

Die Entwicklung der Sporangien bei den Saprolegnieen.

Ein Beitrag zur Kenntniss der freien Zellbildung.

Von

W. Rothert in Strassburg i./Els.

Hierzu Tafel X.

Verzeichniss der zu citirenden Arbeiten.

1. DE BARY: Beitrag zur Kenntniss der *Achlya proliferata* (Bot. Ztg., 1852, pag. 473—479, 489—496, 505—511).
2. " " Einige neue *Saprolegnieen* (Pringsh. Jahrb., Bd. II., pag. 169 bis 192, besonders pag. 170—175).
3. " " Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pilze, von A. DE BARY und M. WORONIN. 4. Reihe. Untersuchungen über die *Peronosporeen* und *Saprolegnieen* und die Grundlagen eines natürlichen Systems der Pilze. (Separatabdruck aus Abhandl. d. Senckenb. naturf. Gesellsch., Bd XII., 1881.) Kapitel 7, 9, 15.
4. " " Zu PRINGSHEIMS Neuen Beobachtungen über den Befruchtungsakt der Gattungen *Achlya* und *Saprolegnia*. (Bot. Ztg. 1883, pag. 38—46, 44—60.)
5. " " Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze etc. 1884, pag. 79—80, 87—88.
6. BRAUN, ALEX: Betrachtungen über die Erscheinung der Verjüngung etc., 1849—1850, pag. 197—199, 286—289.
7. BÜSGEN: Die Entwicklung der Phycomyceten-Sporangien. Inaug. Dissert. (Separatabdruck aus Pringsh. Jahrb., Bd. XIII, 1882.)
8. CORNU: Causes qui déterminent la mise en liberté des corps agiles (zoospores, anthérozoïdes) chez les végétaux inférieurs. (Comptes rendus, 5. Nov. 1877.)
9. LEITGEB: Neue *Saprolegnieen* (Pringsh. Jahrb., Bd. VII., pag. 357—389.
10. MARSHALL WARD: Observations in *Saprolegnieae*. (Quart. Journ. Micr. Sc., new ser., vol. XXIII, pag. 271—290.)
11. PFEFFER: Pflanzenphysiologie, Bd. II., pag. 398.

12. PFEFFER: Locomotorische Richtungsbewegungen durch chemische Reize. (Untersuchungen aus dem botanischen Institut zu Tübingen. Bd. I, Heft III, 1884, pag. 363—483. Besonders Kapitel X und XI, pag. 449—468.)
13. PRINGSHEIM: Die Entwicklungsgeschichte der *Achlya prolifera*. (Nova Acta Acad. C.-L. C., vol. XXIII, pars 1, 1851, pag. 397 bis 460. Besonders pag. 400—409.)
14. : Ueber Cellulinkörner, eine Modification der Cellulose in Körnerform. (Berichte d. d. bot. Gesellsch., Bd. I, 1883, pag. 288 bis 308.)
15. SCHMITZ: Ueber die Zellkerne der Thallophyten. (Separatabdruck aus Sitzungsber. d. niederrh. Gesellsch. f. Natur- und Heilkunde in Bonn, 4. August 1879.)
- 16, 17. STRASBURGER: Zellbildung und Zelltheilung. 1. Auflage, 1875, pag. 101—102, 158—160, 161; 2. Auflage, 1876, pag. 103 bis 104, 168—170, 171—172. (Darstellung in beiden Auflagen übereinstimmend.)
18. : Zellbildung und Zelltheilung. 3. Auflage, 1880, pag. 56—59, 61, 220.
19. THURET: Recherches sur les zoospores des algues. (Ann. d. sc. nat., Botan., sér. III t. 14, 1850, pag. 214—260.)
20. UNGER: Einiges zur Lebensgeschichte der *Achlya prolifera*. (Linnaea, 1843, pag. 129—152.)
21. WALZ: Ueber die Entleerung der Zoosporangien. (Bot. Ztg. 1870, pag. 689—691, 703—707.)

Historisches. Gang der Untersuchung.

Die Sporangien der *Saprolegnien* haben schon früh die Aufmerksamkeit der Botaniker auf sich gezogen; von den vierziger Jahren an haben Forscher wie UNGER, AL. BRAUN, PRINGSHEIM, DE BARY u. a. sie zum Gegenstande ihrer Untersuchungen gemacht. Die Arbeiten derselben sind, wenn sie auch einander mehrfach widersprechen, auch jetzt noch von bedeutendem, mehr als historischem Werth, denn manches ist in ihnen richtiger dargestellt, als in den späteren Arbeiten¹⁾. Sie befassen sich aber meist nicht oder nur wenig mit den feineren Details der Sporendifferenzirung: jenen älteren Forschern kam es nämlich wesentlich nur darauf an, den Entwicklungsgang der *Saprolegnien* kennen zu lernen.

Aber auch vom Standpunkt der Zellenbildungslehre bieten die *Saprolegnien*-Sporangien ein hervorragendes Interesse dar, da sie ein exquisit

¹⁾ Eine eingehende und, wie ich mich überzeugt habe, vollständige Zusammenfassung dieser älteren Literatur findet sich in BÜSGEN'S Dissertation (7, pag. 2—7); ich kann hier den Leser um so eher darauf verweisen, als ich im Verlaufe meiner Abhandlung mehrfach näher auf die Literatur einzugehen haben werde.

günstiges Object sind, um die freie Zellbildung an lebendem Material direct zu beobachten und die Details des Vorganges zu verfolgen. Von diesem Gesichtspunkt aus haben in neuerer Zeit STRASBURGER (16 und 17, zuletzt 18) und BÜSGEN (7) dieselben von neuem der Untersuchung unterworfen, die Resultate der Vorgänger zum Theil bestätigend und manche neue Beobachtungen hinzufügend. Seitdem hat sich nur noch MARSHALL WARD (10) mit diesem Gegenstande beschäftigt, aber abgesehen von der viel geringeren Genauigkeit der Darstellung, weichen seine Resultate nicht von denjenigen BÜSGEN'S ab. Auch die Darstellung in dem letzten Werke DE BARY'S (5, pag. 79—80) fusst auf der Arbeit BÜSGEN'S. Die Arbeiten STRASBURGER'S (und zwar die Darstellung in der dritten Auflage seines Werkes, die sich von derjenigen in den beiden ersten wesentlich unterscheidet) und BÜSGEN'S repräsentiren somit den gegenwärtigen Stand unserer Kenntnisse in der vorliegenden Frage und seien daher ihre wesentlichen Resultate hier kurz angeführt.

In dem Sporangium von *Saprolegnia* nimmt das Protoplasma nach STRASBURGER allmählig eine netzförmige Struktur an und wird alsbald durch Zellplatten, die aus unregelmässig angeordneten, ungleich grossen Körnern bestehen, in annähernd gleiche Portionen gesondert; es sind das dieselben Körner, die vorher gleichmässig im Plasma vertheilt waren. Die Zellplatten quellen alsdann zu einer farblosen Zwischensubstanz auf, die zunächst schmale, dann breitere Streifen bildet. Damit ist die Differenzirung der Sporen vollendet. Sie runden sich nunmehr ab, beginnen sich gegeneinander zu bewegen und schwärmen bald darauf aus, nachdem durch Quellung und schliessliche Lösung eines Membranstückes am Scheitel des Sporangiums eine Oeffnung sich gebildet hat.

Diese kurzen Angaben STRASBURGER'S werden von BÜSGEN in ausführlicherer Darstellung für eine grössere Zahl von *Saprolegnien* im wesentlichen bestätigt, bis auf die je nach der Gattung wechselnde Art und Weise der Entleerung; nur *Aphanomyces* verhält sich nach beiden Forschern abweichend. — BÜSGEN fügt aber ferner, ausser einigen Details, eine wichtige, für alle von ihm untersuchten *Saprolegnien* giltige Beobachtung hinzu: in einem gewissen Zeitpunkt nämlich quellen die schon völlig getrennten Sporen plötzlich auf und verschmelzen mit einander, so dass das Sporangium nunmehr ganz von Protoplasma ausgefüllt wird, welches feinkörniger und durchsichtiger als früher geworden ist („homogener Zustand“); alsbald treten wechselnde kleine Vacuolen auf, die nach kurzer Zeit schwinden. Dann wird das Protoplasma abermals in Sporen getheilt und zwar ganz in derselben Weise wie das erste mal. Die Zellplatten oder „Körnerlinien“, wie B. sie nennt, treten an den Orten der früheren Trennungslinien auf, aber meist nicht alle auf einmal, sondern das Protoplasma wird zuerst in grössere Portionen zerlegt, die sich dann weiter theilen. — Es findet somit nach BÜSGEN eine zweimalige Differenzirung der Sporen statt, eine vorläufige und eine definitive.

Hiermit schien nun die Frage endgültig gelöst zu sein. Als ich indessen gelegentlich einer Untersuchung von *Saprolegnia Thureti* auch die Entwicklung einiger Sporangien verfolgte, fiel es mir auf, dass diese Species sich nicht ganz conform den mitgetheilten Angaben BÜSGEN'S verhielt. Zu der Zeit nämlich, wo der „homogene Zustand“ zu erwarten gewesen wäre, quollen die Sporen zwar beträchtlich und bis zur gegenseitigen Berührung auf, blieben aber durch scharfe Trennungslinien von einander abgegrenzt. Auch bemerkte ich, dass die Sporen vor dem Anquellen nicht isolirt sind, vielmehr durch einen zarten, das ganze Sporangium auskleidenden Wandbeleg mit einander zusammenhängen. Durch die Feststellung dieser letzteren Thatsache war die Richtigkeit der Beschreibung, welche STRASBURGER und BÜSGEN übereinstimmend von den Vorgängen der (nach BÜSGEN vorläufigen) Sporendifferenzirung geben, in Frage gestellt und die Nothwendigkeit gegeben, die ganze Sporangienentwicklung von Anfang an bis zu Ende einer genauen Nachuntersuchung zu unterziehen. Ich beobachtete zu diesem Zwecke eine grosse Anzahl — reichlich mehrere Hundert — Sporangien von *Saprolegnia Thureti*, von verschiedenster Grösse und Gestalt; und da sich hierbei nicht nur meine ersten Beobachtungen bestätigten, sondern auch einige fernere neue Thatsachen aufgefunden wurden, so sah ich mich veranlasst, die Untersuchung auch auf andere Saprolegnieen auszudehnen. Es wurden folgende Arten — mit im wesentlichen gleichem Resultat — mehr oder weniger eingehend untersucht: *Saprolegnia Thureti*, *S. monoica*, *S. monilifera*, zwei nicht bestimmte *Saprolegnia*-Arten, *Achlya polyandra*, *Dictyuchus clavatus*. Letztere Art ist bei BÜSGEN (7, pag. 9—13) beschrieben; *S. Thureti*, *S. monoica* und *A. polyandra* sind hier in der Fassung verstanden, welche DE BARY (3, pag. 49—50, 100—104) diesen Species gegeben hat; *S. monilifera* ist von DE BARY (4, pag. 56) zwar bereits genannt, aber noch nicht beschrieben worden, da indessen diese Species in der vorliegenden Arbeit nur eine sehr unbedeutende Rolle spielt, so halte ich es für überflüssig, hier einer Beschreibung derselben durch ihren Autor vorzugreifen.

An die Erforschung der Sporangienentwicklung schloss sich eine vergleichsweise Untersuchung der Oogonienentwicklung, sowie eine Reihe von Versuchen behufs Feststellung der Ursachen der Entleerung der Zoosporen aus dem Sporangium, die jedoch zu einer völligen Aufklärung der Frage nicht führten.

Cultivirt wurden die *Saprolegnieen* auf Mehlwürmern (Larven von *Tenebrio molitor*), die auf der Oberfläche ausgekochten Wassers schwammen. Von diesen aus wurden Stücke von Fliegenbeinen inficirt und direct im Hängetropfen zur Untersuchung verwandt. Die in solchen Fliegenbeinculturen gebildeten Sporangien bleiben jedoch meist klein und erreichen nie die Dimensionen derjenigen, welche in den Mehlwurmculturen entstehen. Um auch diese in bequemer Weise untersuchen zu können, verfuhr ich folgendermaassen. Es wurden einzelne ausgewählte Sporangien, meist aber ganze Rasenstücke nahe am Substrat abgeschnitten, auf ein Deckglas vorsichtig

übertragen und hier in einem möglichst flachen Hängetropfen ausgebreitet, so dass das ganze Material auch für starke Systeme ¹⁾ zugänglich war. Es stellte sich heraus, dass bereits abgegrenzte Sporangien von dem Durchschneiden des Tragfadens nicht im geringsten afficirt wurden, vielmehr sich durchaus normal und ungestört weiter entwickelten. Ueberdies schliessen sich die durchschnittenen Fäden alsbald wieder, wachsen weiter und bilden neue Sporangien, so lange bis fast das gesammte Protoplasma des abgeschnittenen Materials in Zoosporen übergeführt ist. Es ist somit das Abschneiden geradezu ein Mittel, um künstlich eine ausserordentlich reichliche Sporangienbildung zu erzielen; ein grösseres abgeschnittenes Rasenstück kann, geeignet aufbewahrt, mehrere Tage hindurch Material zu ununterbrochener Untersuchung liefern. Man erhält so in demselben Präparat Sporangien von sehr verschiedener Grösse und Beschaffenheit, die aber vollkommen normal sich entwickeln; nur sind sie, besonders die später gebildeten, häufig ungewöhnlich protoplasmaarm, dadurch aber gerade sehr günstig, weil solche einen besonders klaren Einblick in manche sonst schwer wahrnehmbare Details gestatten. Es ist also das abgeschnittene Material, wo verwendbar, den Fliegenbeinculturen in mancher Hinsicht bedeutend vorzuziehen und ich habe, als ich das einmal bemerkt hatte, vorwiegend mit demselben gearbeitet.

Die vorstehende Arbeit wurde vom December 1885 bis Juni 1886 im botanischen Institut zu Strassburg ausgeführt. Ich ergreife mit Freuden die Gelegenheit, um dem Leiter desselben und meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. DE BARY, der mich vielfach mit seinem werthvollen Rath unterstützte und mich mit Material und Literatur in der liebenswürdigsten Weise versah, an dieser Stelle meinen wärmsten Dank auszusprechen.

Diese Arbeit erschien in polnischer Sprache in „Rozprawy i Sprawozdania Akademii Umiejętności, Wyzd. mat.-przycz., t. XVII pag. 1, 1887“ (Verhandlungen und Berichte der Krakauer Akademie der Wissenschaften, math.-naturw. Klasse). Die vorstehende deutsche Ausgabe ist ausser einigen kleineren Veränderungen und Zusätzen, um den Anfang des III. Kapitels sowie um einen Nachtrag vermehrt worden.

Kapitel I.

Saprolegnia Thureti, *S. spec.* ¹²⁾ und *S. monoica*.

Die Untersuchung dieser drei Arten, von denen allen sehr zahlreiche Sporangien zur Beobachtung gelangten, bildet gewissermaassen den Grundstock der vorliegenden Arbeit. Sie verhalten sich in Bezug auf den Bau

¹⁾ Ich beobachtete durchgängig mit Wasserimmersion VII und Ocular 0 von Seibert, also bei einer als 460-fach angegebenen Vergrösserung.

²⁾ Mit dem Namen *Saprolegnia spec.* 1 bezeichne ich hier eine Form, die auf Fischeiern aus dem Schwarzwald aufgetreten war und die, obgleich völlig parasiten-

und die Entwicklung der Sporangien dermaßen gleich, dass sie hier zusammen abgehandelt werden können; die wenigen Differenzen sind nur graduell.

Die Bildung eines Sporangiums wird dadurch eingeleitet, dass ein gewöhnlicher Faden sein Spitzenwachstum verlangsamt und schliesslich einstellt, während die überwiegende nach der Spitze gerichtete Plasmaströmung in vielleicht verstärktem Masse fort dauert, was zu einer beträchtlichen Ansammlung dichten Protoplasma's in dem, gewöhnlich schwach keulenförmig anschwellenden Fadenende führt. Wenn letzteres schon zur baldigen Abgrenzung als Sporangium bereit zu sein scheint, sieht man fortwährend noch reichliches Protoplasma in zahlreichen Strömchen demselben zueilen und darin aufgehen; dies dauert ununterbrochen so lange, bis das Auftreten der Hyaloplasmascheibe (siehe unten) den Zutritt abschneidet. Auch das im Fadenende angesammelte Protoplasma ist noch in fortwährender, wenn auch langsamer Bewegung begriffen und erfährt zuweilen sehr beträchtliche Umlagerungen. So sah ich in Fadenenden, die vollständig mit Plasma ausgefüllt waren, dieses sich derart umlagern, dass es nur mehr einen dicken Wandbeleg bildete, einen schmalen centralen Hohlraum freilassend — und dass es sich dafür auf eine längere Strecke nach unten hin ausbreitete; und umgekehrt. — An ihrer Basis geht die Protoplasmaansammlung zunächst ganz allmählig in den dünnen Wandbeleg des Tragfadens über; später zieht sich hier das Protoplasma mehr zurück, der Uebergang wird ein plötzlicher, die Grenze zwischen dem für das Sporangium bestimmten Protoplasma und dem Wandbeleg des Tragfadens wird sehr deutlich (vgl. Fig. 1a und besonders 1b).

Nun steht die Querwandbildung nahe bevor. Plötzlich beginnt die dichte Plasmaansammlung an ihrer Basis eine matte hyaline Substanz auszuschleiden (dieselbe besteht, wie noch gezeigt werden soll, aus Hyaloplasma), welche in dünner Schicht die Membran unmittelbar unter der dichten Plasmaansammlung auskleidet, hier den gewöhnlichen Plasmawandbeleg verdrängend und ver-tretend. In dem Masse als ihre Ausscheidung fort dauert, breitet sich diese Substanz sehr schnell eine kurze (Fig. 1b.) oder längere Strecke weit entlang der Membran nach der Basis des Fadens zu aus. Schliesslich hört die Ausbreitung auf, an dem unteren Endpunkt derselben staut sich das immer noch hinzuströmende Hyaloplasma und sammelt sich hier zunächst in Form eines Ringwulstes an (Fig. 1b., p.), welcher an seinem freien Rande fortwächst und zuletzt in der Axe des Fadens zu einer continuirlichen Querscheibe zusammenschliesst, die feinen in longitudinaler Richtung das Zelllumen durchsetzenden Plasmaströmchen durchschneidend (Fig. 1c., p.). Die fertige Hyaloplasmascheibe ist nach dem Tragfaden zu scharf abgesetzt und von einer

frei und obgleich ich sie über ein halbes Jahr zu den verschiedensten Jahreszeiten und unter den verschiedensten Bedingungen cultivirt habe, nicht zur Oogonienbildung gebracht werden konnte. Hiervon abgesehen, verhält sie sich besonders der *Saprolegnia monoica* so ähnlich, dass sie möglicherweise mit ihr identisch ist. Doch könnte sie auch eine selbständige, völlig oogonienlose Form sein, etwa wie *Leptomitus lacteus*.

ebenen Fläche begrenzt; nach dem Sporangium zu ist sie unregelmässig begrenzt und weniger scharf abgesetzt, an ihrer Peripherie geht sie allmählig in das dichte körnige Protoplasma des Sporangiums über; von dieser Seite her wird ihre Substanz noch eine Zeitlang vermehrt und die Scheibe kann zuletzt dicker werden als der Faden an der betreffenden Stelle breit ist. — Der ganze Vorgang findet sehr rapide statt und dauert höchstens wenige Secunden.

Nicht lange (wohl $\frac{1}{2}$ Minute) darauf tritt an der Basis der Hyaloplasmascheibe simultan die Querwand auf, anfangs sehr verwaschen, bald aber scharf conturirt (Fig. 1c., q). — In günstigen Fällen konnte ich noch folgendes Detail beobachten: Bald nach der Bildung der Hyaloplasmascheibe nimmt eine ziemlich breite basale Zone derselben etwas stärkere Lichtbrechung an; diese Zone wird immer schmaler und glänzender, sie hebt sich immer schärfer gegen das übrige Hyaloplasma ab, und sie ist es, die sich schliesslich zu der Querwand verdichtet. Daraus erklärt sich auch, warum die Querwand zunächst nicht scharf contourirt ist. Die Möglichkeit der Bildung der Membran aus einer aus Körnern bestehenden Zellplatte¹⁾ ist hier jedenfalls völlig ausgeschlossen.

