allgemein eine gewisse Zeit, bis die geschlechtliche Reaktionsfähigkeit sich entwickelt. Bezeichnet man den zentralen Gameten als $+$ -Gameten, so wäre es möglich, daß die späteren Ruhegameten ebenfalls $+$ -Gameten wären, die sich eben erst mit der Zeit festsetzen. Ähnliches könnte auch bei *Synchytrium* vorliegen. Es ist wohl kein Zufall, daß PASCHER diese Möglichkeit gar nicht in Erwägung zieht; denn für ihn ist Aktivität oder Passivität offenbar allgemeiner Ausdruck einer verschiedenen geschlechtlichen Konstitution. Zudem wurden PASCHER's Untersuchungen an Standortmaterial ausgeführt, so daß die Frage der Geschlechtsbestimmung offenbleiben mußte. Nach unveröffentlichten Untersuchungen von MOEWUS²⁾ ist aber *Chlamydomonas paupera* genotypisch getrenntgeschlechtig, wodurch die Möglichkeit einer Geschlechtsumkehr der Gameten ausgeschlossen würde. Auch bei *Acetabularia* könnte man an eine Geschlechtsumkehr denken, wenn eine „angreifende“ Gamete

¹⁾ Auch MAINX meint noch 1933, es wäre inkonsequent, den *Ectocarpus*-Fall heute nicht mehr zu verallgemeinern. Er erkennt dabei aber die historische Situation. Ging doch bereits 1929 aus dem *Cladophora*-Fall hervor, daß der *Ectocarpus*-Fall eben nicht ohne weiteres verallgemeinert werden dürfte.

²⁾ Anm. bei der Korr.: Inzwischen veröff. in: HARTMANN, Beiträge zur Sexualitätstheorie. Sitzgsber. preuß. Akad. d. Wiss. Phys.-math. Klasse 1934, XX.

sich aus einer Gruppe löst und nun ihrerseits von anderen „angefallen“ wird (S. 66). Doch hat sich zeigen lassen, daß es auch bei *Acetabularia* trotz völliger „Isogamie“ und phänotypischer Geschlechtsbestimmung nur zwei Sorten von Gameten mit konstantem Geschlecht gibt.

2. Zur Frage der bipolaren Sexualität. Die Hypothese, daß nicht nur bei oogamen und anisogamen Formen sondern auch bei isogamen Arten zwei und nur zwei Geschlechter ausgebildet werden, ist in den letzten Jahren besonders von HARTMANN vertreten worden. Heute ist sie für ganz verschiedene Arten als richtig erwiesen worden. Es handelt sich dabei zunächst nur um Feststellung eines Sachverhaltes. Wenn aber wahrscheinlich gemacht werden kann, daß dieser Sachverhalt allgemeine Gültigkeit hat, dann muß die Differenzierung in zwei Geschlechter als die Grundlage geschlechtlicher Reaktion von tiefer Bedeutung sein. Eine kausale Erklärung über das Wesen der Sexualität ist damit noch nicht gewonnen, wohl aber ein fruchtbarer Ansatzpunkt zur weiteren Forschung. Wie steht es nun mit den Beweisen für die Richtigkeit der Hypothese? Bei allen oogamen und anisogamen Formen ist eine Hypothese unnötig, denn hier ist bipolare Sexualität eine Tatsache. Schwierig liegen die Verhältnisse erst bei isogamen Formen, bei denen die beiden Geschlechter äußerlich nicht zu unterscheiden sind. Bei isogamen Formen mit genotypischer Geschlechtsbestimmung ist aber bipolare Geschlechtsdifferenzierung (zunächst durch Schüler KNIERS, später durch HARTMANN (1929) und seine Mitarbeiter) experimentell erwiesen worden; die beiden Geschlechter sind hier genotypisch verschieden. Somit blieben nur die isogamen Arten mit phänotypischer Geschlechtsbestimmung übrig. Der eine Weg, auch hier das Vorhandensein von nur zwei Geschlechtern nachzuweisen, war, typische Verschiedenheiten im Verhalten der reagierenden Gameten aufzufinden. Er führte bei dem getrenntgeschlechtigen *Ectocarpus* von Neapel zum Erfolg¹⁾. Hier liegt die bipolare Sexualität zudem schon durch die Tatsache der Getrenntgeschlechtigkeit zutage. Er mußte aber versagen, wenn sich bei gemischtgeschlechtigen Arten kein Unterschied im Verhalten der miteinander reagierenden Gameten finden ließ. *Acetabularia* ist eine solche Form. Um so wichtiger muß es erscheinen, daß bei beiden untersuchten Arten die Restgametenkreuzungen, die Kreuzungen „diözischer Pflanzen“, sowie unmittelbare Beobachtungen und vor allem die Diözie der einzelnen Cysten zu dem Schluß führen,