Noch verdient folgender Umstand Beachtung. An der Basis des künftigen Sporangiums häuft sich eine auffallend grosse Menge von Cellulinkörnern²⁾ an (c, Fig. 1a). Von dem Hyaloplasmaring werden dieselben in zwei Gruppen getheilt (Fig. 1b), deren eine in dem Tragfaden verbleibt, deren andere dem Sporangium zufällt. Während nun die erstere unverändert an Ort und Stelle bleibt, konnte ich von der anderen nach Fertigstellung der Hyaloplasmascheibe nichts mehr wahrnehmen (Fig. 1c); was aus ihnen wird, gelang mir nicht zu entscheiden. Möglich dass sie in das dichte Protoplasma des Sporangiums aufgenommen und dadurch der Wahrnehmung entrickt werden. Mir erscheint aber die andere Annahme durchaus nicht unwahrscheinlich (sie wird auch durch einen unten mitzutheilenden Fall gestützt), dass die Cellulinkörner von dem Hyaloplasma aufgenommen und hier aufgelöst werden, dass aus ihnen jene lichtbrechende Substanz und somit indirect die Querwand hervorgeht. Die Cellulinkörner sind ja eine besonders leicht lösliche Modification der Cellulose (sie lösen sich momentan in mässig concentrirter Schwefelsäure und in Chlorzinkjod, welche Agentien gewöhnliche Cellulose nur langsam resp. gar nicht angreifen), — ihre momentane Lösung in dem Hyaloplasma hätte somit nichts auffallendes. Andererseits liegt es a priori nahe zu vermuthen, dass die Cellulinkörner in Beziehung zu der Membranbildung stehen und diese Vermuthung wird gestützt durch das Verhalten der grossen Cellulinkörner bei *Leptomitus*, wo sie, sich in die Stricturen einzwängend, dieselben verschliessen, und wo sie insbesondere, nach der Angabe PRINGSHEIM'S (14, pag. 303), in der nämlichen Weise die

1) STRASBURGER, 16, pag. 101—102 und 17, pag. 103—104.

2) Vgl. über dieselben PRINGSHEIM (14).

Sporangien abgrenzen. — Um aber auf den vorliegenden Fall zurückzukommen, so müssen die Cellulinkörner im Sporangium, sowohl die eben besprochenen, als auch die schon früher zusammen mit dem Protoplasma eingewanderten, jedenfalls entweder aufgelöst werden oder in sehr kleine Stückchen zerfallen, denn in späteren Entwicklungsstadien der Sporangien sind sicher keine als solche erkennbare Cellulinkörner in deren Inhalt vorhanden.

Die oben gegebene Schilderung der Bildung der Hyaloplasmascheibe gilt für diejenigen Sporangien, deren Protoplasma einen Wandbeleg bildet und ein axiles Lumen freilässt. Bei den ganz mit Protoplasma erfüllten Sporangien hingegen haben wir drei Fälle zu unterscheiden.

1. Die Ausscheidung des Hyaloplasmas und alles übrige geschieht ebenfalls ganz in der oben beschriebenen Weise; es bildet sich also eine zellafterfüllte Vacuole zwischen der Hyaloplasmascheibe und dem Protoplasma des Sporangiums.

2. Das Hyaloplasma wird simultan an der ganzen basalen Fläche des Protoplasmas ausgeschieden. Es bildet sich also keine Vacuole und wir haben es nicht mit einer Hyaloplasmascheibe zu thun, sondern mit einer Hyaloplasmaschicht, die in ihrer ganzen Ausdehnung unmittelbar mit dem körnigen Protoplasma des Sporangiums zusammenhängt und in dieses übergeht. Der eine Theil der Cellulinkörneranhäufung wird von dem Hyaloplasma während dessen Ausscheidung direct aufgenommen, umhüllt und aufgelöst, wie ich in diesem Fall unmittelbar beobachten konnte. — Dieser Modus scheint bei ganz gefüllten Sporangien der häufigste zu sein.

3. Das Hyaloplasma wird ebenfalls simultan ausgeschieden, aber noch innerhalb der dichten Plasmaanhäufung, sodass eine basale Portion der letzteren ausserhalb des Sporangiums bleibt und dem Tragfaden zufällt. Die feineren Details sind in diesem für die Beobachtung ungünstigsten Falle nicht zu verfolgen. Cellulinkörner werden hierbei nicht aufgenommen; wenn also die Querwand indirect aus Cellulinkörnern hervorgeht, so müssen in diesem Falle früher eingewanderte, schon in der dichten Protoplasmaansammlung enthaltene zu der Bildung derselben verbraucht werden.

Die während der Querwandbildung stattfindende Verkürzung des ganzen Fadens kann erst weiter unten besprochen werden.

Die früheren Beobachter machen meist gar keine Angaben über die Details der Querwandbildung. Nur STRASBURGER giebt eine kurze Schilderung des Vorganges (16, pag. 101—103; 17, pag. 103—104; 18, pag. 220); seine letzte Darstellung stimmt im wesentlichen gut mit der vorliegenden überein.

Mit der Bildung der Querwand ist das Sporangium als solches constituirt. Betrachten wir zunächst seinen Bau in diesem Stadium. Die gewöhnlichen, normal gestalteten Sporangien sind lang cylindrisch, im Durchschnitt etwa 6—10mal so lang als dick, übrigens von sehr wechselndem Verhältniss der

Dimensionen; in der Mitte sind sie meist nur wenig oder nicht angeschwollen, an der Spitze abgerundet. Daneben kommen aber auch alle möglichen anderen Gestalten vor: lang fadenförmige, keulenförmige, kugelige, in verschiedener Weise gekrümmte, eingeschnürte, gegabelte etc.; zumal in Fliegenbeinculturen und in abgeschnittenem Material finden sich manchmal geradezu phantastische Formen, die sich aber nichtsdestoweniger durchaus normal entwickeln. — Gewöhnlich sind die Sporangien terminal, doch sind auch intercalare, zumal in abgeschnittenem Material, keine Seltenheit. — Die Grösse der Sporangien ist ebenfalls ungemein variabel; einen Maassstab dafür kann die Zahl der gebildeten Sporen abgeben, da diese keine merklichen Grössendifferenzen zeigen: während die grössten auf Mehlwürmern entstehenden Sporangien reichlich viele Hunderte Sporen enthalten, bilden sich in den kleinsten Fliegenbeinsporangien deren weniger als 10; wiederholt habe ich zweisporige Sporangien beobachtet, einsporige dürften möglicherweise auch vorkommen. — Die Membran der Sporangien ist sehr dünn, nicht merklich dicker als diejenige der vegetativen Fäden; vor der Trennung der Sporen ist sie nur schwer wahrzunehmen (in den Figuren ist sie nur durch einfachen Contour angedeutet). Sie ist zunächst von ringsum gleichmässiger Beschaffenheit, abgesehen von der meist derberen und deutlich doppelt contourirten Querwand.

Der Inhalt besteht aus gleichmässig körnerreichem Protoplasma. Wir haben zu unterscheiden zwischen solchen Sporangien, die vollkommen mit Protoplasma erfüllt sind (gefüllte Sporangien will ich sie nennen), und solchen wo das Protoplasma nur einen Wandbeleg bildet und einen axilen zellsafterfüllten Hohlraum frei lässt, den ich fortan mit STRASBURGER als Lumen¹⁾ des Sporangiums bezeichnen werde. Dieses Lumen ist gewöhnlich in transversaler Richtung durchsetzt von zahlreichen zarten, geraden oder geschlängelten Hyaloplasmafäden, sowie von körnerführenden Plasmasträngen; nicht selten auch ist es durch dünnere oder dickere Protoplasmaplatten in mehrere Etagen getheilt.

Gefüllt pflegen namentlich die ganz kleinen und die sehr schmalen Sporangien zu sein; die grossen und mittelgrossen Sporangien hingegen enthalten mit seltenen Ausnahmen ein Lumen. Unter diesen nicht gefüllten Sporangien haben wir ferner zwei Specialfülle zu unterscheiden: Entweder ist nämlich der Protoplasmawandbeleg dünn, meist beträchtlich dünner als die Höhe der späteren Sporenanlagen; diese Sporangien bezeichne ich als inhaltsarme²⁾, sie finden sich häufig in abgeschnittenem Material, sonst nur ausnahmsweise. Oder aber der Wandbeleg ist dick, und zwar hat er eine ziemlich constante, der Höhe der späteren Sporenanlagen gleiche Dicke, so dass mit dem Durchmesser der Sporangien nur die Weite des Lumens,

1) Dieser Ausdruck ist zwar genau genommen falsch, aber er ist kurz und bequem und schliesst Missverständnisse und Verwechslungen aus, was z. B. der Ausdruck Vacuole nicht thut.

2) Der Kürze wegen, statt des genaueren Ausdrucks „protoplasmaarme.“

nicht aber die Dicke des Wandbeleges variirt; diese Sporangien, die ich normale nennen will, sind die bei weitem häufigsten, bei kräftiger Entwicklung auf günstigem Substrat fast die einzig vorkommenden.

Ich unterscheide diese drei Kategorien von Sporangien, normale, inhaltsarme und gefüllte, weil dieselben in ihrer späteren Entwicklung eine nicht unwesentliche Verschiedenheit zeigen. Uebrigens braucht es wohl kaum besonders hervorgehoben zu werden, dass diese Kategorien nicht ganz scharf von einander getrennt sind, sondern dass vielfache Uebergänge oder richtiger Combinationen zwischen ihnen vorkommen. So gibt es z. B. Sporangien, die zwar grösstentheils gefüllt sind, an einer oder mehreren Stellen aber kleine Lumina enthalten; solche, die einen dünnen Wandbeleg führen, an ihrem Ende aber in einen ganz mit Protoplasma erfüllten schmalen Faden auslaufen; andere, deren Wandbeleg zwar grösstentheils dick ist, aber nach dem einen Ende zu sich verschmälert; etc. In diesen, übrigens seltenen, gemischten Sporangien lassen sich die oben genannten Bezeichnungen für die einzelnen Partien des Sporangiums verwenden, so dass man z. B. von einem gefüllten, nur an der Basis normalen Sporangium reden kann.

Nachdem wir uns so über die Beschaffenheit des Materials orientirt haben, mit dem wir operiren werden, können wir zur Verfolgung der in dem soeben abgegrenzten Sporangium auftretenden Veränderungen übergehen.

Die ersten Veränderungen werden in der basalen Partie bemerklich. Wo das Hyaloplasma in seiner ganzen Breite direkt an das körnige Plasma angrenzt und in dasselbe übergeht, wandern die Körner allmählig in ersteres ein, so dass bald das ganze Sporangium von gleichmässig körnigem Protoplasma erfüllt ist. — Anders in den nicht gefüllten Sporangien. Hier zieht sich zunächst die Hauptmasse des Protoplasma's weiter von der Querwand zurück und bleibt mit der dicken, der Querwand anliegenden Hyaloplasmaschicht nur durch einen ganz dünnen hyaloplasmatischen Wandbeleg sowie durch einige zarte, longitudinal verlaufende Plasmafäden verbunden; das Lumen ist also jetzt an der Basis des Sporangiums sehr breit, in dem übrigen Theil desselben verschmälert es sich beträchtlich. Nun treten in der Hyaloplasmaschicht einige Vacuolen auf, die sich beträchtlich vergrössern und zuletzt mit dem Lumen in offene Communication treten; dabei wird die Hyaloplasmaschicht allmählig immer dünner und bildet schliesslich nur noch einen Wandbeleg, der nicht dicker ist als derjenige an den angrenzenden Theilen der Seitenwände. Darauf beginnt die Hauptmasse des Protoplasma's wieder nach der Querwand zurückzukehren, der Wandbeleg in dem basalen Theil des Sporangiums wird dicker, sowohl an den Seitenwänden als an der Querwand, und zwar nimmt er hier dieselbe Beschaffenheit an wie anderswo, indem Körner in das Hyaloplasma einwandern. Diese letztere Bezeichnung, die wir bisher für die „matte hyaline Substanz“ vorweggenommen haben, wird jetzt gerechtfertigt erscheinen. Die Thatsachen, dass in ihr Vacuolen auftreten und dass sie durch Einwanderung von Körnern wieder in gewöhnliches Protoplasma verwandelt wird, beweisen die hyaloplasmatische Natur dieser Substanz.

Ungefähr zu Beginn dieser Vorgänge wird die Querwand in den Tragfaden vorgewölbt. Es geschieht das nicht stets; zumal in kleinen Sporangien bleibt die Querwand häufig plan oder wird gar in das Sporangium hineingewölbt (vgl. Fig. 11, 13). Grössere Sporangien aber, besonders die normalen, haben fast ausnahmslos eine mehr oder weniger convex, bis zu halbkugelig vorgewölbte Querwand (*q*, Fig. 1d).

Wenn die Querwand bereits vorgewölbt und das Hyaloplasma verschwunden ist, ist das Protoplasma in dem Sporangium noch keineswegs ganz gleichmässig angeordnet. Es hat ein streifiges oder wolkig-flockiges Aussehen, was auf einer ungleichmässigen Vertheilung der Körnchen beruht, und bildet in nicht gefüllten Sporangien einen unregelmässigen Wandbeleg, der in verschiedenen Theilen des Sporangiums verschieden dick ist. Es finden auch noch fortwährende langsame Bewegungen und Umlagerungen des Protoplasma statt, die eine längere, im übrigen nicht genau bestimmte Zeit dauern und zuletzt dahin führen, dass das Protoplasma in seiner ganzen Masse ein homogen körniges Aussehen annimmt und in den nicht gefüllten Sporangien einen Wandbeleg von ringsum gleicher oder doch fast gleicher Dicke bildet (Fig. 1d).

Die älteren Autoren, UNGER (20), BRAUN (6, pag. 287), PRINGSHEIM (13, pag. 401—402), DE BARY (1, pag. 477) behaupten, dass das Sporangium nach seiner Abgrenzung stets ganz gefüllt ist und dass erst nachträglich ein Lumen in ihm entsteht. Nach BRAUN treten der Axe entlang mehrere Vacuolen auf, die dann sich zu einem axilen Hohlraum vereinigen. UNGER'S Angabe über das Auftreten einer Areola, die sich bald wieder zu verkleinern beginnt und ausser der dann „einige ähnliche Flecke“ entstehen, ist unverständlich. — Ueberdies geben UNGER und PRINGSHEIM an, dass das Sporangium nach seiner Abgrenzung noch wachse. STRASBURGER und BÜSGEN berühren diese Punkte nicht.

Ich kann diese beiden Angaben der älteren Autoren im allgemeinen nicht bestätigen. Nur ein einziges mal finde ich in meinen Notizen die nachträgliche Bildung eines Lumens angegeben und zwar in der von BRAUN beschriebenen Weise. Sonst fand ich in denjenigen nicht gefüllten Sporangien, die ich von Anfang der Entwicklung an beobachtet habe, stets das Lumen schon vor deren Abgrenzung ausgebildet. In Fällen, wo das später zu einem nicht gefüllten Sporangium werdende Fadenende ganz mit Protoplasma erfüllt war, fand, wie schon oben beschrieben, zuerst eine zur Bildung eines Lumens führende Umlagerung, dann erst die Abgrenzung durch eine Querwand statt. Die nachträgliche Bildung des Lumens dürfte somit zu den seltenen Ausnahmen gehören. — Und was das Wachstum der Sporangien betrifft, so zeigten mir zahlreiche Messungen, dass ein nachweisbares (ca. $\frac{1}{2}$ % der ursprünglichen Länge übersteigendes) Wachstum nach der Abgrenzung überhaupt nicht stattfindet, wenn man von der Vorwölbung der Querwand und der gleich zu besprechenden Bildung des Fortsatzes absieht;

eine Verlängerung der Seitenwände des Sporangiums findet nicht statt; Ausnahmen hiervon fand ich nur bei *Saprolegnia spec. 2* (siehe unten). — Diese beiden Regeln gelten nicht nur für die hier besprochenen *Saprolegnia*-Arten, sondern allgemein für die von mir untersuchten *Saprolegnien*.

Die Bildung des Fortsatzes (Fig. 2) findet gewöhnlich kurz vor dem Beginn der Differenzirung der Sporenanlagen statt, mitunter aber auch schon früher (einmal sah ich ihn sogar noch vor der Querwandbildung entstehen), oder später, gleichzeitig mit der Differenzirung. Derselbe bildet sich normaler Weise am Scheitel des Sporangiums, seltener an einer beliebigen anderen Stelle. Seine Bildung wird damit eingeleitet, dass an dem abgerundeten Scheitel des Sporangiums (Fig. 2a) sich Hyaloplasma ansammelt, zuerst nur in dem Mittelpunkt an einer kleinen scharf umschriebenen Stelle auftretend, hier die Membran ein klein wenig spitz vorwölbend. In dem Maasse als sich die Hyaloplasma-Ansammlung zunächst ausbreitet und dann in die Dicke wächst, treibt sie auch die Membran mehr und mehr vor (Fig. 2b.), bis zuletzt der Fortsatz die Gestalt eines an der Spitze etwa halbkugelig zugerundeten Cylinders angenommen hat, der fast ganz von Hyaloplasma ausgefüllt wird (Fig. 2c); dann steht das Wachstum still. Die Dimensionen des Fortsatzes sind sehr variabel; seine Breite schwankt zwischen etwa $\frac{1}{3}$ bis zu über $\frac{3}{4}$ des Sporangiumdurchmessers, seine Länge zwischen etwa $\frac{1}{5}$ bis zum doppelten seiner Breite. Schmale Fortsätze pflegen lang, breite kurz zu sein; Fig. 2c stellt einen mittleren Fall dar. Die Membran des Fortsatzes, besonders die Endwand, ist matt, weniger scharf contourirt als die übrige Sporangienmembran, ihre Abgrenzung gegen das Protoplasma ist ziemlich undeutlich. Es besteht offenbar hier ein viel innigerer Zusammenhang zwischen Membran und Protoplasma als im übrigen Sporangium; behandelt man auf diesem oder einem beliebigen späteren Stadium (vor der Trennung der Sporen) mit starker Rohrzucker- oder Kochsalzlösung, so zieht sich alsbald der Plasmawandbeleg weit von der Membran zurück, nur an der Endwand des Fortsatzes haftet er mit grosser Beharrlichkeit. — Nach der Fertigstellung des Fortsatzes beginnen Körner in das Hyaloplasma einzuwandern, bis sein Inhalt wieder dieselbe Beschaffenheit wie das übrige Protoplasma angenommen hat (Fig. 2d); meist bleibt nur eine ganz dünne kaum merkliche Hyaloplasmaschicht zwischen Endwand und Körnerplasma; mitunter bleibt diese Schicht aber auch dicker, und sehr kurze Fortsätze können sogar ganz von Hyaloplasma erfüllt bleiben.

Bei *Saprolegnia Thureti* pflegt der Fortsatz im allgemeinen kürzer als bei *S. monoica* und *S. spec. 1* zu sein, doch ist dies kein durchgreifender Unterschied.

Ist der Protoplasmawandbeleg gleichmässig geworden und der Fortsatz gebildet, so beginnen alsbald die Vorbereitungen zur Differenzirung der Sporenanlagen. Jetzt zeigt sich eine Verschiedenheit in dem Verhalten der

drei oben unterschiedenen Kategorien von Sporangien; betrachten wir zunächst die normalen. Die Vorbereitungen zur Differenzirung bestehen hier darin, dass in dem Protoplasmawandbeleg schmale und tiefe, aber nicht bis zur Membran durchgehende senkrechte Spalten auftreten; dieselben sind, wie die Oberflächenansicht zeigt, von verschiedener Ausdehnung, hängen nicht miteinander zusammen und verlaufen in verschiedenen Richtungen, ohne eine bestimmte Regelmässigkeit in ihrer Anordnung zu verrathen. Sie entstehen nicht durch allmählig zunehmende Einschnürung des Wandbeleges von dem Lumen aus, sondern treten, soweit sich feststellen lässt, sofort in ihrer definitiven Tiefe auf. Diese Spalten sind nicht stabil, sie verschwinden vielmehr bald und neue treten an denselben oder anderen Stellen wieder auf, welches Spiel eine Zeitlang andauert. Endlich schliessen die Spalten zu einem ziemlich regelmässigen Netz zusammen, das nunmehr stabil bleibt und den Protoplasma-Wandbeleg in ungefähr gleich grosse polygonale Portionen zerklüftet. Das Zustandekommen der netzförmigen Anordnung geschieht im ganzen Sporangium gleichzeitig und so plötzlich, dass sich der Uebergang von den unregelmässigen isolirten Spalten zu dem netzförmigen Stadium nicht verfolgen lässt. So viel glaube ich indessen mit Sicherheit constatirt zu haben, dass der Wandbeleg nicht etwa zuerst in grössere Portionen zerklüftet wird, die sich dann weiter spalten; das Netzwerk tritt vielmehr simultan in seiner definitiven Anordnung auf.

Das anfänglich etwas undeutliche und nicht scharf contourirte Spalten-Netzwerk tritt bald deutlicher und schärfer hervor, und damit ist die Differenzirung der Sporenanlagen beendet. Die Spalten erscheinen jetzt im optischen Längsschnitt meist ganz deutlich als vom Lumen ausgehende, die Membran nicht erreichende Einschnürungen des protoplasmatischen Wandbeleges. Die Fig. 3 und 4 stellen Theile von Sporangien in diesem Stadium dar, erstere in der Oberflächenansicht, letztere im optischen Längsschnitt.

Die anfängliche unvollkommene Deutlichkeit und Schärfe des die Sporenanlagen umgrenzenden Netzwerkes beruht darauf, dass die dasselbe bildenden Spalten nicht continuirlich sind, sondern dass sie durch zahlreiche schmale von einer Sporenanlage zur anderen laufende Plasmaverbindungen unterbrochen und in eine Reihe von Punkten und Strichen aufgelöst werden; bald aber verschwinden diese Plasmaverbindungen grösstentheils, indem sie in die Sporenanlagen eingezogen werden, es persistiren meist nur wenige; die Reihen von Punkten und Strichen vereinigen sich zu nur stellenweise unterbrochenen Linien, und nunmehr tritt das Netzwerk von Spalten (oder Grenzlinien, als welche die Spalten in der Oberflächenansicht erscheinen) scharf und auf den ersten Blick erkennbar hervor. — Diese Thatsachen hatte ich bei *Saprolegnia* anfangs übersehen und bemerkte sie zuerst bei *Achlya*; in günstigen Sporangien von *Achlya polyandra* trat das beschriebene Verhalten durchaus klar hervor; eine wiederholte Untersuchung zeigte, dass *Saprolegnia* sich im wesentlichen ebenso verhält, dass aber das Vorhandensein und spätere Schwinden der Plasmaverbindungen hier schwerer

zu constatiren ist, weil sie weniger zahlreich und weniger regelmässig angeordnet sind, überhaupt die ganze Erscheinung weniger auffallend ist. — Aber noch ein zweiter Umstand kann es sein, welcher die anfängliche Unklarheit des Bildes bewirkt. Die Sporenanlagen werden nämlich nicht immer durch einfache Spalten von einander abgegrenzt, sondern es kann sich auch noch Protoplasma zwischen ihnen befinden; wir sehen alsdann zwischen zwei Sporenanlagen zunächst beiderseits je eine (unterbrochene) Grenzlinie, und zwischen diesen einen breiteren oder schmäleren Streifen Protoplasma, das erst später bis auf geringe Reste in die Sporenanlagen eingezogen wird. Kleinere Mengen Protoplasma bleiben übrigens fast allgemein ausserhalb der Sporenanlagen; auch in dem zuerst beschriebenen Falle einfacher Grenzlinien befinden sich gewöhnlich stellenweis, besonders in den Ecken zwischen mehreren Sporenanlagen, einzelne Plasmakörner (vgl. Fig. 3) oder grössere Plasmastückchen (*p*, Fig. 4), die bis zur Trennung der Sporen persistiren können.

Die Zeit von der Abgrenzung des Sporangiums bis zur vollendeten Differenzirung der Sporenanlagen dauert in der Regel ziemlich genau eine Stunde.

In im Grunde wenig abweichender Weise geht Sporenanlagen-Differenzirung in gefüllten Sporangien vor sich. Der Unterschied ist nur der, dass die Grenzlinien nicht von einem Lumen ausgehende, einen Wandbeleg zerklüftende Einschnürungen, sondern mitten in dem Protoplasma auftretende, allseitig von diesem umgebene Spalten sind. In sehr schmalen Sporangien (Fig. 14) bildet sich gewöhnlich eine Spalte, die im optischen Längsschnitt als eine mehr oder weniger regelmässige, zusammenhängende Wellen- oder Zickzacklinie erscheint, die das Protoplasma in zwei alternirende Reihen von Sporenanlagen zerklüftet. Seltener entsteht nur eine Reihe von Sporenanlagen, die den Querschnitt des Sporangiums ganz ausfüllende Protoplasmagürtel darstellen; in diesem Falle treten isolirte, senkrecht oder etwas schräg zur Längsachse des Sporangiums stehende Spalten auf. In etwas breiteren Sporangien sieht man eine gerade längsverlaufende Spalte sich bilden, von der aus beiderseits ungefähr senkrecht ausgehende Abzweigungen die Sporenanlagen trennen. — In den grossen und dicken gefüllten Sporangien, welche ausser einer wandständigen Schicht noch eine oder mehrere centrale Reihen von Sporenanlagen enthalten, sind die Vorgänge schwer mit Sicherheit zu verfolgen; man sieht, dass die wandständigen Sporenanlagen ebenso gebildet werden, als ob das Innere des Sporangiums von einem Lumen eingenommen wäre, d. h. sie werden durch senkrecht zur Membran verlaufende, bis in die Nähe dieser reichende Spalten getrennt; was dagegen in den inneren Schichten geschieht, das entzieht sich durchaus der Beobachtung. Man kann aber mit einer an Gewissheit grenzenden Wahrscheinlichkeit annehmen, dass der Vorgang hier derselbe ist: dass ein gleichartiges zusammenhängendes Spaltensystem das ganze Sporangium durchsetzt, dass also die inneren

Sporenanlagen allseitig von Spalten umgeben sind und nur durch die (wohl in grösserer Zahl als in normalen Sporangien persistirenden) Plasmaverbindungen mit den benachbarten Sporenanlagen zusammenhängen.

Während in den bisher betrachteten Fällen die Sporenanlagen übereinstimmend dadurch differenziert werden, dass das Protoplasma durch zellsafterfüllte Einschnürungen oder Spalten zerklüftet wird, spielt sich der entsprechende Vorgang in anderer Weise in den inhaltsarmen Sporangien ab, in denen die Dicke des Wandbeleges beträchtlich geringer ist als die Höhe der zu bildenden Sporenanlagen. Diese entstehen hier durch lokale Anhäufung des Protoplasma's; das Protoplasma sammelt sich allmählig an mehreren, manchmal beträchtlich von einander entfernten Centren an, hier kleine Erhebungen bildend, während an den dazwischenliegenden Stellen der Wandbeleg dünner wird. Diese Erhebungen sind zunächst wechselnd, sie verschwinden und treten an anderen Stellen wieder auf; endlich werden sie stabil, wachsen nun beträchtlich auf Kosten des übrigen Wandbeleges und nehmen die Gestalt flacher bis halbkugelförmiger Anschwellungen des Protoplasmandbeleges an; der Inhalt des Sporangiums hat nunmehr im optischen Längsschnitt ein wellenförmiges Aussehen. Dieses Stadium stellen die Fig. 11 und 12 dar, erstere im optischen Längsschnitt, letztere in der Oberflächenansicht. Diese Figuren zeigen, dass auch hier Plasmaverbindungen zwischen den Sporenanlagen vorhanden sind, und dass nicht alles Protoplasma (ganz abgesehen von dem Wandbeleg) in die Sporenanlagen aufgeht, sondern dass auch hier kleinere oder grössere Plasmastückchen ausserhalb der Sporenanlagen verbleiben.

Ungefähr zu derselben Zeit, wo die wechselnden Spalten in dem Protoplasma resp. (in inhaltsarmen Sporangien) die wechselnden Erhebungen aufzutreten beginnen, bemerkt man, am deutlichsten in normalen Sporangien, rundliche, körnerfreie, also hellere Stellen, die ziemlich regelmässig in der äusseren Schicht des Protoplasma's vertheilt sind, und die bis dahin nicht unterschieden werden konnten. In ihrem Innern sind mit grosser Wahrscheinlichkeit die Kerne zu vermuthen; mitunter gelingt es sogar in einigen derselben bei einer gewissen schiefen Lage je einen matten, sehr undeutlich contourirten Körper zu erkennen. Diese präsumptiven Kerne durch Färbungsmittel (Haematoxylin oder Karminpräparate) deutlich hervortreten zu lassen gelang mir jedoch nicht, denn wenn bei allmählicher Einwirkung des Farbstoffes die Kerne in den Tragfäden noch gar keinen oder doch nur sehr wenig davon aufgenommen hatten, war das dichte Protoplasma der Sporangien stets schon in seiner ganzen Masse intensiv gefärbt¹⁾.

1) Dagegen sind in vegetativen Fäden mit zartem Plasmawandbeleg die Kerne auch ohne Tinction meist unschwer zu sehen. Sie erscheinen als rundliche oder spindelförmige Gebilde von mattem Aussehen; nur die Peripherie und ein glänzendes Korn im Centrum, von der Grösse gewöhnlicher Plasmakörnchen, treten deutlich

Die Kernflecke, wie ich die genannten hellen Stellen wohl bezeichnen darf, bleiben, wenn einmal sichtbar geworden, stabil und persistiren unverändert bis zur Trennung der Sporen. Wenn die Differenzirung der Sporenanlagen beendet ist, so kommt je ein Kernfleck in der Mitte jeder Sporenanlage zu liegen, was, verglichen mit den in der Anmerkung angeführten Angaben von SCHMITZ und STRASBURGER, die Annahme fast zur Gewissheit erhebt, dass diese Flecke die Kerne enthalten. — Sie liegen nahe der Membran, nur durch eine dünne körnerführende Schicht von ihr getrennt, und sind dementsprechend in der Oberflächenansicht am besten zu sehen (vgl. Fig. 3, 12 und die ein späteres Stadium darstellende Fig. 5); im optischen Längsschnitt treten sie, wegen der stärkeren Verdeckung durch Körnerplasma, weniger deutlich hervor, man erkennt hier nur, dass die centrale Partie der Sporenanlagen heller und ärmer an Körnern ist als der innere und seitliche Theil der Peripherie (vgl. Fig. 11 und 14); in dicken Sporangien sind die Kernflecke im optischen Längsschnitt überhaupt nicht erkennbar (vgl. Fig. 4).

Der Vorgang der Differenzirung der Sporenanlagen ist von den verschiedenen Beobachtern in sehr verschiedener Weise beschrieben worden. UNGER (20) lässt sie dadurch zu Stande kommen, dass sich eine homogene gallertartige Substanz in Gestalt eines dunklen Netzes aus dem Plasma abscheidet und die Sporen von einander trennt. Nach BRAUN (6, pag. 287) nimmt der Wandbeleg eine wellenförmige Oberfläche an, die Vertiefungen schneiden immer tiefer ein und dringen zuletzt bis zur Wand vor; es bilden sich so flach der Wand ansitzende Halbkugeln. PRINGSHEIM (13) macht keine näheren Angaben über den Differenzirungsvorgang, aus seinen Abbildungen geht aber hervor, dass er ihn in ähnlicher Weise beobachtet hat, wie BRAUN; das Vorhandensein der UNGER'schen Gallerte wird von PRINGSHEIM ausdrücklich negirt. DE BARY (1, pag. 477—478) geht auf die Details des Vorganges nicht ein, sondern verweist auf UNGER, BRAUN und PRINGSHEIM; die Sporen sind nach ihm (bei *Achlya*) in eine amorphe durchsichtige Masse eingebettet, die ein Secret der eben gebildeten Sporen sein muss. THURET (19, pag. 230) sagt nur: „La matière granuleuse se coagule en petites masses, qui deviennent de plus en plus nettes et finissent par former autant de zoospores.“ Auf eine ähnliche kurze Angabe beschränkt sich auch der letzte Beobachter, MARSHALL WARD (10). STRASBURGER (18, pag. 56—57; die frühere Darstellung in 16 und 17 ist etwas abweichend) und BÜSGEN (7) geben übereinstimmend an, dass zuerst ein Netzwerk von

hervor; der Raum zwischen beiden sieht wie substanzleer aus, doch werden durch Jod die fraglichen Gebilde in ihrer ganzen Masse braun gefärbt.

SCHMITZ (15, pag. 14) und STRASBURGER (18, pag. 58) geben an, dass in dem abgegrenzten Sporangium die Zellkerne zunächst sich durch Zweitheilung vermehren, darauf sich regelmässig in dem Sporangium vertheilen, so dass jede der sich bildenden Sporen einen Kern erhält, der in ihrem Centrum liegt. BÜSGEN (7, pag. 31—32) wies bei *Leptomitus lacteus* den Nucleingehalt der Kerne nach, lässt aber die regelmässige Anordnung derselben erst zur Zeit der „zweiten Differenzirung“ zu Stande kommen.

Körnerplatten auftritt, dass darauf durch Quellung mindestens eines Theiles der Körner eine hyaline Zwischensubstanz entsteht, welche anfangs schmale, bald breiter werdende Streifen zwischen den Sporen bildet. STRASBURGER hat übrigens auch beobachtet, dass in sehr inhaltsarmen Sporangien die Sporen sich in messbaren Entfernungen von einander und ohne deutliche Zellplatten bilden können.

Man sieht, dass die angeführten Beschreibungen der Autoren mehr oder weniger wesentlich von der oben gegebenen Darstellung sich unterscheiden. Es dürfte überflüssig sein, auf die Differenzen aufmerksam zu machen; auf einige wichtigere Punkte muss ich hier indessen noch näher eingehen. Zunächst sei hervorgehoben, dass fast sämtliche Autoren die Sache so darstellen, als finde eine vollständige Sonderung statt, als gingen die Trennungslinien bis zur Membran durch, und sie reden dementsprechend bereits von Sporen oder Schwärmern. Nur PRINGSHEIM bemerkt ausdrücklich, dass die Sporen zunächst noch an der Wand miteinander zusammenhängen, und versetzt ihre Trennung in ein späteres, wenn auch immerhin noch zu frühes Stadium; diese Beobachtung PRINGSHEIM'S ist aber später ganz verloren gegangen; auch BÜSGEN in seiner sonst genauen Literaturzusammenstellung erwähnt ihrer gar nicht. — Dem gegenüber lege ich einen besonderen Nachdruck darauf, dass die oben beschriebene Differenzirung keine vollständige Sonderung der Sporen ist, dass wir es vielmehr blos mit Sporen-Anlagen zu thun haben, die einem das ganze Sporangium auskleidenden ununterbrochenen körnigen Protoplasma-Wandbeleg aufsitzen. Dieser ist freilich dünn und gleich nach vollendeter Differenzirung, so lange die Sporenanlagen sehr dicht bei einander stehen, nicht leicht zu sehen. Doch kann man sich jetzt schon, zumal in dünneren normalen Sporangien, bei genauer Betrachtung des optischen Längsschnittes meist mit hinreichender Sicherheit überzeugen, dass die Grenzlinien nicht bis zur Membran durchgehen (vgl. Fig. 4). Deutlicher ist der Plasmawandbeleg in den inhaltsarmen Sporangien, sowohl im optischen Längsschnitt (Fig. 11), als auch in der Oberflächenansicht, wo man bei richtiger Einstellung die Wand zwischen den Sporenanlagen von einer continuirlichen Körnerschicht ausgekleidet sieht (Fig. 12). Auch in schmalen gefüllten Sporangien, wo die Grenzlinien eine Wellenlinie bilden (Fig. 14), ist der Sachverhalt sehr klar.

Den zweiten zu besprechenden Punkt bildet die Frage nach den Körnerplatten, aus denen die Zwischensubstanz hervorgehen soll. Veranlasst durch die übereinstimmenden Angaben STRASBURGER'S und BÜSGEN'S richtete ich auf dieselben meine ganz besondere Aufmerksamkeit, und als Resultat kam ich nicht umhin, das Vorhandensein dieser Körnerplatten auf das entschiedenste zu bestreiten. Es fragt sich nur, wie die sicherlich auf irgendwelchen tatsächlichen Betrachtungen beruhenden Angaben der beiden genannten Forscher zu erklären sind. Zwei Thatsachen könnten hier herbeigezogen werden. Erstens befinden sich an der Peripherie der Sporenanlagen grössere Körner als in deren Centrum (vgl. Fig. 3); diese ungleiche Vertheilung derselben

ist schon vor der Differenzirung angedeutet, so dass an den Orten der späteren Grenzlinien das Protoplasma etwas grobkörniger ist als dazwischen; doch ist diese Anordnung der grösseren Körner sehr wenig auffallend, sie bilden keineswegs distincte Linien, sondern sind sehr unregelmässig angeordnet und nehmen eine Zone von einer gewissen Breite ein, die ganz allmählig in das angrenzende feinkörnige Plasma übergeht. Es würde schon nach dem blossen Aussehen sehr gezwungen erscheinen, diese Zonen mit unregelmässig zerstreut liegenden Körnern als Zellplatten aufzufassen. Und vor allem schwinden diese Körner weder noch quellen sie auf, sondern vertheilen sich beim Auftreten der Grenzlinie auf die Peripherie der beiden benachbarten Sporenanlagen.

Nichts destoweniger dürften auf das eben beschriebene vielleicht die Körnerplatten STRASBURGER'S zurückzuführen sein, um so eher als nach seiner Angabe (18, pag. 56—57) „die Grenzschichten sehr unregelmässig entwickelt, aus ungleich grossen Kugeln gebildet“ sind. BÜSGEN hingegen, nach dem (7, pag. 10) „die Platten aus ziemlich gleich grossen Körnern bestehen“, und der sie als sehr regelmässige Körnerlinien zeichnet (7, Taf. XII, Fig. 3, 4), dürfte durch einen anderen Umstand getäuscht worden sein, nämlich dadurch dass, wie oben beschrieben, die Grenzlinien bei ihrem ersten Auftreten durch mehr oder weniger zahlreiche Plasmaverbindungen unterbrochen sind und in eine Reihe von Punkten und Strichen aufgelöst erscheinen. Nun ist zwar ganz zweifellos, dass diese Punkte und Striche (die bei zu hoher Einstellung allerdings dunkel erscheinen) keine Körner, sondern Hohlräume sind, und dass auch die sie trennenden Plasmaverbindungen nicht aus grösseren Körnern, sondern aus gewöhnlichem feinkörnigem Protoplasma bestehen; dennoch könnte diese Erscheinung BÜSGEN um so eher einen Anlass zur Täuschung gegeben haben, als derselbe seine Untersuchung in erster Linie an einem sehr ungünstigen Material ausgeführt hat, nämlich an den dicken gefüllten Sporangien von *Dictyuchus clavatus*, wo es fast ein Ding der Unmöglichkeit ist, die feineren Details bei dem complicirten Vorgang der Differenzirung der Sporenanlagen mit Sicherheit zu erkennen; und bekanntlich ist man gewöhnlich unwillkürlich geneigt, die an dem ersten untersuchten Object gewonnenen Anschauungen auch auf die folgenden zu übertragen. — Die beiden angeführten Figuren BÜSGEN'S, besonders die Fig. 4, sind übrigens sicher schematisirt; solche Bilder erhält man auch bei *Dictyuchus* nie. Freilich sind die Schwierigkeiten einer naturgetreuen Wiedergabe des betreffenden Stadium's so gross, dass ich nach mehreren misslungenen Versuchen mich zu meinem Bedauern genöthigt sah, auf die Veranschaulichung desselben durch eine Zeichnung zu verzichten.