¹⁾ Zur Frage der phänotypischen Geschlechtsbestimmung von *Ectocarpus* siehe die Arbeit HARTMANN's in diesem Hefte.

daß wiederum nur zwei Geschlechter ausgebildet werden. Wenn die einzelne Cyste diözisch ist und Gameten beider Geschlechter im verschiedenen Mengenverhältnis gebildet werden, dann müssen die Verhältnisse herauskommen, wie sie bei den Restgameten vorliegen. Durch die Methode der Restgametenkreuzungen hat sich auch bei anderen Arten bipolare Sexualität nachweisen lassen, so bei *Hydrodictyon* (M. ROSENBERG, unveröff., s. HARTMANN 1932) und bei *Stephanosphaera* und *Protosiphon* (MOEWUS 1933). MOEWUS gelang es sogar noch über dieses Ergebnis hinaus, zwei Sorten von Geschlechtsstoffen nachzuweisen, die von derselben Wirkungsart wie bei der haplogenotypisch geschlechtsbestimmten *Chlamydomonas eugametos* sind! Demnach hat sich bei allen genau untersuchbaren Arten eine strenge Trennung in zwei und nur zwei Geschlechter nachweisen lassen, bei keiner Art dagegen hat sich experimentell auch nur wahrscheinlich machen lassen, daß keine bipolare Sexualität vorliegt. Die oben schon besprochenen Fälle von *Synchytrium* und *Chlamydomonas paupera*, die in diesem Sinne ausgewertet worden sind (KUSANO (1930), KÖHLER (1930), PASCHER (1931), MAINX (1933)), sind nicht exakt analysiert und für *Chlamydomonas paupera* sogar als falsch interpretiert zu betrachten. Das Verhalten des gemischtgeschlechtigen, isogamen *Hydrodictyon* ist ebenfalls als gegen bipolare Sexualität sprechend ausgewertet worden (MAINX 1929); jedoch hat MAINX damit keine Restgametenkreuzungen ausgeführt, die, wie eben schon erwähnt, in Versuchen M. ROSENBERG's den experimentellen Nachweis der Ausbildung von nur zwei Geschlechtern erbrachten. Dagegen muß zugegeben werden, daß bei den tetrapolaren Pilzen bisher noch kein sicherer Nachweis gelungen ist, daß auch hier bipolare Sexualität von der normalen Art vorliegt. Ebenso wenig ist aber das Gegenteil bewiesen worden und die neuesten Befunde von BAUCH, QUINTANILLA u. a. lassen es sogar als wahrscheinlich erscheinen, daß das eine Faktorenpaar kein Geschlechtsfaktorenpaar sondern ein Sterilitätsfaktorenpaar ist. (Der Versuch HARTMANN's (1925), bipolare Sexualität mit der Hilfsannahme relativer Sexualität wahrscheinlich zu machen, ist heute zugunsten dieser Auffassung aufgegeben.)

Bei dieser Sachlage ist es wohl nicht mehr gewagt, die Annahme zu machen, daß auch bei den bisher nicht untersuchten isogamen Formen bipolare Sexualität vorliegt, daß diese Hypothese also allgemeine Gültigkeit hat. Gegenüber den gleich zu besprechenden Einwänden von MAINX, der u. a. der Hypothese den Vorwurf des deduktiven Charakters macht, muß hervorgehoben werden, daß bei dieser Betrachtungsweise im wesentlichen nach induktivem Verfahren