Die beiden mehrfach genannten Forscher wären wohl zu einer anderen Auffassung der Sache gelangt, wenn sie nicht — wie sich aus ihren Figuren ergibt — bei einer zu geringen, etwa 200—300fachen Vergrösserung gearbeitet hätten. Ferner dürfte — so vermuthet ich — auf ihre Auffassung des Geschehenen die Analogie mit anderen Fällen freier Zellbildung, z. B. der

Endospermibildung, von Einfluss gewesen sein. Diese Analogie war gerechtfertigt, so lange man glaubte, dass die Grenzlinien bis zur Membran durchgehen; jetzt wird sie aber hinfällig, da sich gezeigt hat, dass letzteres nicht der Fall ist; Zellplatten, die das Protoplasma nicht völlig theilen, sondern nur einschnüren, würden ohne alle Analogie dastehen.

Es erübrigt noch, zu der „Zwischensubstanz“ dieser und einiger älteren Autoren (vgl. pag. 306) Stellung zu nehmen. Es hat niemand die Gründe klar ausgesprochen, die ihn zu der Annahme der Zwischensubstanz veranlasst haben, und es scheinen mir thatsächlich solche Gründe gar nicht vorzuliegen. Sehen kann man die Zwischensubstanz nicht; die directe Beobachtung lässt es unentschieden, ob die Räume zwischen den Sporenanlagen von einer glashellen gallertigen Substanz oder von gewöhnlichem flüssigem Zellsaft ausgefüllt werden; irgend welche Grenze oder ein Unterschied des Lichtbrechungsvermögens zwischen diesen Räumen und dem doch jedenfalls von flüssigem Zellsaft erfüllten Lumen ist nicht vorhanden. Mit Jod, Carmin, Haematoxylin färbt sich die hypothetische Zwischensubstanz nicht, durch Alkohol, Kochsalzlösung, Rohrzuckerlösung, Glycerin wird sie nicht sichtbar gemacht. — Auch theoretische Gründe lassen sich zu Gunsten der Zwischensubstanz, soweit ich sehe, nicht anführen; insbesondere kann eine in diesem Stadium auftretende Zwischensubstanz in keinerlei Beziehung zu der Entleerung der Sporen gebracht werden, denn sie müsste doch während der Quellung der Sporen in diese aufgenommen werden, würde also gar nicht bis zur Entleerung persistiren. Wohl aber sprechen einige unten näher zu besprechende Thatsachen gegen die Zwischensubstanz. Erstens die leichte Verschiebbarkeit der Sporenanlagen. Zweitens das Verhalten gefüllter Sporangien während der Trennung der Sporen; in letzterem Stadium findet nämlich, wie noch gezeigt werden soll, eine Verkürzung der Sporangien und eine Ausstossung von Zellsaft aus denselben statt; da nun die gefüllten Sporangien diese Erscheinung ebenfalls zeigen, so müssen sie Zellsaft enthalten, und dieser kann sich nirgends anders als in den die Sporenanlagen trennenden Spalten befunden haben, denn aus den Sporenanlagen selbst, die gleichzeitig nicht nur sich nicht contrahiren, sondern beträchtlich aufquellen, kann der ausgeschiedene Zellsaft unmöglich herkommen; sind also die Spalten mit Zellsaft erfüllt, so ist damit die Möglichkeit der Zwischensubstanz ausgeschlossen. — Nach alledem erscheint also die Annahme einer gallertigen „Zwischensubstanz“ als eine mindestens unbegründete und überflüssige Hypothese, und ich nehme keinen Anstand, das Vorhandensein derselben einfach zu negiren.

Doch kehren wir zur Verfolgung der weiteren Entwicklung zurück. Die gleich nach der Differenzirung der Sporenanlagen sehr schmalen Grenzlinien verbreitern sich allmählig etwas, wobei die noch vorhandenen Plasmaverbindungen theils zerrissen, theils zu Fäden ausgezogen werden; der Plasmawandbeleg wird allmählig noch etwas dünner. Diese Vorgänge beruhen darauf, dass die Sporenanlagen sich ein wenig contrahiren. Nach einiger

Zeit aber, kurz vor der Trennung, beginnt eine schnelle und starke Contraction der Sporenanlagen, so dass dieselben nunmehr durch Zwischenräume getrennt werden, die in normalen Sporangien den Sporenanlagen selbst an Breite gleichkommen können (Fig. 5), in inhaltsarmen Sporangien manchmal noch weit grösser sind. Die Sporenanlagen verändern dabei ihr Aussehen, sie werden glänzender und schärfer contourirt als früher. Bis dahin hatten sie nämlich an ihren freien Seiten weiche, etwas unregelmässige Contouren, die grösseren Körner reichten bis unmittelbar an die Peripherie oder ragten selbst ein wenig vor; jetzt werden alle Unebenheiten ausgeglichen, der Contour wird sehr scharf und glatt; allem Anschein nach wird jetzt an den freien Seiten der Sporenanlagen eine dichtere Plasmahaut gebildet, ein Zeichen der bevorstehenden Individualisirung. Das ganze Sporangium erhält in Folge dieser Veränderungen ein eigenthümliches, sehr charakteristisches Aussehen¹⁾. — Die Sporenanlagen befinden sich von Anfang an und auch jetzt noch nicht in Ruhe, sondern verändern langsam ihre gegenseitige Lage; behält man einige von ihnen im Auge, so kann man beobachten, dass sie sich bald einander nähern, bald wieder etwas auseinanderweichen, bald seitlich an einander verschieben. Auf diese Weise können sie allmählig nicht unbeträchtliche Ortsveränderungen ausführen, es kann z. B. eine der Querwand ansitzende Sporenanlage auf die Seitenwand hinüberwandern oder eine den Fortsatz ausfüllende ganz aus ihm hinausrücken.

Auch im Stadium der grössten Contraction der Sporenanlagen ist der Protoplastwandbeleg, wenn auch sehr dünn, noch intact vorhanden; man kann sich sogar jetzt besonders leicht von seiner Anwesenheit überzeugen. Stellt man nämlich genau auf die Oberfläche des Sporangiums ein, so sieht man den Raum zwischen den Sporenanlagen von einem sehr dünnen, nur eine einfache lockere Körnenschicht führenden Plasmahäutchen ausgekleidet (vgl. Fig. 5); die Körner können sogar stellenweise ganz fehlen, man kann alsdann das Plasmahäutchen nicht direct sehen, es ist aber dennoch ununterbrochen vorhanden. Die letzten Zweifel an dem Bestehen eines das ganze Sporangium continuirlich auskleidenden Wandbeleges lassen sich durch directen Versuch beseitigen. Lässt man auf ein Sporangium im Stadium grösster Contraction der Sporenanlagen (oder auch in einem beliebigen früheren Stadium) starke Rohrzucker- oder Kochsalzlösung oder Glycerin einwirken, so löst sich alsbald der ganze protoplasmatische Inhalt in continuo von der Wand ab (nur an der Endwand des Fortsatzes bleibt er, wie schon erwähnt, haften), und der zarte Protoplastwandbeleg zwischen den Sporenanlagen tritt auf's deutlichste in die Erscheinung. — In dem Fortsatz, wenn derselbe nicht gerade von einer Sporenanlage eingenommen wird, pflegt der Wandbeleg dicker zu sein als anderswo, man kann ihn also hier im optischen Längsschnitt sehr leicht wahrnehmen.

1) In den Beginn dieses Stadiums scheint PRINGSHEIM, soweit sich aus seinen kurzen Angaben (13. pag. 402) und seinen Abbildungen (Taf. 46, Fig. 7) entnehmen lässt, die definitive Trennung der Sporen zu verlegen, welche er allmählig vor sich gehen lässt.

Ausser der Schicht feiner Körnchen führt der Wandbeleg stellenweise auch einige grössere Körner oder in das Lumen vorspringende kleine Plasmaanhäufungen zwischen den Sporenanlagen (Fig. 5); überdies verlaufen theils im Wandbeleg selbst, theils quer und schräg durch das Lumen von einer Sporenanlage zur anderen, mehr oder weniger zahlreiche Protoplasmafäden, die von wechselnder Dicke, körnerführend oder hyalin sind.

Das Stadium der grössten Contraction der Sporenanlagen dauert nur kurze Zeit, kaum mehr als 1, höchstens 2 Minuten. Plötzlich, 25 Minuten nach vollendeter Differenzirung der Sporenanlagen, tritt das Stadium ein, welches BÜSGEN den homogenen Zustand nennt, das aber richtiger als das Stadium der Trennung oder der grössten Quellung der Sporen zu bezeichnen ist. Es ist das Resultat des Zusammenwirkens mehrerer Vorgänge, in denen wir uns erst allmählig orientiren werden; zunächst sei beschrieben, was man auf den ersten Blick sieht. Dies ist folgendes. Die Sporenanlagen quellen plötzlich auf bis zu gegenseitiger Berührung, so dass das Sporangium, zumal bei schwächerer Vergrösserung, oft ganz von homogenem Plasma erfüllt erscheint, welches ein eigenthümliches, viel helleres und durchsichtigeres Aussehen angenommen hat, als es bisher hatte. Das Lumen des Sporangiums verschwindet hierbei ganz oder bis auf geringe Reste. Gleichzeitig wird die bisher convexe Querwand concav, sie wird in das Sporangium hineingewölbt und der Fortsatz erfährt eine auffallende Formänderung, seine gewölbte Endwand wird nämlich plötzlich plan, sodass er die Gestalt eines fast mathematisch genauen Cylinders annimmt. Alles dies geschieht fast momentan. In dem homogenen Protoplasma treten alsbald zahlreiche kleine Vacuolen auf; sie vergrössern sich, schwinden dann plötzlich, und neue treten an denselben oder an anderen Stellen auf, welches Spiel eine Zeitlang andauert. Diese wechselnden Vacuolen zeigen die Fig. 6 und 7; die veränderte Gestalt des Fortsatzes veranschaulicht Fig. 2e verglichen mit Fig. 2d, die Einwärtswölbung der Querwand Fig. 1e verglichen mit 1d (in Fig. 1e und 2e ist der Sporangieninhalt nicht gezeichnet).

Indem wir zu der Besprechung der nur bei stärkerer Vergrösserung erkennbaren Details dieses Stadiums übergehen, beschränken wir uns vorläufig auf normale und gefüllte Sporangien von *Saprolegnia Thuretii*. Man bemerkt zunächst, dass die sämtlichen grösseren Körner verschwunden sind und das Protoplasma in seiner ganzen Masse gleichmässig feinkörnig geworden ist (vgl. die Fig. 6, 7 und 8 mit den Fig. 3, 4 und 5), wodurch eben sein auffallend helleres und durchsichtigeres Aussehen bedingt wird. Ferner constatirt man, dass die Sporen nicht etwa völlig mit einander verschmolzen sind; sie haben sich zwar einander dermaassen genähert, dass sie durch den gegenseitigen Druck polygonal geworden sind, aber in den weitaus meisten Fällen bleiben sie völlig scharf begrenzt, durch sehr deutliche schmale Zwischenräume von einander getrennt (Fig. 6). Nicht selten sind

die Zwischenräume noch breiter als in Fig. 6 und es kommt sogar vor, dass die Sporen nicht vollkommen polygonal werden, sondern an den Ecken mehr oder weniger abgerundet bleiben. — Nicht immer indessen sind die Grenzen der Sporen so deutlich. Manchmal nämlich geht das Aufquellen der Sporen weiter, bis zur unmittelbar gegenseitigen Berührung; in diesem Falle werden sie nur durch einfache, gerade, schwarz erscheinende Linien getrennt, die entweder noch völlig scharf oder aber etwas verwaschen bis ziemlich undeutlich sind (Fig. 7). Ja die Undeutlichkeit der Trennungslinien kann soweit gehen, dass man sie nur noch bei angestrengtester Aufmerksamkeit wahrnehmen kann¹⁾. In letzterem Falle ist es ein Ding der Unmöglichkeit die wahre Beschaffenheit der Trennungslinien sicher zu erkennen. Bald erscheinen sie als dunkle, bald als helle Linien, manchmal möchte man glauben, dass sie aus Körnern zusammengesetzt sind; doch ist das nie unzweifelhaft; zudem wechselt das Bild bei der geringsten Aenderung der Einstellung. — Derartig undeutliche Trennungslinien finden sich indessen bei *Saprolegnia Thureti*, auch in den für die Beobachtung sehr ungünstigen dicken gefüllten Sporangien, nur als seltene Ausnahmen.

Etwas abweichend verhalten sich die beiden anderen Species, *Saprolegnia monoica* und *S. spec. 1*. Zwar kommt es auch bei ihnen häufig vor, dass zwischen den gequollenen Sporen Zwischenräume von merklicher Breite erhalten bleiben, allein der gewöhnlichere Fall ist hier doch der, dass die Sporen bis zur dichten Berührung aufquellen und nur durch einfache Trennungslinien von verschiedener Deutlichkeit geschieden werden; und insbesondere sind hier die Trennungslinien gar nicht selten so undeutlich, dass sie nur bei angestrenzter Aufmerksamkeit gesehen werden können. Ja bei *Saprolegnia monoica* habe ich einige mal trotz aller Cautelen die Trennungslinien nicht sehen können, sie schienen vollständig der Wahrnehmung zu entschwinden (auf die Frage, ob man daraus auf ein thatsächliches völliges Verschwinden derselben zu schliessen berechtigt ist, soll unten noch eingegangen werden). Dem gegenüber sei hier aber hervorgehoben, dass ich bei der weitaus überwiegenden Mehrzahl der Sporangien von *S. monoica* und bei allen denjenigen von *S. spec. 1* und *S. Thureti*, die ich während des Stadiums der Quellung der Sporen ununterbrochen und mit den erforderlichen Cautelen beobachtet habe, die Trennungslinien unabhängig von dem Grade ihrer Deutlichkeit mit voller Gewissheit persistiren sah;

¹⁾ Um in diesem Fall sich von der Persistenz der Trennungslinien zu überzeugen, muss man schon vor der Trennung scharf auf die Oberfläche des Sporangiums einstellen, hinter einen bestimmten Complex von Sporenanlagen fixiren und die Trennungslinien ununterbrochen im Auge behalten, bis sie anfangen wieder deutlich zu werden. Diese Cautelen sind deshalb nöthig, weil im Inneren des Sporangiums wegen des die Einstellungsebene überdeckenden Plasma's alles viel undeutlicher ist und weil es die Beobachtung sehr erleichtert, wenn man den Ort der Trennungslinien genau kennt. Auch muss man nur genau senkrecht stehende Trennungslinien zur Beobachtung wählen, denn es braucht wohl nicht auseinander gesetzt zu werden, dass solche unter sonst gleichen Umständen viel schärfer zu sehen sind, als geneigt verlaufende.

und da die Zahl der in dieser Weise untersuchten Sporangien jeder der drei Species eine sehr erhebliche ist, so glaube ich behaupten zu können, dass das anscheinend völlige Schwinden der Trennungslinien bei *S. monoica* nur als seltene Ausnahme, bei *S. Thureti* und *S. spec. 1* aber überhaupt nicht vorkommt.

Das Verhalten der Trennungslinien lässt sich an dicken Sporangien meist nur in der Oberflächenansicht verfolgen; im optischen Längsschnitt ist dies aus dem Grunde nicht möglich, weil die ihn überlagernde Plasmanschicht trotz ihrer relativen Durchsichtigkeit die Beobachtung sehr erschwert und die Erkennung feinerer Strukturverhältnisse fast unmöglich macht. In dünneren Sporangien aber (sowie auch in dickeren, falls die Trennungslinien breit und scharf genug sind) erkennt man im optischen Längsschnitt, dass die Trennungslinien jetzt bis zur Membran durchgehen (noch augenfälliger wird diese Thatsache auf einem etwas späteren Stadium, wenn die Sporen sich an den Ecken abzurunden beginnen, vgl. Fig. 8). Es hat somit während des Aufquellens der Sporenanlagen eine Theilung des Protoplasma-Wandbeleges stattgefunden: das Sporangium hat aufgehört eine Zelle zu sein, die Sporenanlagen haben sich getrennt und sind zu isolirten Sporen geworden. Es bildet also das Stadium der Quellung den Höhe- und Wendepunkt in der Entwicklung des Sporangiums.

Eine sehr auffallende Erscheinung ist bisher noch nicht erwähnt worden. Befinden sich nämlich in dem Beobachtungstropfen Bacterien, was fast stets der Fall ist, so sammeln sich häufig während des Aufquellens der Sporen oder sehr bald nach vollendeter Quellung plötzlich schwärmende Bacterien, die früher höchstens in geringer Menge in der Nähe zu sehen waren, um das Sporangium an, um hier eine Zeitlang äusserst lebhaft sich zu bewegen und schliesslich sich wieder zu zerstreuen. Die Menge der sich ansammelnden Bacterien ist bald kleiner, bald grösser, manehmal geradezu erstaunlich gross; einmal sah ich sie um ein Sporangium eine Schicht bilden, deren Dicke ungefähr dem doppelten Durchmesser des Sporangiums gleich kam, und die so dicht war, dass sie eine Beobachtung der Vorgänge im Sporangium unmöglich machte. Einige wenige mal sah ich auch anstatt der Bacterien *Saprolegnia*-Zoosporen in grosser Zahl um Sporangien umherschwärmen. — Derartige Ansammlungen von Schwärmzuständen können nur darin ihren Grund haben, dass irgend eine Substanz aus dem Sporangium ausgeschieden wird, die eine anziehende Wirkung auf dieselben ausübt. Man könnte zunächst an Sauerstoff denken; allein abgesehen davon, dass ein Grund für eine plötzliche reichliche Sauerstoffausscheidung gar nicht einzusehen ist, könnte sie nur die Ansammlung von Bacterien, nicht aber diejenige von *Saprolegnia*-Zoosporen erklären, da auf letztere, wie weiter unten gezeigt werden soll, einseitiger Sauerstoffzutritt gar keinen Richtungsreiz ausübt. Zweitens wäre an die Ausscheidung einer Flüssigkeit zu denken, die Substanzen in Lösung enthält, welche für Bacterien und *Saprolegnia*-Schwärm-sporen gute Nährstoffe sind; es hat ja PFEFFER (12) gezeigt, dass beiderlei

Organismen sich nach Orten hinbewegen, von denen aus eine beliebige für dieselben als Nahrung brauchbare Substanz hinausdiffundirt, wenn sie gewisse Concentrationsgrenzen innehält — und dass auch die Beweglichkeit dieser Organismen in einer solchen Nährlösung erhöht wird. Die Bedeutung einer solchen Nährlösung könnte hier der Zellsaft des Sporangiums haben, von dem mit Wahrscheinlichkeit angenommen werden muss, dass er ausser anorganischen Salzen auch verschiedene organische Substanzen gelöst enthält. Falls nun thatsächlich Zellsaft aus dem Sporangium austritt, und zwar in Quantitäten, welche im Stande sind grosse Mengen schwärmender Bacterien von entfernten Orten herbeizuziehen, so muss das eine nicht unbedeutliche Verminderung des gesammten Sporangieninhaltes, eine Volumenabnahme des Sporangiums zur Folge haben. Die uns bereits bekannte, durch die Einwärtswölbung der Querwand und das Planwerden der Endwand des Fortsatzes bedingte geringe Volumenabnahme genügt nicht, um das Austreten offenbar grosser Zellsaftmengen zu erklären; es ist ausserdem eine Contraction der ganzen Sporangienwand zu erwarten. Und diese Erwartung bestätigt sich vollkommen. Misst man die Länge eines Sporangiums kurz vor dem Aufquellen der Sporen und alsbald nach demselben, so ergibt sich eine merkliche Verkürzung, die zwischen 1—4 Procent der Sporangienlänge schwankt, gewöhnlich aber ca. 2% derselben beträgt. Lässt man das Micrometer liegen und beobachtet durch dasselbe hindurch, so sieht man während des Aufquellens der Sporen die Verkürzung des Sporangiums unter seinen Augen sehr schnell, fast momentan, vor sich gehen. Die Messung wurde an sehr zahlreichen Sporangien der drei *Saprolegnia*-Arten ausgeführt und ergab überall positive Resultate, auch in den Fällen, wo keine Bacterien- oder Schwärmosporen-Ansammlung statt fand. Gemessen wurde notabene nur die Strecke von dem Ansatz der Querwand bis zum Ansatz der Endwand des Fortsatzes, so dass die oben angeführten Zahlen nur die Contraction der Seitenwände angeben; würde man die durch die Einwärtswölbung der Querwand und die Gestaltänderung des Fortsatzes bewirkte Verkürzung mit in Anschlag bringen, so würden sich die Zahlen noch merklich erhöhen. — Auf Messung der Breite der Sporangien musste verzichtet werden, denn diese ist zu gering, als dass eine Abnahme derselben um wenige Procente mittels eines gewöhnlichen mit der Hand verschiebbaren Ocularmicrometers (nur ein solches stand mir zur Verfügung) nachgewiesen werden könnte; es ist aber nicht daran zu zweifeln, dass auch die Breite in demselben Maasse wie die Länge abnimmt. Nehmen wir also an, dass alle drei Dimensionen des Sporangiums sich gleich stark verkürzen, so würde sich bei einer Verkürzung von 4% eine Volumenabnahme desselben um über 11,5% ergeben¹⁾; addiren wir dazu die durch die Einwärtswölbung der Querwand hervorgebrachte Volumenabnahme, die auf mindestens 1,5% veranschlagt werden kann (die durch die Formänderung des Fortsatzes bewirkte

1) $100 \left(\frac{100^3 - 96^3}{100^3} \right) = 11,5 \dots \dots$

ist hiergegen fast verschwindend klein), so ergibt sich eine Gesamt-
abnahme des Sporangienvolumens um über 13%; es wird also Zellsaft im
Betrage von über 13% des Volumens des ganzen Sporangiums während des
Aufquellens der Sporen ausgeschieden. Bei einer Verkürzung um 2% resp.
1% ergibt die gleiche Rechnung eine Volumenabnahme von 7½% resp.
4½%; das Quantum ausgeschiedenen Zellsaftes ist also immerhin noch
ercklecklich¹⁾ 2).

Wir haben jetzt die Frage nach den Ursachen der Veränderungen zu
beantworten, die mit der Sporangienmembran vor sich gehen. Die Ursache
der Contraction der Seitenwände liegt nahe. So lange der Protoplasma-
wandbeleg des Sporangiums intact ist, befindet sich letzteres im Zustande
des Turgors, die Membran ist also gespannt. Wenn sich nun der Wand-
beleg theilt, so wird der Turgor plötzlich aufgehoben, die Spannung der
leicht permeablen Cellulosemembran kann ausgeglichen werden; sie contrahirt
sich also bis zum spannungslosen Zustand, indem sie die überschüssige
Menge Zellsaft, die in dem verkleinerten Sporangium keinen Platz mehr

1) Da selbst im Minimalfalle die Zellsaftausscheidung noch so beträchtlich ist,
so könnte es befremdend erscheinen, dass die Bacterienansammlung ohne erkennbaren
Grund häufig ganz ausbleibt. Dies lässt sich aber mit Hilfe der Resultate PFEFFER'S (12)
in durchaus plausibler Weise erklären. PFEFFER hat festgestellt, dass 1. die anziehende
Wirkung der gelösten Substanz erst bei einer bestimmten Minimalconcentration (Reiz-
schwelle) auftritt; 2. dass von der Reizschwelle an die Wirkung zunächst mit der
Concentration steigt, dass aber bei einer gewissen (meist noch geringen) Maximal-
concentration eine abstossende Wirkung sich geltend macht, welche der Anziehung
das Gleichgewicht hält; 3. dass die Bacterien dem sogenannten WEBER'Schen psycho-
physischen Gesetz unterliegen, dass also die Reizschwelle von der Concentration der
umgebenden Flüssigkeit abhängig und zwar ihr direct proportional ist (es genügt
also eine geringe Steigerung der Concentration im Hängetropfen, um eine erhebliche
Erhöhung der Reizschwelle zu bewirken); 4. dass verschiedene Bacterienarten specifisch
sehr verschieden reizbar sind, und 5. dass die Reizbarkeit auch von der Temperatur
abhängt. — Wenn wir nun bedenken, dass die Concentration des Zellsaftes wohl
sicherlich variabel ist, dass die Concentration im flachen Hängetropfen schnell geringe
Aenderungen erleiden kann, dass in verschiedenen Culturen verschiedene Bacterien
vorhanden sind und dass sie auch in demselben Hängetropfen nie gleichmässig ver-
theilt sind etc., so verliert der variable Grad der Bacterienansammlung und ihr
häufiges Ausbleiben alles auffallende.

2) Ein ähnlicher Vorgang findet noch zu einer anderen Zeit statt. Ich hatte an
einigen Sporangien von *Dictyochus clavatus* bemerkt, dass während der Querwand-
bildung schwärmende Bacterien sich ansammelten, jedoch nur in einer schmalen Zone
unmittelbar an der Querwand. Daraufhin nahm ich Messungen an einigen Fliegen-
heinsporangien von *Saprolegnia Thuretii* vor und fand, dass thatsächlich manchmal
(aber wie es scheint, nicht immer) eine merkliche wenn auch nur geringe Verkürzung
des ganzen Fadens während der Querwandbildung stattfindet. Diese Erscheinung ist
wohl so zu erklären, dass bei der Bildung entweder der Hyaloplasmaseibe oder
der Querwand selbst der Protoplasma wandbeleg an der Grenze zwischen Tragfäden
und Sporangium eine momentane Continuitätstrennung erfährt — was den Austritt
einer bestimmten Menge Zellsaft zur Folge hat — und dass er darauf an der Spitze
des Tragfadens wieder zusammenschliesst.

hat, hindurchfiltriren lässt. — Die Spannung der Seitenwand muss schon vor der Abgrenzung des Sporangiums in gleichem Grade vorhanden gewesen sein, denn das abgegrenzte Sporangium wächst nicht mehr; die Volumenveränderungen, die es erfährt, bestehen nur in der Bildung des Fortsatzes und in der convexen Vorwölbung der Querwand. Daraus geht hervor, dass die Querwand sich durch eine grössere Dehnbarkeit auszeichnet als die Seitenwand. Wenn der Turgor des Sporangiums aufgehoben wird, würde sie spontan nur die Spannung ausgleichen und plan werden; da sie aber zugleich von der anderen Seite dem Druck des Tragfadeneinhalts ausgesetzt ist (welcher bisher nur deshalb nicht zur Geltung kam, weil er von dem Turgor des Sporangiums überwogen wurde), so wird sie sofort von diesem gedehnt und in das Sporangium hineingewölbt. — Auch die auf den ersten Blick räthselhaft erscheinende Formänderung des Fortsatzes ist nur eine einfache Folge der Aufhebung des Turgors. Es wurde schon erwähnt, dass die Endwand des Fortsatzes von Anfang an blasser und weniger scharf contourirt ist als die übrige Sporangienwand, insbesondere auch als die Seitenwand des Fortsatzes; dem entspricht auch eine grössere Dehnbarkeit der Endwand und dieser Eigenschaft verdankt dieselbe die gewölbte Form, die sie im turgescenzen Sporangium hat. Mit der Aufhebung des Turgors hört auch die Dehnung auf und die Endwand nimmt die ihr natürlich zukommende plane Gestalt an; die starren Seitenwände des Fortsatzes dagegen waren durch den Turgor nicht afficirt worden und bleiben daher auch jetzt unverändert. Dass dem so ist, davon kann man sich leicht durch einen Versuch überzeugen. Plasmolysirt man ein Sporangium in einem beliebigen früheren Stadium, so erleidet der Fortsatz ganz die nämliche Veränderung wie während der Trennung der Sporen; entfernt man darauf die plasmolysirende Lösung und ersetzt sie durch Wasser, so kehrt die Endwand wieder zu ihrer früheren gewölbten Gestalt zurück.

Wir haben nunmehr diejenigen Vorgänge kennen gelernt, die man in gewöhnlichen Sporangien während des Trennungsstadiums theils direkt sieht, theils erschliessen kann. Weit mehr sieht man aber in den inhaltsarmen Sporangien, wie sie in abgesehenem Material nicht selten auftreten. An diesen Sporangien, wo sich die Sporenanlagen in beträchtlichen Entfernungen von einander befinden, kann man nämlich im optischen Längsschnitt beobachten, wie sich der zarte Protoplasmawandbeleg zwischen je zwei Sporenanlagen von der Membran abhebt, sich in der Mitte theilt und wie die beiden Hälften desselben in die nunmehr isolirten Sporen eingezogen werden; auch die das Lumen durchsetzenden feinen Plasmafäden werden, zum Theil schon etwas früher, durchrissen und in die Sporen eingezogen. Gleichzeitig mit dem Abheben des Wandbeleges von der Membran findet die Gestaltsänderung des Fortsatzes und die Einwärtswölbung der Querwand statt. Ebenfalls zu derselben Zeit treten in den Sporen zahlreiche sehr kleine Vacuolen auf; in dem Maasse als dieselben sich vergrössern, sieht man die

Sporen langsam aufquellen bis zur definitiven Grösse, und das Protoplasma feinkörnig werden. Es ist hier vollkommen klar, dass die beiden Processe der Vacuolenbildung und des Aufquellens der Sporen Hand in Hand gehen. Die Erscheinung des Aufquellens erklärt sich sehr einfach, wenn wir die eigentlich selbstverständliche Annahme machen, dass das Protoplasma der Sporen das Bestreben hat Wasser aufzunehmen. Diesem Bestreben konnte bis jetzt nicht Genüge geleistet werden, weil die anzunehmende continuirliche Hautsicht die Endosmose hinderte; indem sich aber der Wandbeleg theilt, wird die Hautsicht an den Trennungsstellen unterbrochen, und bevor sie reconstituirt werden kann, wird Zellsaft in das Protoplasma der Sporen aufgenommen, was das Aufquellen der Sporen zur Folge hat. Der aufgenommene Zellsaft resp. ein Theil desselben wird im Innern der Sporen alsbald in Form der wechselnden Vacuolen abgeschieden. Hiernach sind also Quellung und Vacuolenbildung zwei gleichzeitig eintretende Folgen einer gemeinsamen Ursache, der Zellsaftaufnahme in die Sporen. — Die Quellung der Sporen kann auch hier bis zu naher gegenseitiger Berührung und polygonaler Abplattung gehen; häufig aber kommen die Sporen gar nicht zur Berührung, sondern bleiben völlig frei liegen, gerundete Formen beibehaltend; so in Fig. 13, die durchaus noch keinen extremen Fall darstellt. Uebrigens kommt es auch in normalen Sporangien ab und zu vor, dass die Sporen im Zustande maximaler Quellung mehr oder weniger gerundet bleiben; wie denn überhaupt ein directes Verhältniss zwischen der Nähe der Berührung und dem disponiblen Raum nicht besteht, weil der Grad des Aufquellens nicht völlig gleich zu sein braucht.

So beträchtlich auch die Unterschiede in dem Verhalten gefüllter und normaler Sporangien einerseits und inhaltsarmer andererseits auf den ersten Blick scheinen, so sind sie doch nur eine Folge der in beiden Fällen verschiedenen Entfernung der Sporenanlagen von einander. Der geringe seitliche Abstand der Sporenanlagen in den gefüllten und normalen Sporangien macht es unmöglich, die Abhebung und Theilung des Wandbeleges zu sehen; man kann sich aber indirect überzeugen, dass dieser Vorgang auch hier das primäre ist. Wenn man nämlich auf die Aufeinanderfolge der Veränderungen genau achtet, so findet man, dass die Gestaltänderung des Fortsatzes und die Einwärtswölbung der Querwand der Quellung der Sporen vorausgehen, erstere sind aber schon die Folge der Aufhebung des Turgors, also der Theilung des Protoplasmandbeleges. Ferner constatirt man bei genauer Beobachtung, dass auch hier zu Beginn des Aufquellens der Sporen sehr kleine Vacuolen in ihnen auftreten, die sich mit zunehmendem Aufquellen vergrössern; da aber die Sporen hier viel näher bei einander liegen als in den inhaltsarmen Sporangien, so ist auch das Maximum ihres Volumens viel schneller erreicht als dort, nämlich bevor noch die Vacuolen ihre definitive Grösse erreicht haben; dadurch wird der Anschein hervorgerufen, als seien Quellung der Sporen und Vacuolenbildung zwei ganz unabhängige Processe, von denen der zweite erst nach Vollendung des ersten eintritt.

Fassen wir noch einmal die beschriebenen Vorgänge kurz zusammen. Der bisher das ganze Sporangium auskleidende zarte protoplasmatische Wandbeleg hebt sich zwischen den Sporenanlagen von der Membran ab, wird durchrissen und in die nunmehr isolirten Sporen eingezogen. Hierdurch wird der Turgor des Sporangiums aufgehoben; infolgedessen wird die gewölbte Endwand des Fortsatzes plan, die convexe Querwand wird concav in das Sporangium hineingewölbt, die gedehnte Seitenwand contrahirt sich und ein beträchtlicher Theil des Zellsaftes filtrirt durch die Membran hinaus. Der übrige Theil des Zellsaftes wird ganz oder grösstentheils in die aufquellenden Sporen, deren Protoplasma gleichzeitig gleichmässig feinkörnig wird, aufgenommen und hier in Form wechselnder Vacuolen wieder abgetrennt; ganz, wenn das Aufquellen der Sporen bis zur unmittelbaren gegenseitigen Berührung geht — grösstentheils, wenn zwischen den aufgequollenen Sporen noch schmale oder breitere Zwischenräume verbleiben.

Der Zustand der maximalen Quellung der Sporen hält nur kurze Zeit, höchstens ein paar Minuten an, gewöhnlich um so länger, je dichter die Berührung der Sporen war. Allmählig verschwinden die wechselnden Vacuolen, es bleiben schliesslich nur wenige kleine erhalten. Währenddessen werden die Trennungslinien, wofern sie undeutlich geworden waren, wieder schärfer und breiter. Wo sie ganz verschwunden zu sein schienen, treten sie jetzt auf, soweit sich constatiren lässt, alle gleichzeitig; bei ihrem ersten Auftreten sind sie so undeutlich, dass es unentschieden bleiben muss, ob sie nicht aus Körnern zusammengesetzt sind, alsbald aber nehmen sie das Aussehen einfacher scharfer Linien an.

Aus der Literatur ist über das eben besprochene Stadium der maximalen Quellung der Sporen nicht viel anzuführen, denn von den meisten Beobachtern ist es völlig übersehen worden und den wesentlichen Vorgang desselben, als welcher unzweifelhaft die Trennung der Sporen anzusehen ist, hat niemand erkannt.

Die Einwärtswölbung der Querwand wird nur von PRINGSHEIM (13, pag. 403), DE BARY (1, pag. 478) und BÜ-GEN (7, pag. 12) erwähnt. Die Formänderung des Fortsatzes wird von den ersteren beiden Autoren abgebildet (13, Taf. 46, Fig. 8 und 9; 1, Taf. VII, Fig. 1 und 2), PRINGSHEIM gedenkt ihrer auch im Text (13, pag. 403). Sonst ist von dem Fortsatz überhaupt nur noch kurz die Rede bei UNGER (20, wo die unrichtige Angabe gemacht wird, dass der Fortsatz von seiner Entstehung an ununterbrochen sich verlängert), bei THURET (19) und BÜ-GEN (7, pag. 16, nur für *Leptomitus*).

Das Aufquellen der Sporen hat schon der erste Beobachter, UNGER, gesehen und beschreibt es vollkommen richtig (20); nach ihm nehmen die Sporen an Ausdehnung zu, bis sie schliesslich an einander gepresst liegen, polygonal geworden und das Sporangium ganz ausfüllen; er erwähnt auch der wechselnden Vacuolen. — LEITGER (9) beginnt seine Schilderung der Entwicklung des Sporangiums von *Dictyuchus monosporus*, wie es scheint,

mit dem Stadium der grössten Quellung der Sporen, indem er glaubt, dass das Sporangium ganz mit homogenem Protoplasma erfüllt ist; alles vorhergehende hat er offenbar nicht gesehen. — WALZ (21, pag. 706) hat das Aufquellen der Sporen beobachtet und sagt darüber: „Die Contouren werden fast unkenntlich, so dass die Existenz der Zoosporen nur durch ihre Zellkerne (dafür mag WALZ vielleicht die Vacuolen gehalten haben) merklich wird“. Er begeht aber einen kaum begreiflichen Irrthum, indem er dieses Undeutlichwerden der Contouren nicht durch eine Quellung der Sporen, sondern dadurch zu Stande kommen lässt, dass eine innere Wandschicht des Sporangiums aufquillt und so die Sporen aneinander presst. — STRASBURGER (18, pag. 57 und 58) sah einmal in einem inhaltsarmen Sporangium die Sporen bis zur dichten Berührung aufquellen, aber durch helle Streifen getrennt bleiben; ferner beobachtete er an unter Deckglas sich entwickelnden Sporangien ein Verschmelzen der Sporen zu homogenem Plasma, erklärt aber dieses Verhalten für ein abnormes. — Erst BÜSGEN (7) gebührt das Verdienst, den Vorgang als normal erkannt und dessen allgemeine Verbreitung bei den *Saprolegniaceen* nachgewiesen zu haben. Die nach seiner Ansicht schon vorher isolirten Sporen quellen auf und verschmelzen derart miteinander, dass das Sporangium ganz von völlig homogenem feinkörnigem Protoplasma erfüllt wird, in dem alsbald die wechselnden Vacuolen auftreten (7, pag. 11).

Darin dass BÜSGEN die Trennungslinien stets völlig schwinden lässt, besteht ein wesentlicher Unterschied seiner Darstellung des Vorganges von der oben gegebenen. Doch erklärt sich dieser Unterschied zur Genüge aus dem verschiedenen Gange unserer Untersuchung und der daraus resultirenden verschiedenen Fragestellung. BÜSGEN untersuchte nur inhaltreiche Sporangien solcher *Saprolegniaceen*, bei denen dichte Berührung der aufgequollenen Sporen und mehr oder wenige undeutliche Trennungslinien Regel sind; die von ihm untersuchten *Saprolegnia*-Arten zählt er zwar nicht auf, man kann aber mit Sicherheit annehmen, dass *S. Thureti*, bei der ihm der wahre Sachverhalt nicht hätte entgehen können, nicht darunter gewesen ist. Durch keine eclatanten Fälle auf das Persistiren der Trennungslinien aufmerksam gemacht, richtete er sein Augenmerk gar nicht auf dasselbe, sondern nur auf das Eintreten seines „homogenen Zustandes“; und da er überdies, wie es scheint, bei nicht genügend starker Vergrösserung arbeitete, so kann es gar nicht Wunder nehmen, dass er das Persistiren der Trennungslinien übersehen hat.

Es folgt nun nach BÜSGEN eine zweite Differenzirung der Sporen, die ebenso wie die erste verlaufen soll: es tritt ein Netz von Körnerlinien auf, die darauf zu einer hyalinen Zwischensubstanz aufquellen.