vorgegangen wird. Aus n Fällen wird auf $n + 1$ usw. geschlossen. Der jeweilig $n + 1$. Fall hat sich nun, wenn die betreffende Art wirklich analysierbar war, immer wieder als Fall bipolarer Sexualität erweisen lassen. Damit ist aber in der Gegenwart der hypothetische Schluß auf $n + x$ umso mehr gestattet. Trotzdem hat die Hypothese einer allgemeinen Bipolarität des Geschlechtes noch nicht überall Anerkennung gefunden. Von den Vertretern der gegenteiligen Anschauung hat sich MAINX (1933) am ausführlichsten geäußert. Dieser Richtung gegenüber kann zugegeben werden, daß denkbar ist, daß sich unter den nicht untersuchten isogamen Arten vielleicht auch nicht bipolare Arten befinden; aber von Jahr zu Jahr wird es unwahrscheinlicher, daß solche Formen wirklich vorkommen. Bisher liegt kein begründeter Anlaß zu dieser Annahme vor. Die bekannten Befunde, auf die sich MAINX stützt, sind die schon besprochenen *Hydrodictyon*, *Chlamydomonas paupera*, *Synchytrium* und die tetrapolaren Pilze, aus denen kein Gegenbeweis gegen die Allgemeingültigkeit einer bipolaren Geschlechtsdifferenzierung abgeleitet werden kann. MAINX geht aber noch einen Schritt weiter und versucht, auch die klaren Versuchsergebnisse von MOEWUS (1933) in seinem Sinne zu deuten: er nimmt an, „daß prinzipiell auch innerhalb der beiden Gametensorten Kopulation möglich wäre, aber praktisch niemals zustande kommt, da die zur Verschmelzung nötige gegenseitige Anlockung fehlt“ (S. 61). Es gibt aber kein experimentelles Ergebnis, durch das eine solche Annahme gestützt werden könnte. Die Anlockung fehlt in der Tat, aber wie MOEWUS zunächst an der haplogentypisch geschlechtsbestimmten *Chlamydomonas eugametos* gezeigt hat, deshalb, weil nur Gameten verschiedenen Geschlechtes anlockende Stoffe ausscheiden. Bei den Restgameten der gemischtgeschlechtigen phänotypisch geschlechtsbestimmten *Stephanosphaera* und *Protosiphon* fehlt unter den Restgameten die Anlockung ebenfalls nur deshalb, weil es Gameten des gleichen Geschlechtes sind. Dieser Schluß scheint mir zwingend zu sein. Und die Befunde an *Acetabularia* lassen ebenfalls nur den Schluß zu, daß die Restgameten deshalb nicht untereinander kopulieren, weil sie es prinzipiell nicht können.

Zusammenfassung.

Die einzelne Cyste ist diözisch. Es gibt Cysten, die $+$ -Gameten und solche, die $-$ -Gameten produzieren. Die Geschlechtsbestimmung erfolgt frühzeitig (vor dem ersten Schlüpfen). Meist (bei *mediterranea* immer) schlüpfen nicht alle Cysten auf einmal. Schlüpfen zufällig

nur + - oder und —-Cysten, so wird an dem betreffenden Tage nur ein Geschlecht entlassen, schlüpfen beide Sorten Cysten, so liegt an dem betreffenden Tage Gemischtgeschlechtigkeit vor. + - und —-Gameten werden aber niemals in genau gleichen Mengen gebildet, so daß bei einer Pflanze entweder die eine Sorte oder die andere stets im Überschuß bleibt. Kreuzungen mit diesen Restgameten ergeben ein Zweierschema (ebenso Kreuzungen mit Pflanzen, die an einem Tage nur Gameten eines Geschlechtes gebildet hatten). Die meisten Pflanzen bilden + - und —-Cysten aus, sind also gemischtgeschlechtig, einige dürften aber auch rein diözisch sein. Es liegt bei beiden Arten phänotypische Geschlechtsbestimmung vor. Kreuzungen *Wettsteinii* \times *mediterranea* gelingen nicht, dagegen normal zwischen *mediterranea* aus Rovigno und Neapel.

Literaturverzeichnis.