Dieser höchst eigenthümliche, ich möchte sagen unbegreifliche Vorgang einer zweimaligen Differenzirung der Sporen fällt natürlich aus der Discussion fort, da sich gezeigt hat, dass ein völliges Verschmelzen der Sporen zu homogenem Plasma im allgemeinen keineswegs stattfindet, die erste Differenzirung also gar nicht rückgängig gemacht wird. — Nur bei den wenigen

Sporangien von *Saprolegnia monoica*, wo die Trennungslinien ganz zu schwinden schienen, fragt es sich, ob man mit BÜSGEN von einer zweimaligen Differenzirung der Sporen reden soll. Ich muss gestehen, dass es mir nicht recht behagt, für diese paar exceptionellen Fälle eine zweimalige Differenzirung anzunehmen, während sich die Sporen nicht nur der übrigen *Saprolegnieen*, sondern auch der grossen Mehrzahl der Sporangien derselben Art mit einer einmaligen Differenzirung begnügen. Nothwendig ist eine solche Annahme jedenfalls nicht. Es ist nämlich die Möglichkeit in Betracht zu ziehen, dass sich die anscheinend schwindenden Trennungslinien bei besseren optischen Hilfsmitteln als persistirend erweisen würden. Für diese Möglichkeit scheinen mir die Thatsachen zu sprechen, dass erstens die neuen Trennungslinien, soweit sich feststellen lässt, stets genau an den Orten der alten auftreten (wie auch schon BÜSGEN angiebt), und zweitens dass ich nie eine der wechselnden Vacuolen an den Stellen auftreten sah, wo sich die Trennungslinien befunden hatten; auf diese beiden Punkte habe ich besonders geachtet. Hätten nun die Sporen ihre Individualität ganz aufgegeben und wäre das Sporangium wirklich von ganz homogenem ungetheiltem Protoplasma erfüllt, so wären diese beiden Thatsachen schwer zu verstehen; hingegen stehen sie mit der Annahme vorzüglich im Einklang, dass die Grenzen zwischen den Sporen, wenn auch für uns nicht sichtbar, bestehen bleiben.

Was die Körnerlinien anbetrifft, so kann von denselben da natürlich keine Rede sein, wo die Sporen durch Zwischenräume von merklicher Breite oder durch scharfe continuirliche Linien getrennt bleiben. Nur in den selteneren Fällen sehr undeutlicher Trennungslinien konnte, wie schon bemerkt, die Möglichkeit nicht ausgeschlossen werden, dass dieselben eine Zeit lang aus Körnern zusammengesetzt sind; ich halte dies aber nicht für wahrscheinlich; deutliche Körnerlinien kommen jedenfalls überhaupt nicht vor.

Zum zweiten Mal tritt uns jetzt die Frage entgegen, ob die Annahme einer gallertigen „Zwischensubstanz“ zwischen den Sporen gerechtfertigt ist. Dieselbe kann jetzt nicht so ohne weiteres abgewiesen werden wie vorhin, denn die theoretischen Erwägungen, die sich für oder gegen in's Feld führen lassen, sind complicirter Natur; sie hängen mit der Frage nach der Mechanik der Sporenentleerung zusammen und können erst ein anderes Mal mit dieser Frage zusammen erörtert werden. In Bezug auf das Thatsächliche sei jedoch gleich bemerkt, dass sich die Zwischensubstanz jetzt ebensowenig sehen oder durch Reagentien nachweisen lässt, wie diejenige, welche einige Autoren bei der Differenzirung der Sporenanlagen auftreten lassen. — Falls eine Zwischensubstanz jetzt gebildet wird, so ist keine andere Entstehung derselben denkbar, als nur durch Secretion aus den Sporen. Dies ist überall da selbstverständlich, wo die Sporen durch Zwischenräume von merklicher Breite oder durch einfache scharfe Linien getrennt werden; nur wo die Trennungslinien undeutlich sind und die Möglichkeit offen gelassen wurde, dass sie aus Körnern bestehen könnten, ist zu beweisen, dass die Zwischensubstanz nicht durch Quellung dieser entstehen

kann. Wäre letzteres der Fall, so müssten die hypothetischen Körnerlinien direct in helle Streifen von einer gewissen Breite sich verwandeln, dies geschieht aber nicht, sondern sie gehen zuerst in scharfe einfache Linien über, die einerseits unzweifelhaft nicht aus Körnern bestehen, andererseits die Möglichkeit des Vorhandenseins von Zwischensubstanz zwischen den Sporen ausschliessen, da diese einander noch unmittelbar berühren; darauf erst weichen die Sporen etwas auseinander, so dass die scharfen einfachen Linien in schmale Zwischenräume übergehen.

Wenn die Trennungslinien völlig scharf geworden sind und eine gewisse Breite erlangt haben, so beginnt eine allmähliche Contraction und Abrundung der aufgequollenen Sporen. Sie runden sich zunächst an den Ecken ab (Fig. 8), später nimmt ihr ganzer Körper eine unregelmässig rundliche Gestalt an (Fig. 9). Dabei treten die Sporen allmählig ein wenig von der Membran des Sporangiums zurück, diese erscheint infolgedessen jetzt sehr deutlich doppelt contourirt (Fig. 8; 9). — Besonders weit tritt die vorderste Spore von der Endwand zurück, so dass der Fortsatz ganz frei von Sporen wird und sich an der Spitze des Sporangiums ein grösserer leerer Raum bildet (vgl. Fig. 9 und 10, in denen beiden dieser Raum relativ klein ist). Hierbei findet eine eigenthümliche Erscheinung statt. Es wurde schon früher erwähnt, dass das Protoplasma an der Endwand des Fortsatzes besonders fest anhaftet, von der übrigen Sporangienmembran dagegen sich ohne weiteres ablösen lässt. Dementsprechend lösen sich jetzt zwar die übrigen Sporen ohne alle Complicationen von der Membran ab, die vorderste Spore aber bleibt bei ihrem Zurücktreten mit der Endwand durch eine Schicht hyalinen Plasma's in Verbindung; diese Schicht, welche anfangs die ganze Breite der Endwand einnimmt, wird bei dem weiteren Zurücktreten der Spore zu einem dicken Strang ausgezogen, der sich ferner in mehrere dünne Fäden zu spalten pflegt. (Fig. 9 stellt dieses Verhalten dar, nur mit der Modification, dass hier zwei vorderste Sporen vorhanden sind; der Hyaloplasmastrang *p* ist in zwei Arme gespalten, von denen jeder zu einer Spore geht.) Endlich werden die Plasmastränge oder -fäden durchrissen und in die Spore eingezogen. — Dieses Verhalten deutet wiederum auf eine besondere Beschaffenheit der Endwand des Fortsatzes hin; dieselbe muss irgendwie in einem besonders engen Connex mit dem Protoplasma stehen. Man muss annehmen, dass das Protoplasma entweder direct in die Substanz der Endwand eingedrungen ist oder doch dass es derselben fest angeschmiegt ist, so dass eine dünne, nicht sichtbare Schicht desselben auch nach der Ablösung der Spore an der Endwand haften bleibt.

Ungefähr 6—10 Minuten nach der Trennung der Sporen treten die Cilien auf. Das cilientragende, also vordere Ende der Sporen zeigt keine bestimmte Orientirung, es liegt bald der Spitze, bald der Basis, bald den Seiten des Sporangiums zugekehrt. Nur an der vordersten Spore treten die

Cilien constant an der dem Fortsatz zugekehrten Seite auf, und da gerade zwischen ihr und der Endwand des Fortsatzes sich ein grösserer freier Raum befindet, so lässt sich hier die Entstehung der Cilien sehr bequem verfolgen. Sie werden zuerst als ganz kurze, gerade, pendelartig hin- und herschwingende Borsten sichtbar; in dem Maasse als sie in die Länge wachsen, was ziemlich schnell geschieht, werden ihre Bewegungen lebhafter, und zuletzt sieht man sie als lange zarte Fäden, die schnelle, peitschenartige Schwingungen ausführen. Es unterliegt hier gar keinem Zweifel, dass die Cilien allmählig aus der Spore hervordachsen, und dasselbe gilt, nebenbei bemerkt, auch für die Cilien des zweiten Schwärmstadiums. — Hand in Hand mit der fortschreitenden Ausbildung der Cilien beginnt eine anfangs kaum merkliche, aber zusehends stärker werdende wackelnde Bewegung der Schwärmsporen, die zuletzt, kurz vor dem Ausschwärmen, einen sehr lebhaften Character annimmt.

Während der Cilienbildung oder kurz vorher oder nachher geht ein Process vor sich, der nur noch in den Oogonien der *Saprolegnien* sein Analogon findet (DE BARY, 3, Kap. 7) und der in den Sporangien merkwürdigerweise von allen Beobachtern übersehen worden ist. An einzelnen Stellen der Sporen bilden sich nämlich warzenförmige Vorsprünge, die mehr und mehr hervortreten und schliesslich sich durch Abschmürung von der Spore lösen. Die so gebildeten isolirten Protoplasmaklümpchen bewegen sich eine kurze Zeit langsam umher, ohne jedoch ihren Ort beträchtlich zu verändern und werden darauf wieder von den Sporen eingeschluckt, so weit constatirt werden konnte immer von den nämlichen, von denen sie herkommen. Das Einschlucken geschieht ebenfalls allmählig: das Plasmaklümpchen legt sich an die Spore an, zwischen beiden tritt ein schmales Verbindungsstück auf, das bald breiter wird, so dass das Klümpchen nur noch als eine flache Warze erscheint, die zuletzt ganz in der Spore aufgeht. (Fig. 10 stellt einen Theil eines Sporangiums in dem in Rede stehenden Stadium dar; *kk* sind die Plasmaklümpchen, bei *k'* ist ein solches gerade im Begriff abgeschnürt oder eingeschluckt zu werden.) Noch sind die ersten Plasmaklümpchen nicht alle eingeschluckt, so werden schon wieder neue abgeschnürt, und dieses Spiel dauert eine Zeitlang, etwa 1 Minute oder etwas länger an. Schliesslich werden sie alle wieder in die Sporen aufgenommen, ohne dass mit den letzteren irgendwelche bleibende Veränderung vor sich gegangen wäre; nur ausnahmsweise passirt es, dass ein Theil der Plasmaklümpchen persistirt, zusammen mit den Sporen aus dem Sporangium entleert wird und zu Grunde geht; die Sporen selbst verhalten sich in diesem letzteren Falle ganz normal. — Durch diese seine anscheinend vollständige Erfolglosigkeit wird der beschriebene Vorgang zu einem sehr merkwürdigen und räthselhaften.

Die Grösse der ausgestossenen Plasmaklümpchen, welche ganz das Aussehen gewöhnlichen feinkörnigen Protoplasma's haben, ist sowohl in verschiedenen Sporangien als auch innerhalb desselben Sporangiums eine sehr variable;

die kleinsten erscheinen als einfache Körnchen, die grössten erreichen in inhaltsarmen Sporangien manchmal den halben Durchmesser der Sporen selbst. In den inhaltsarmen Sporangien pflegen überhaupt die Plasmaklümpchen besonders gross und auch besonders zahlreich zu sein; in den gewöhnlichen Sporangien sind sie kleiner (meist von ungefähr der Grösse wie in Fig. 10) und weniger zahlreich, aber immerhin kommen auch hier während des Höhepunktes des Processes deren gewöhnlich mehrere auf jede Spore.

Wenn die Ausstossung der Plasmaklümpchen und die Cilienbildung beendet sind, erfahren die Sporen keine wesentlichen Veränderungen mehr. Nur runden sie sich unter geringer Contraction noch mehr ab und nehmen eine regelmässig ovale, an dem cilientragenden Ende etwas zugespitzte Gestalt an. Sie bestehen aus sehr hellem durchsichtigem feinkörnigem Plasma, das nur wenige grössere Körner führt und drei peripherische Vacuolen enthält, von denen wenigstens eine pulsirend ist, wie ich mich auf einem allerdings späteren Stadium überzeugen konnte¹⁾.

Behandelt man ein Sporangium mit einer beliebigen Jodlösung, so nimmt das Protoplasma der Sporen nur in dem der Sporangiumwand zugekehrten Theil, etwa einem Viertel seiner ganzen Masse, eine braune Färbung an, während ihre übrige Substanz sich nur hell gelblich färbt. Diese eigenthümliche Vertheilung der Substanz, von der an frischen Sporen nichts zu erkennen ist und die zu der Insertion der Cilien keinerlei Beziehung zeigt, bleibt auch nach dem Ausschwärmen der Sporen erhalten — wie lange, habe ich nicht untersucht. In der braunen Partie befinden sich hart an der Peripherie mehrere durch Jod schwarz werdende Punkte oder Körner, die ebenfalls ohne Jodbehandlung absolut nicht zu erkennen, resp. von den anderen Körnern zu unterscheiden sind; es gelang mir nicht, über ihre Natur etwas näheres zu ermitteln. Diese schwarzen Punkte treten übrigens schon sehr früh in dem Sporangiuminhalt auf, jedenfalls vor der Differenzirung der Sporenanlagen, vielleicht schon vor der Querwandbildung; sie lassen sich ebenfalls in den bereits ausgeschwärmten Sporen nachweisen. In den vegetativen Schläuchen scheinen sie ganz zu fehlen.

Die Entleerung geschieht so, dass die erste Spore, die bis dahin immer noch in einer bestimmten Entfernung von dem Scheitel des Sporangiums sich gehalten hatte, plötzlich in den Fortsatz einrückt und, während die Endwand in noch zu besprechender Weise schwindet, in's Freie gelangt, um nach einigen unentschlossenen Bewegungen davonzueilen; die übrigen

1) Auch im zweiten Schwärmstadium besitzen die Sporen eine (und zwar hier sicher nur eine) pulsirende Vacuole, wie schon LEITGER (9) angiebt und wie auch ich mehrfach beobachtet habe; sie befindet sich an der Insertionsstelle der Cilien. — Es sind somit die Schwärmosporen der *Saprolegnien* zu der von PFEFFER (11) gegebenen Zusammenstellung pflanzlicher Organismen, bei denen pulsirende Vacuolen bekannt sind, hinzuzutügen.

Sporen folgen der ersten auf dem Fusse nach. Der Beginn der Entleerung ist fast immer stürmisch, der erste Theil der Sporen rückt dicht gedrängt vor; diesen Character behält die Entleerung wohl in der Mehrzahl der Fälle bis zum Ende bei. Fast ebenso häufig lässt die Energie der Entleerung bald nach, die späteren Sporen bewegen sich langsam, ohne zu eilen, der Oeffnung zu, kehren oft wieder um und finden manchmal erst nach minutenlangem Umherirren den Ausweg; nicht selten gelangen die letzten Sporen überhaupt nicht hinaus, sondern kommen in dem Sporangium zur Ruhe — wie schon mehrere der älteren Autoren hervorgehoben haben. — Bei dem Ausschwärmen geht die erste Spore stets mit dem cilientragenden Ende voran; die übrigen befolgen hierin keine Regel, gehen vielmehr ebenso häufig mit dem vorderen wie mit dem hinteren Ende, die schwingenden Cilien nachschleppend, als auch endlich mit der einen Seite voran.

Die Austrittsöffnung kann auf sehr verschiedene Weise zu Stande kommen. In dem bei weitem häufigsten Falle schmiegt sich die erste Spore der Endwand des Fortsatzes dicht an und wölbt sie bei ihrem weiteren Vorrücken anscheinend widerstandslos bis zu etwa halbkugelförmiger Gestalt vor; in diesem Stadium entschwindet die während der Vorwölbung zusehends blasser und undeutlicher gewordene Endwand vollständig der Wahrnehmung und nach vollzogener Entleerung ist keine Spur mehr von ihr zu sehen, während die Seitenwände des Fortsatzes ihre Lage und ihre scharfen Contouren unverändert beibehalten. — Manchmal sieht man aber, noch bevor die erste Spore sich in Bewegung gesetzt hat, die Endwand plötzlich blasser werden und verschwinden, worauf alsbald die Entleerung beginnt. — Ferner habe ich einigemal beobachtet, dass die Endwand von den andrängenden Sporen wie ein an einem Charnier befestigter Deckel abgehoben wurde, und erst einige Zeit nach vollendeter Entleerung verschwand. — In den sehr seltenen Fällen endlich, wo die Endwand scharf contourirt, also ungewöhnlich fest und starr ist und dem Druck der ersten Spore nicht nachgiebt, presst sich diese durch ein äusserst enges, nicht direct wahrnehmbares Loch in der Endwand hindurch, dabei in mehrere Stücke zerreissend; dasselbe Loos erleiden auch noch einige folgende Sporen, aber bei ihrem Durchtritt erweitern sie das Loch so weit, dass die übrigen zwar mit grosser Mühe und sehr langsam, aber doch intact sich hindurchzwingen können. In diesem Fall bleibt ein ansehnlicher Theil der Endwand längere Zeit nach der Entleerung erhalten und es bleibt fraglich, ob derselbe überhaupt jemals ganz verschwindet.

Längenveränderungen des Sporangiums sind während und vor der Entleerung nicht gut möglich, da ja die Membran von der Trennung der Sporen an sich in einem spannungslosen Zustand befindet und mit dem Protoplasma in keiner Berührung mehr steht, also ein todttes Gebilde ist. Da aber UNGER (20) eine bis zur Entleerung andauernde Verlängerung des Sporangiums und BRAUN (6, pag. 199) indirect eine Verkürzung desselben während der Entleerung behauptet (er sagt nämlich, dass die Entleerung durch die Elasticität

der Membran bewirkt wird), so sah ich mich veranlasst, nichtsdestoweniger Messungen anzustellen, welche ausnahmslos das vorauszusehende Resultat ergaben, dass das Sporangium von der Trennung der Sporen an überhaupt keinerlei Grössenveränderungen mehr erfährt.

Die Zeit, welche von der Trennung der Sporen bis zur Entleerung derselben vergeht, ist bei Entwicklung unter normalen Bedingungen (im Hängetropfen in sauerstoffhaltigem Wasser) für die Species ziemlich constant. Bei *Saprolegnia Thureti* schwankt sie zwischen 14—16 Minuten; bei *S. spec. 1* und *S. monoica* zwischen 16—18, selten bis 20 Minuten. — Die Zeit, welche ein Sporangium zu seiner Entwicklung bedarf, beträgt somit ca. $1\frac{3}{4}$ Stunden (nämlich: 1 Stunde von der Abgrenzung bis zur Differenzirung der Sporenanlagen; 25 Minuten von da bis zur Trennung der Sporen; 14—20 Minuten von da bis zur Entleerung); doch kann sie ausnahmsweise, auch bei Entwicklung unter normalen Bedingungen beträchtlich länger dauern, in einem beobachteten Falle z. B. ungefähr 4 Stunden.

Meine Untersuchungen über die Mechanik der Entleerung der Sporen haben bisher nur gezeigt, dass die Frage eine sehr schwierig zu lösende ist. Ich behalte mir vor, dieselben nach ihrer Vervollständigung in einer späteren Arbeit zu publiciren.

Kapitel II. Andere Saprolegnien.

Da die Sporangienentwicklung bei den übrigen von mir untersuchten *Saprolegnien* im grossen und ganzen sich derjenigen der im ersten Kapitel behandelten *Saprolegnia*-Arten gleich verhält, so kann hier von einer vollständigen Beschreibung derselben abgesehen werden und kann ich mich hauptsächlich darauf beschränken, die Unterschiede hervorzuheben.

Achlya polyandra bildet in Mehlwurmculturen grosse, dicke, meist gefüllte Sporangien. Die der spindelförmigen sich nähernde Gestalt und der grobkörnigere, dunklere Inhalt verleihen ihnen einen von *Saprolegnia*-Sporangien abweichenden Habitus. Durch die angeführten Eigenschaften werden die auf Mehlwürmern gebildeten *Achlya*-Sporangien für die Beobachtung der Details der Sporenentwicklung ziemlich ungünstig. Auf Fliegenbeinen wollte sich die *Achlya* nicht recht entwickeln. Dagegen gelang es mir einige mal, in abgeschnittenem Material eine reichliche Sporangienbildung zu erzielen; es bildeten sich solche von allen möglichen Grössen, bis zu zehnsporigen herab, darunter sowohl gefüllte als auch viele normale und inhaltsarme; ich war daher in der Lage, an einer beträchtlichen Zahl Sporangien von den verschiedensten Eigenschaften die Entwicklung genau zu verfolgen. Ausser diesen untersuchte ich auch noch die wenigen ganz grossen, nicht gefüllten Sporangien, die in meinen Mehlwurmculturen aufzutreiben waren.

Bis auf die der Entleerung vorausgehenden Vorgänge gleicht die Entwicklung vollkommen derjenigen von *Saprolegnia*. Die Details der Differenzirung der Sporenanlagen sind klarer und übersichtlicher als bei dieser. Was den Grad der Quellung der Sporen im Trennungsstadium betrifft, so wurden alle bei *Saprolegnia* beschriebenen Modalitäten auch hier beobachtet, mit Ausnahme des völligen Schwindens der Trennungslinien; am häufigsten ist das Aufquellen bis zur dichten Berührung mit mehr oder weniger undeutlichen Trennungslinien. — Die Ausstossung der Plasmaklümpchen beobachtete ich in einigen kleinen Sporangien, in grösseren und ganz grossen gelang es mir nicht sie zu sehen, womit aber nicht ihr Fehlen behauptet sein soll. — Bis zu diesem Zeitpunkt waren die kleinen Sporangien, in der Entwicklung sowohl als auch im Habitus, denen von *Saprolegnia* so durchaus ähnlich, dass ich jedesmal von neuem in Zweifel gerieth, ob ich nicht ein Versehen begangen und wirklich *Saprolegnia* vor mir habe, welche Zweifel erst durch das nun folgende gehoben wurden. Anstatt nämlich jetzt, wie bei *Saprolegnia*, Cilien zu bilden und sich zu eiförmiger Gestalt abzurunden, ziehen sich die Sporen alsbald nach dem Verschwinden der Plasmaklümpchen von der Membran zurück und nach der Axe des Sporangiums zusammen, hier sich allmählig dicht aneinanderdrängend, so dass die einzelnen Sporen oft nicht mehr scharf zu unterscheiden sind. Darauf beginnt die Entleerung, die Sporenmasse durchbricht in nicht näher verfolgter Weise die Endwand und ordnet sich vor der Mündung des Sporangiums zu dem bekannten Köpfchen an. Die Entleerung hat stets einen stürmischen Character. Die einen compacten Cylinder bildende Sporenmasse rückt nicht in toto vor, sondern ihre Basis bleibt zunächst der Querwand anliegen; der Cylinder wird dünner aber nicht kürzer, wie wenn er von den Seiten zusammengedrückt würde, wobei die Sporen eine spindelförmige Gestalt annehmen, erst später beginnt auch die basale Partie vorzurücken. Häufig geschieht es, dass während der Entleerung die Sporenmasse in mehrere Theile, gegen Ende derselben manchmal selbst in die einzelnen Sporen zerfällt; man sieht alsdann die Sporen durch lange dünne Fäden mit einander zusammenhängen, welche ganz das Aussehen von Protoplasma haben und ganz allmählig in die fein ausgezogenen Spitzen der Sporen übergehen. Es ist wohl nicht anders denkbar als dass diese Fäden aus den Plasmaverbindungen hervorgehen, die zwischen den Sporenanlagen ausgespannt waren und die hier, im Gegensatz zu *Saprolegnia*, während der Trennung der Sporen grossentheils erhalten bleiben dürften; nachweisen lässt sich dies Persistiren der Plasmaverbindungen freilich nicht, da die Sporen von der Trennung an immer mehr oder weniger nahe bei einander liegen bleiben.

Der Zeitraum zwischen der Trennung der Sporen und der Entleerung ist bei *Achlya* noch kürzer als bei *Saprolegnia*. In zwei von verschiedenen Orten stammenden Materialien betrug derselbe mit auffallender Constanz 9 resp. 11—12 Minuten.

Gelegentlich habe ich auch einen Theil der Entwicklung eines grossen

Sporangiums von *Achlya oblongata* (DE BARY)¹⁾ beobachten können und hier die Anwesenheit eines die Sporenanlagen verbindenden Plasmawandbeleges sowie das Persistiren deutlicher Trennungslinien im Quellungsstadium constatirt.

Dictyuchus clavatus hat grosse, dick keulenförmige, fast ausnahmslos gefüllte Sporangien, mit breit abgerundetem Scheitel ohne Fortsatz; dieselben zeichnen sich durch ein ganz besonders dunkles undurchsichtiges Protoplasma aus. In Fliegenbeinculturen werden die Sporangien zwar viel kleiner, behalten aber alle ihre sonstigen Eigenschaften. Auch in abgesehenem Material bilden sich immer wieder dieselben keulenförmigen gefüllten Sporangien und zwar nur spärlich. *Dictyuchus* bildet also wohl das denkbar ungünstigste Material für die Untersuchung der subtilen Vorgänge und Structurverhältnisse, auf die es uns ankommt. Da er aber das Haupt-Untersuchungsobject BÜSEGEN'S (7, pag. 9—13) gewesen ist, an dem derselbe seine von den meinigen abweichenden Resultate in erster Linie gewonnen hat, so sah auch ich mich genöthigt, dieses Object einer eingehenden Untersuchung zu unterwerfen. Ich beobachtete zahlreiche Fliegenbeinsporangien und mehrere grosse Sporangien, die wenigstens an einer Stelle ein kleines Lumen enthielten; von den grossen gefüllten abstrahirte ich von vornherein ganz, da voranzusehen war, dass an diesen so gut wie nichts zu sehen sein wird.

Das Resultat war, dass auch bei *Dictyuchus* die Entwicklung, bis auf die letzten Vorgänge, in allen wesentlichen Punkten ebenso verläuft wie bei *Saprolegnia*. In den gefüllten Sporangien war zwar einiges nicht mit der wünschenswerthen Klarheit zu sehen, doch ergab wenigstens die Beobachtung nichts, was auf ein irgendwie abweichendes Verhalten hingedeutet hätte. Die aufgequollenen Sporen sah ich nur ganz selten, aber dann unzweifelhaft, durch Zwischenräume von merklicher Breite getrennt bleiben, sonst quollen sie bis zur dichten Berührung, und zwar waren die Trennungslinien wiederum nur selten ganz scharf, in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle hingegen ziemlich undeutlich. Ein völliges Verschwinden derselben scheint aber nicht vorzukommen: in allen Sporangien, die ich mit den nöthigen Cautelen daraufhin beobachtete, sah ich sie wenigstens andeutungsweise persistiren. Die geringe Deutlichkeit der Trennungslinien dürfte übrigens nur auf Rechnung der vollständigen Erfüllung der Sporangien mit undurchsichtigem Protoplasma zu setzen sein, denn in nur theilweise gefüllten Sporangien waren die Trennungslinien in dem nicht gefüllten Theil stets viel schärfer als in dem gefüllten. — Ebenfalls mit der dichten Anfüllung der Sporangien, also mit der geringen Zellsaftmenge und dem geringen Turgor dürfte es zusammenhängen, dass die Querwand vor der Trennung der Sporen meist plan ist und dass während der letzteren meist keine Verkürzung des Sporangiums nachgewiesen werden konnte. In einem Sporangium, welches ausnahmsweise

1) Eine noch nicht publicirte Species.

ein mehr als seine halbe Länge einnehmendes Lumen besass, verhielt sich die Querwand ganz wie bei *Saprolegnia*, und hier fand auch eine Verkürzung von fast 2% statt. Dass auch bei den übrigen Sporangien eine Zellsaftausscheidung und eine mit meinem Micrometer nicht mehr sicher nachweisbare (also ca. ½% nicht übersteigende) Verkürzung stattfindet, dafür spricht der Umstand, dass ich mehrmals eine Ansammlung von Bacterien um im Stadium der Sporentrennung befindliche Sporangien beobachtet habe. — Eine Ausstossung von Plasmaklumpchen habe ich, mit Ausnahme einer sehr unsicheren Beobachtung, nicht wahrnehmen können, möglicherweise sind sie hier sehr klein.

Sind die Trennungslinien wieder schärfer und etwas breiter geworden, so runden sich die Sporen nur noch wenig ab und umgeben sich nach einiger Zeit noch innerhalb des Sporangiums mit einer Cellulosemembran. Eine halbe Stunde nach der Trennung oder noch später beginnt die Entleerung, welche so vor sich geht, dass die Sporangienmembran entweder nur am Scheitel oder ganz bis auf den basalen Theil schwindet, worauf die Sporen langsam etwas auseinander rücken.

Die Sporangien von *Saprolegnia monilifera* und *S. spec. 2*¹⁾ erinnern habituell an diejenigen von *Dictyuchus*; sie sind gross und dick, etwas keulenförmig, meist gefüllt, mit undurchsichtigem Plasma. Es konnten von beiden Formen nur wenige Sporangien untersucht werden. Sie unterscheiden sich von den anderen *Saprolegnia*-Arten zumal durch den sehr kurzen Fortsatz, der während der Sporentrennung seine Form nur sehr wenig ändert, sowie durch ihre langsamere Entwicklung (von der Sporentrennung bis zum Ausschwärmen vergingen 30—32 resp. 25 Minuten). — Die Trennungslinien sind meist ziemlich unendlich, die Ausstossung der Plasmaklumpchen konnte nicht gesehen werden. Im übrigen stimmen diese Arten mit den anderen überein.

Hervorgehoben ist, dass die zwei daraufhin geprüften Sporangien von *Saprolegnia spec. 2* sich nach der Abgrenzung noch um ca. 2% verlängerten; hierin unterscheidet sich diese Species von allen übrigen von mir untersuchten *Saprolegnien*.

Bei *Leptomitus lacteus*, über dessen Sporangienentwicklung BÜSGEN (7, pag. 14—16) nähere Angaben macht, füllen sich die Endglieder des in bestimmten Abständen eingeschnürten Fadens mit Protoplasma und werden als Sporangien abgegrenzt, indem nach den neuesten Angaben PRINGSHEIM'S (14, pag. 303) eines der grossen Cellulinkörner sich in die Strictur ein-

1) Diese Form trat zufällig in einer Fliegenbeincultur einer anderen Species auf, unterdrückte diese und producierte zahlreiche grosse Sporangien; ihre weitere Cultur missglückte. Die Form zeichnete sich unter anderem dadurch aus, dass fast alle Sporangien an besonderen ganz kurzen Seitenzweigen sassen.

zwängt und dieselbe verschliesst. Darauf treten mehrere in einer Reihe hintereinander liegende Vacuolen auf. Die Differenzirung der Sporenanlagen geschieht, indem entweder diese Vacuolen sich zu einem wellenförmigen Lumen vereinigen, oder indem von ihnen aus Einschnürungen in dem Protoplasma auftreten (vgl. die Fig. 11 und 12 bei BÜSGEN). BÜSGEN spricht zwar auch hier von bis zur Membran durchgehenden Körnerlinien, allein es darf wohl mit grosser Wahrscheinlichkeit ein gleiches Verhalten wie bei den übrigen *Saprolegnieen* angenommen werden. An dem einzigen *Leptomitus*-Sporangium, bei dem ich einen Theil der Entwicklung beobachten konnte, habe ich zwar den Differenzirungsvorgang selbst nicht mehr gesehen, wohl aber mit voller Sicherheit die Anwesenheit eines continuirlichen Protoplasma-Wandbeleges constatirt, dem die Sporenanlagen als halbkugelige Höcker ansitzen. — Im Stadium maximaler Quellung der Sporen schienen mir die Trennungslinien, wenn auch undeutlich, zu persistiren, doch möchte ich auf die eine Beobachtung hin keine bestimmte Behauptung aufstellen.

BÜSGEN giebt an, dass in dem homogen gewordenen Plasma die „Körnerlinien“ nicht simultan wieder auftreten, sondern dass dasselbe „zuerst in grössere Stücke zerlegt wird, die sich dann weiter theilen, bis die Portionen die Sporengrösse erreicht haben“. Diese Beobachtung, die in auffallendem Gegensatz zu dem Verhalten der übrigen *Saprolegnieen* stehen würde, scheint mir einer anderen Deutung fähig zu sein. Es verlaufen nämlich die „Körnerplatten“, wie BÜSGEN angiebt, bei *Leptomitus* häufig schräg. Nehmen wir nun an, dass in einem Sporangium einige Trennungsf lächen senkrecht, die übrigen aber geneigt zur Oberfläche liegen, so ist es einleuchtend, dass für den von oben darauf schauenden Beobachter die ersteren eher deutlich sichtbar werden müssen als die letzteren, auch wenn sie alle gleich sind und gleichmässig an Schärfe und Breite zunehmen.

Die weitere Entwicklung bis zur Entleerung ist bei *Leptomitus* die gleiche wie bei *Saprolegnia*; ob Ausstossung von Plasmaklumpchen bei dem von mir beobachteten Exemplar statt fand, habe ich mir leider nicht notirt.

Von besonderem Interesse wäre die Untersuchung der Sporangien von *Aphanomyces* gewesen, da die Entwicklung hier ganz anders vor sich zu gehen schien, als man für die übrigen *Saprolegnieen* nach den bisher vorliegenden Daten annehmen musste. Ich habe auch eine nicht näher bestimmte Art in Cultur gehabt, sie entwickelte sich aber ungünstig, so dass auf die Untersuchung der Sporangien verzichtet werden musste. Indessen ist dieser Misserfolg um so leichter zu verschmerzen, als aus den Untersuchungen DE BARY'S (2) zur Genüge hervorgeht, dass die Vorgänge bei *Aphanomyces*, unbeschadet mancher durch die Sporangienform gebotener Eigenthümlichkeiten, in den wesentlichen Punkten mit denjenigen übereinstimmen, welche in der vorliegenden Arbeit für die anderen *Saprolegnieen*

geschildert worden sind. Sie seien hier nach DE BARY kurz recapitulirt. Die sehr langen und dünnen, vegetativen Fäden ganz ähnlich sehenden Sporangien führen einen zarten Protoplasma-Wandbeleg. Die Differenzirung der Sporenanlagen beginnt damit, dass der Wandbeleg in bestimmten Querzonen zunächst je mehrere kleine unregelmässige Anschwellungen bildet, die bald miteinander zu einem Ringwulst verschmelzen. Dies ist zwar in dem Text der DE BARY'schen Arbeit (2, pag. 170) nicht direct gesagt und ist auch aus seiner Abbildung Fig. 1 Taf. XIX nicht zu ersehen, was indessen nur an der ungenauen Wiedergabe dieser liegt; Herr Prof. DE BARY hatte die Güte, mir die Originalzeichnung zu jener Abbildung und noch eine weitere unveröffentlichte Handzeichnung zu zeigen, welche das soeben angeführte Verhalten völlig klar erkennen lassen, und hat mir überdies mündlich den Sachverhalt ausdrücklich so angegeben, wie ich ihn hier dargestellt habe. — Die Ringwülste werden successive dicker, bis zuletzt die Sporenanlagen als hohe Querzonen dichten Plasma's erscheinen, abwechselnd mit 3—4 mal niedrigeren hellen Querzonen, in denen das Sporangium nur von einem sehr zarten Plasmawandbeleg ausgekleidet wird. Man sieht, dass die Bildung der Sporenanlagen im Princip dieselbe ist, wie wir sie oben für die inhaltsarmen Sporangien von *Saprolegnia* beschrieben haben; der Unterschied besteht nur darin, dass bei *Saprolegnia* die Anschwellung des Wandbeleges auf begrenzte kreisförmige Stellen beschränkt ist, während sie in den sehr dünnen Sporangien von *Aphanomyces* ganze Querzonen derselben begreift. — Bei der Trennung der Sporen sieht man in den hellen Querzonen den Wandbeleg sich von der Membran abheben — also ganz wie in den inhaltsarmen *Saprolegnia*-Sporangien — und in der Axe des Sporangiums zu einem dünnen Faden sich zusammenziehen, der entweder bestehen bleiben oder durchrissen werden kann. Dabei nimmt das Protoplasma der Sporen ein helleres, gleichmässig feinkörniges Aussehen an, eine merkliche Quellung scheint aber nicht stattzufinden. — Die Entleerung geschieht wie bei *Achlya*.

Nachdem somit *Aphanomyces* aufgehört hat eine scheinbare Ausnahme zu bilden, sehen wir die Sporangienentwicklung bei sämtlichen *Saprolegnicen* — bis auf die Entleerung und die ihr unmittelbar vorausgehenden Stadien — in erfreulich übereinstimmender Weise vor sich gehen. Weitere Untersuchungen werden zu zeigen haben, inwieweit derselbe Modus der Entwicklung auch bei den Sporangien anderer Thallophyten verbreitet ist. Die bisher vorliegenden Daten lassen bereits auf ein sehr ähnliches Verhalten namentlich bei mehreren Algen schliessen, während hingegen die Sporangien der meisten *Peronosporaceen* eine wesentlich andere Entwicklung zu haben scheinen.

Kapitel III.

Vergleich der Sporangientwicklung mit der Oogonientwicklung.

Als die vielen cardinalen Unterschiede, die zwischen der Entwicklung der Sporangien und der Oogonien der *Saprolegnien* zu bestehen schienen, beim Fortschreiten meiner Untersuchung über die ersteren mehr und mehr schwanden, entschloss ich mich auch die Oogonien einer eingehenden Untersuchung zu unterziehen, um des näheren festzustellen, wie weit eigentlich die Uebereinstimmung geht. Untersucht wurden hauptsächlich die Oogonien von *Saprolegnia Thureti* und *monoica*, sowie einige von *Achlya polyandra*. Die Resultate der Untersuchung stimmen bis auf einige hinzuzufügende, für meine Fragestellung allerdings nicht unwichtige Details, mit der Beschreibung der Oogonientwicklung überein, welche DE BARY gegeben hat (3, pag. 36 bis 38, 51). Auf letztere verweisend, kann ich mir daher eine zusammenfassende Beschreibung ersparen und gleich zur vergleichenden Darstellung übergehen.

Die vorbereitenden Schritte zur Abgrenzung, die Bildung der Hyaloplasma-
brücke resp. Hyaloplasmascheibe und das Auftreten der Querwand an der Basis dieser, die (mitunter) eintretende Vorwölbung der Querwand in den Tragfäden, das Zurückweichen des Protoplasmas von der Querwand und dessen nachheriges Zurückströmen, — alles dies geht bei den Oogonien genau in derselben Weise vor sich wie bei den Sporangien. Die Angabe DE BARY'S (3, pag. 36), dass die Oogonien nach ihrer Abgrenzung ganz mit Protoplasma gefüllt seien und dass ein Lumen erst nachträglich sich in ihnen bilde, ist für manche Fälle richtig. Aber in der Mehrzahl der von mir untersuchten Fälle und insbesondere in den grösseren Oogonien ist ein Lumen von Anfang an vorhanden; nur ist es anfänglich etwas kleiner als späterhin und wegen der Ueberdeckung durch den dicken und undurchsichtigen Wandbeleg wenig deutlich. Es besteht also in dieser Hinsicht kein Unterschied zwischen Sporangien und Oogonien.

Noch lange nach vollendeter Abgrenzung finden in dem Protoplasma des Oogoniums lebhaftere Umlagerungen statt. Zuletzt glättet sich der Wandbeleg und es treten in ihm die bekannten Vaeuolen auf. Nach einiger Zeit beginnt die Bildung der Oosporen-Anlagen. Die Entwicklung geht sehr langsam vor sich, viel langsamer als diejenige der Sporangien. In einem beobachteten Fall hatte sich 3 Stunden nach der Abgrenzung des Oogoniums der Wandbeleg geglättet und nach weiteren 5 Stunden war die Differenzirung der Sporenanlagen vollendet.