- DE BARY, A. u. STRASBURGER (1877): *Acetabularia mediterranea*. Bot. Zeitg. Bd. 35.
- BAUCH, R. (1930): Über multipolare Sexualität bei *Ustilago longissima*. Arch. f. Protistenk. Bd. 70.
- CORRENS, C. (1934): Geschlechtsbestimmung und -verteilung bei Pflanzen. Handwörterbuch d. Naturwiss. 2. Aufl. Bd. 4.
- CZURDA, V. (1933): Über einige Grundbegriffe der Sexualitätstheorie. Beih. z. bot. Zentralbl. I. Abt. Bd. 50.
- FÖYN, B. (1929): Untersuchungen über die Sexualität und Entwicklung von Algen. IV. Vorläufige Mitteilung über die Sexualität und den Generationswechsel von *Cladophora* und *Ulva*. Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. 47.
- (1934): Lebenszyklus, Cytologie und Sexualität der Chlorophyceen *Cladophora Suhriana*. Arch. f. Protistenk. Bd. 83.
- GEITLER, L. (1931): Untersuchungen über das sexuelle Verhalten von *Tetraspora lubrica*. Biol. Zentralbl. Bd. 51.
- HÄMMERLING, J. (1931 u. 1932): Entwicklung und Formbildungsvermögen von *Acetabularia mediterranea*. I u. II. Biol. Zentralbl. Bd. 51 u. 52.
- (1934): Über formbildende Substanzen bei *Acetabularia mediterranea*, ihre räumliche und zeitliche Verteilung und ihre Herkunft. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 131.
- HARTMANN, M. (1925): Über relative Sexualität bei *Ectocarpus siliculosus*. Naturwiss. Bd. 13.
- (1929): Untersuchungen über die Sexualität und Entwicklung von Algen. III. Über die Sexualität und den Generationswechsel von *Chaetomorpha* und *Enteromorpha*. Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. 47.
- (1929): Verteilung, Bestimmung und Vererbung des Geschlechtes bei den Protisten und Thallophyten. Handb. d. Vererbungswissenschaft Bd. 2.
- (1931): Relative Sexualität und ihre Bedeutung für eine allgemeine Sexualitäts- und eine allgemeine Befruchtungstheorie. Naturwiss. Bd. 19.

- HARTMANN, M. (1932): Neue Ergebnisse zum Befruchtungs- und Sexualitätsproblem. Naturwiss. Bd. 20.
- (1934): Untersuchungen über die Sexualität von *Ectocarpus*. Arch. f. Protistenk. Bd. 83.
- JOLLOS, V. (1926): Untersuchungen über die Sexualitätsverhältnisse von *Dasycladus clavaeformis*. Biol. Zentralbl. Bd. 46.
- KÖHLER, A. (1930—1931): Beobachtungen an Zoosporenaufschwemmungen von *Synchytrium endobioticum*. Zentralbl. f. Bakt. II. Bd. 82.
- KUSANO, SH. (1930): The life history and physiology of *Synchytrium fulgens* (SCHROET.) with special reference to its sexuality. Japan. Journ. Bot. Vol. 12.
- MAINX, F. (1931): Gametenkopulation und Zygotenkeimung bei *Hydrodictyon reticulatum*. Arch. f. Protistenk. Bd. 75.
- (1933): Die Sexualität als Problem der Genetik. Jena.
- MOEWUS, F. (1933): Untersuchungen über die Sexualität und Entwicklung von Chlorophyceen. Arch. f. Protistenk. Bd. 80.
- OLTMANN, F. (1922): Morphologie und Biologie der Algen. Bd. 1. Jena.
- PASCHER, A. (1931): Über Gruppenbildung und „Geschlechtswechsel“ bei den Gameten einer Chlamydomonadine (*Chlamydomonas paupera*). Jahrb. wiss. Bot. Bd. 75.
- QUINTANILLA (1933): Le problème de la sexualité chez les champignons. Boletim da Soc. Broteriana, Coimbra 8 2. Ser.
- SCHREIBER, E. (1927): Die Reinkultur von marinem Phytoplankton und deren Bedeutung für die Erforschung der Produktionsfähigkeit des Meerwassers. Wiss. Meeresunters. N. F. Abt. Helgoland 16, 10. Abh.
- SCHUSSNIG, B. (1929): Phykologische Beiträge. III. *Acetabularia Wettsteinii* n. sp., im Mittelmeer. Österr. Bot. Zeitschr. Bd. 79.
-

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1934

Band/Volume: [83_1934](#)

Autor(en)/Author(s): Hämmerling J.

Artikel/Article: [Über die Geschlechtsverhältnisse von *Acetabularia mediterranea* und *Acetabularia Wettsteinii*. 57-97](#)