Die Oosporenanlagen entstehen bekanntlich meist in relativ beträchtlichen Entfernungen von einander durch locale Ansammlung des Protoplasmas, sie bilden zunächst flache, zuletzt etwa halbkugelig Vorsprünge des Protoplasma-Wandbeleges, welcher währenddessen allmählig dünner wird und schliesslich nur noch eine einfache, nicht überall continuirliche Körnerschicht führt,

selbst aber ununterbrochen bleibt. Nicht selten finden sich zwischen den Oosporenanlagen mehr oder weniger zahlreiche Protoplasmafäden ausgespannt. Alles dies stimmt auf das genaueste mit der Form der Differenzirung der Sporenanlagen überein, wie wir sie in den inhaltsarmen Sporangien kennen gelernt haben. Das Gesagte gilt für die kleineren Oogonien, in denen sich nur relativ wenige (1—10) Oosporen bilden. Daneben giebt es aber auch grössere Oogonien, in denen die Zahl der Oosporen beträchtlich höher wird. Hier entstehen die Oosporenanlagen unmittelbar neben einander; wie deren Differenzirung zu Stande kommt, lässt sich wegen des in diesem Falle einen dickeren Wandbeleg bildenden und sehr undurchsichtigen Plasmas nicht sicher verfolgen; doch darf wohl die Annahme als die wahrscheinlichste, beinahe einzig denkbare bezeichnet werden, dass eine Zerklüftung des Wandbeleges durch tiefe und schmale, von dem Lumen ausgehende Einschnürungen vor sich geht, ebenso wie in den normalen Sporangien. Wir hätten somit bei den Oogonien dieselben beiden Modificationen der Sporenanlagen-Differenzirung wie in den Sporangien; freilich ist in ersteren der eine, in letzteren der andere Modus der gewöhnlichere; was aber eine einfache Consequenz des Umstandes ist, dass der Grad der Erfüllung mit Protoplasma in beiden ein verschiedener zu sein pflegt und daher in den einen meist relativ wenig, in den anderen meist relativ viel Sporen gebildet werden.

Kurze Zeit vor der Trennung findet in den Oogonien, ebenso wie in den Sporangien, plötzlich eine starke Contraction der Sporenanlagen statt, welche gleichzeitig viel schärfere Contouren als bisher erhalten. Letzteres ist besonders in den Oogonien von *Achlya* auffallend, wo das Protoplasma zahlreiche ziemlich grosse Fettkugeln enthält; diese Fettkugeln liegen anfangs zum Theil hart an der inneren Peripherie der Sporenanlagen, über deren allgemeinen Contour mehr oder weniger vorragend und denselben unregelmässig machend; während der Contraction aber werden die Fettkugeln ganz in das Protoplasma der Sporenanlagen aufgenommen und diese erhalten einen ganz glatten, scharfen Contour. — Unbeschadet der Analogie der Erscheinung in beiden Fällen findet die Contraction in den Oogonien doch in anderer Weise statt als in den Sporangien; während nämlich in letzteren die Sporenanlagen schmaler aber kaum flacher werden, so dass der seitliche Abstand zwischen benachbarten Sporenanlagen sich beträchtlich vergrössert, beruht in den Oogonien die Contraction gerade auf einer starken Abflachung der Sporenanlagen, verbunden mit einer geringen Verbreiterung derselben. Der Vorgang ist also in beiden Fällen in gewissem Sinne ein entgegengesetzter; gemeinsam bleibt aber die rapide Volumenabnahme der Sporenanlagen und das Auftreten eines scharfen Contours an ihrer freien Seite. Gegenüber dieser Uebereinstimmung in dem Wesen der Erscheinung darf man jene Differenz wohl als nebensächlich bezeichnen.

Die Trennung der Sporen geht wiederum genau ebenso vor sich wie in den Sporangien. Der dünne Wandbeleg hebt sich zwischen den Sporenanlagen von der Membran ab, wird durchrissen und in die nummehr isolirten

Sporen eingezo-gen; gleichzeitig hiermit beginnen die Sporen beträchtlich aufzuquellen, bis auf etwa das doppelte ihres früheren Volumens. In wenigsporigen Oogonien bleiben die Sporen hierbei, ebenso wie in inhaltsarmen Sporangien, gewöhnlich isolirt und gerundet; doch geht die Quellung auch häufig so weit, dass die Sporen sich allseitig berühren und das Oogonium ganz ausfüllen; und dabei können alle die Abstufungen in der Deutlichkeit der Trennungslinien vorkommen, die wir von den Sporangien her kennen. Trennungsf lächen, welche senkrecht auf der Ebene des Gesichtsfeldes standen, sah ich stets mehr oder weniger deutlich persistiren; bei stark geneigter Lage aber entschwanden sie nicht selten für eine Zeitlang völlig der Wahrnehmung; dieses anscheinende Verschwinden derselben möchte ich ausschliesslich auf Rechnung ihrer schrägen Stellung setzen. Fälle dichter Berührung der aufgequollenen Oosporen sind besonders häufig bei *Saprolegnia monoica*, wo das Volumen der Sporen relativ grösser ist als bei *S. Thureti* und *Achlya*; doch sah ich solche Fälle auch bei *S. Thureti* wiederholt. — Dies gilt von den wenigsporigen Oogonien; in den grossen vielsporigen scheint das Aufquellen der Oosporen bis zu unmittelbarer Berührung der normale Fall zu sein.

Einige mal glaube ich in den aufquellenden Oosporen das Auftreten von Vacuolen gesehen zu haben; deren Anwesenheit (resp. deren Fehlen) sicher zu constatiren dürfte wegen der Undurchsichtigkeit des Protoplasma's ein Ding der Unmöglichkeit sein.

Auch eine Ausscheidung von Zellsaft muss während der Trennung der Sporen stattfinden, wie sich aus der im Trennungsstadium häufig stattfindenden Ansammlung schwärmender Bacterien oder *Saprolegnieen*-Zoo-sporen, sowie aus der Einwärtswölbung der Querwand ergibt. Messungen anzustellen hielt ich im allgemeinen für aussichtslos, denn bei der gewöhnlich kugeligen Gestalt der Oogonien musste sich die Volumenabnahme auf alle drei Dimensionen gleichmässig vertheilen und somit in jeder derselben die Verkürzung hinter dem sicher nachweisbaren Minimum zurückbleiben; nur ein ungewöhnlich gestrecktes Oogonium habe ich gemessen und fand eine Verkürzung der Längsaxe um ca. $1\frac{1}{2}\%$, abgesehen von der Einwärtswölbung der Querwand.

Nach der Quellung beginnen die Oosporen wieder sich zu contrahiren und abzurunden. Nach einigen Minuten findet die Ausstossung und Wiedereinschluckung von Protoplasmaklümpchen statt, durchaus in derselben Weise wie in den Sporangien. — Von jetzt an erst verhalten sich die Oosporen anders als die Schwärm-sporen, indem sie sich definitiv abrunden und sich schliesslich mit einer Cellulosemembran umgeben.

Hinzugefügt sei noch, dass nach Jodbehandlung in dem Protoplasma junger Oogonien sowohl als auch fertiger Oosporen ebensolche schwarze Punkte auftreten, wie in den Sporangien; dieselben sind also den Oogonien und Sporangien im Gegensatz zu den vegetativen Fäden gemeinsam.

Alles in allem sieht man, dass eine frappante, bis in die Details gehende

Uebereinstimmung zwischen der Entwicklung der Oogonien und derjenigen der Sporangien der *Saprolegnien* besteht; die Zellbildung geschieht in beiden nach völlig gleichem Plan. Die durchgreifenden Unterschiede der Oogonien von den Sporangien beschränken sich auf die Verdickung (und häufige Tüpfelung) der Membran, das Auftreten der Vacuolen vor der Differenzirung der Sporenanlagen, die bedeutendere Grösse der Sporen und deren abweichendes ferneres Schicksal. Alle anderen Unterschiede sind entweder unwesentlich oder nur graduell und finden in gleichem Maasse auch zwischen den Sporangien verschiedener *Saprolegnien* statt. So macht insbesondere die Gestalt durchaus keinen durchgreifenden Unterschied aus; zwar sind gewöhnlich die Oogonien kugelig, die Sporangien cylindrisch, allein es giebt auch fast vollkommen kugelige Sporangien und andererseits Oogonien, welche die Gestalt normaler Sporangien täuschend nachahmen, sogar einen Fortsatz haben. Es sind also nicht einmal die extremen Gestalten durchgängig verschieden, ganz zu schweigen von den vielen Uebergangsformen.

Auch in dem morphologischen Ort der Entstehung ist die (im allgemeinen allerdings bestehende) Differenz zwischen Sporangien und Oogonien nicht durchgreifend, beide können vielmehr an genau gleichen Orten sich bilden. Bei *Saprolegnia* z. B., wo die Sporangien gern in die entleerten Häute anderer Sporangien hineinwachsen, thun das auch die Oogonien gar nicht selten, sodass also derselbe Faden, dessen Ende soeben erst Zoosporen gebildet hatte, bald darauf an genau derselben Stelle Oogonien producirt. In abgesehnitem Material geht fast das gesammte Protoplasma einmal in Schwärmosporen, ein anderes Mal in Oosporen auf; welches von beiden eintritt, hängt blos davon ab, zu welcher Zeit das Abschneiden erfolgt ist; das nämliche Fadenstück, welches heute abgesehritten in Zoosporenbildung aufgeht, hätte, morgen oder übermorgen abgesehritten, lauter Oosporen gebildet. — Daraus geht hervor, dass mit einem gewissen Entwicklungsstadium das Protoplasma eines ganzen *Saprolegnien*-Stockes (vielleicht nicht in allen Theilen desselben genau gleichzeitig) seine Eigenschaften derart verändert, dass es, statt wie bisher nur zur Sporangienbildung, nunmehr nur noch zur Oogonienentwicklung befähigt ist. Damit soll aber nicht gesagt sein, dass dieses Entwicklungsstadium ein fest bestimmtes sei. Es kann vielmehr einmal früher, einmal später eintreten; manchmal wird es überhaupt nicht erreicht, während in anderen Fällen ganze Culturen mit, wie es scheint, vollständiger Ueberspringung der ungeschlechtlichen Fortpflanzung sofort zur Oogonienbildung schreiten. Nach meinen Erfahrungen scheint die Regel zu bestehen, dass in Culturen, die viele Generationen hindurch ausschliesslich auf ungeschlechtlichem Wege successive eine aus der anderen erhalten wurden, die Sporangienbildung allmählig mehr und mehr zu Gunsten der Oogonienbildung zurücktritt und schliesslich vielleicht ganz unterbleibt; während umgekehrt in solchen Culturen, die durch Infection mit keimenden Oosporen erhalten wurden, die Sporangienproduction besonders ausgiebig und andauernd zu sein pflegt.

Nachtrag.

Als das Manuscript der vorliegenden Arbeit bereits fertiggestellt war und deren polnische Ausgabe sich schon im Drucke befand, erschienen zwei neue Publicationen, welche denselben Gegenstand behandeln. Ich möchte deren Inhalt hier kurz besprechen und deren Resultate mit den meinigen vergleichen.

BERTHOLD giebt in seinem Werke „Studien über Protoplasmanmechanik“ (Leipzig 1886) auch eine freilich kurze Beschreibung der Sporenbildung in den Oogonien und Sporangien der *Saprolegnia* (pag. 308—310).

Seine Beschreibung der Oosporenentwicklung von *Saprolegnia ferox* stimmt mit den Angaben DE BARY'S (3, pag. 36—38) überein, bis auf einige neue Beobachtungen, welche die meinigen bestätigen. Dieselben betreffen 1. die kurz vor der Trennung eintretende, mit Ausbreitung verbundene plötzliche Contraction der Sporenanlagen und die Zunahme ihres Lichtbrechungsvermögens, 2. die Volumenzunahme der Oosporen alsbald nach ihrer Trennung. Diese Vorgänge sah BERTHOLD noch ausgesprochener bei einer anderen unbestimmten *Saprolegnia*-Species; hier nahmen die Oosporen nach der Trennung bis zum scheinbaren Zusammenfließen an Volumen zu. Hier konnte BERTHOLD auch beobachten, dass während der Volumenzunahme der Oosporen in ihrem Inneren kleine Vacuolen antraten und bald wieder schwanden. Diese letztere, offenbar auf Untersuchung einer ungewöhnlich günstigen Species beruhende Angabe ist mir eine sehr willkommene Bestätigung und Vervollständigung meiner Beobachtungen. Dass das Aufquellen der Oosporen mit dem Auftreten von Vacuolen Hand in Hand geht, hielt ich nach Analogie mit den Sporangien a priori für wahrscheinlich, glaubte es auch in einem Falle gesehen zu haben, konnte mich aber wegen der Undurchsichtigkeit des Oosporenplasmas bei den von mir untersuchten Formen nicht mit genügender Sicherheit davon überzeugen.

Nur in einem einzigen Punkt kommt BERTHOLD zu einem anderen Resultate als ich. Er giebt nämlich an, dass die zwischen den Oosporenanlagen befindlichen dünnen Parteen des Wandbeleges sich schon während der Ballung allmählig von der Membran ablösen. Dies ist bei den 3 von mir untersuchten Species bestimmt nicht der Fall; die Ablösung und Theilung des Wandbeleges geschieht nicht allmählig, sondern fast momentan, zu einem genau fixirten Zeitpunkt, nach beendeter Ballung und Contraction der Sporenanlagen. Ich möchte vermuthen, dass sich BERTHOLD hier getäuscht hat, zumal da er selbst hinzufügt, dass „*Saprolegnia* ein wenig günstiges Object ist, sich hiervon sicher zu überzeugen.“

Betreffend die Sporangien fasst sich BERTHOLD so kurz, dass ich ihm wörtlich citiren kann. Er sagt: „Auch in den Sporangien von *Saprolegnia ferox* flachen sich die einzelnen Ballen schliesslich stark ab unter Zunahme des Lichtbrechungsvermögens und der Durchsichtigkeit (feine Körnelung). Dann treten in ihnen Vacuolen auf, gleichzeitig hebt sich die ganze Masse

von der Membran ab. Die Vacuolen werden grösser, die Ballen dehnen sich aus und platten sich gegenseitig ab, ohne sich jedoch überall zu berühren, besonders bleiben die Ecken frei. Dann tritt unter amöboiden Formänderungen wieder Contraction auf, schliesslich aber Glättung, die Oberfläche wird prall, die Schwärmer sind definitiv constituirt und mit Cilien versehen.“ — An einer anderen Stelle (pag. 313) bespricht BERTHOLD die Differenz zwischen seinen und BÜSGEN'S Beobachtungen; des letzteren Befunde hält er einer Umdeutung für fähig und bedürftig und nimmt an, dass BÜSGEN'S Zellplatten „nichts anders sind als schwach entwickelte Trennungszonen zwischen den einzelnen Plasmaballen, mit geringen Saftmassen erfüllt.“ — Endlich hat BERTHOLD auch die Ansammlung von *Saprolegnia*-Zoosporen resp. schwärmenden Bacterien um im Trennungsstadium befindliche Sporangien und Oogonien bemerkt.

Aus diesen kurzen Angaben ergibt sich, dass BERTHOLD die Einzelheiten der Sporangienentwicklung nicht verfolgt hat (was indessen auch nicht in seiner Absicht lag, da er seine Untersuchung zu einem ganz anderen Zweck anstellte), und dass er auch die Vorgänge bei der Trennung der Sporen nicht klar erkannt hat. Hingegen bestätigt er zwei wesentliche Punkte aus meinen Beobachtungen, nämlich 1. dass vor der definitiven Trennung die Sporenanlagen durch einen continuirlichen Wandbeleg verbunden sind (dies sagt er zwar nirgends ausdrücklich, es geht aber aus dem Zusammenhange deutlich hervor, dass er die Entwicklung der Sporangien mit derjenigen der Oogonien für gleich hält und dass seine „Ballen“ ganz dasselbe bedeuten wie meine „Sporenanlagen“); 2. dass bei der Quellung die Sporen nicht zu homogenem Plasma verschmelzen, sondern ihre Individualität bewahren. — Nur in einem Punkte findet sich wiederum ein Widerspruch zwischen unseren Beobachtungen, indem nämlich BERTHOLD angiebt, dass „auch in den Sporangien die Ballen sich schliesslich stark abflachen“; bei den von mir untersuchten *Saprolegnieen* findet in den Sporangien keine Abflachung der Sporenanlagen statt, sondern im Gegentheil eine seitliche Contraction derselben.

Die zweite der hier zu nennenden Arbeiten ist: „On the formation and liberation of the zoospores in the *Saprolegnieae*“ by MARCUS M. HARTOG, (Quarterly Journal of Microscopical Science, January 1887, pag. 417—438).

HARTOG bemerkte, dass während des „homogenen Stadiums“ Bacterien sich um die Sporangien einer unbestimmten *Saprolegnia*-Species ansammelten; er schloss auf das Stattfinden einer Excretion und fand eine Abnahme der Dicke des Sporangiums um $\frac{1}{7}$. Hierdurch veranlasst, unternahm er eine Untersuchung der Sporangien von *Achlya polyandra*, *Saprolegnia Thureti* und einer *Leptomitus*-Species, und gelangte, betreffend das Stadium vor der Quellung der Sporen, zu einem mit dem meinigen übereinstimmenden Resultat, das er folgendermaassen formulirt: „They (the lines of preliminary division)

are the optical expression of thinnings of the parietal layer between prominences rounded towards the vacuole“; „in optical section it is easy to assure oneself that the protoplasm lining the sporange wall is everywhere continuous and closely applied thereto“ (pag. 430).

HARTOG geht nun zum „homogenen Stadium“ über. Er lässt, gleich BÜSGEN, die gequollenen Sporen völlig miteinander verschmelzen, hat somit das Persistiren der Trennungslinien übersehen, nur für *Leptomitus* giebt er an, dass dieselben nie ganz schwinden. Diese letztere Beobachtung ist eine willkommene Vervollständigung der meinigen, denn gerade *Leptomitus* hatte ich auf das Verhalten der Trennungslinien während der Quellung der Sporen nicht untersuchen können; nunmehr ist also das Persistiren der Trennungslinien für sämtliche Gattungen der *Saprolegniën* constatirt.

Eine Volumenabnahme des Sporangiums fand HARTOG ausser bei der unbestimmten *Saprolegnia* noch in viel geringerem Grade bei *Leptomitus*, bei *Achlya* dagegen nicht; er hätte sie auch hier gefunden, wenn er anstatt der Dicke die Länge des Sporangiums gemessen hätte; dass letzteres eher zum Ziele führen kann, liegt doch nahe genug.

Anfangs glaubte HARTOG, dass der Turgescenzverlust es ist, welcher das Aufquellen des Plasmas verursacht. Plasmolytische Versuche lehrten ihn jedoch, dass dies nicht der Fall ist, dass vielmehr der Turgescenzverlust ein Begleiter oder eine Folge des Aufquellens ist. Hieraus geht hervor, dass HARTOG an die wahre Ursache des Turgescenzverlustes und den wesentlichen Vorgang des Quellungsstadiums, nämlich die Theilung des Wandbeleges und Isolirung der Sporen, überhaupt gar nicht gedacht hat; er erwähnt derselben auch mit keinem Wort.

Es folgt die Beobachtung, dass Eosinlösung das Protoplasma der Sporangien im „homogenen Stadium“ färbt, vorher und nachher dagegen nicht. Hieraus schliesst HARTOG, dass in diesem Stadium die resistente Hautschicht und Vacuolenwand nicht existirt, wenigstens nicht als continuirliche Schicht; er hält es für wahrscheinlich, dass Hautschicht und Vacuolenwand in diesem Stadium schwinden und im Stadium der wechselnden Vacuolen wieder gebildet werden. — Ich habe den Eosinversuch wiederholt, doch mit negativem Resultat. Das Plasma der Sporen färbte sich im Quellungsstadium gar nicht, während das Plasma einiger in demselben Tropfen befindlicher abgestorbener Fäden sich intensiv geröthet hatte. Indessen will ich auf diesen einen Versuch kein grosses Gewicht legen. Gegen die Möglichkeit der Aufnahme von Eosin im Quellungsstadium ist a priori gar nichts einzuwenden, sie erscheint sogar plausibel; doch darf man darauf nicht auf ein Schwinden der Hautschicht schliessen, denn ihre (infolge der Theilung des Wandbeleges eintretende) locale Unterbrechung genügt vollkommen, um die Aufnahme von Substanzen zu erklären, die bis dahin nicht aufgenommen wurden.

In dem zweiten Theil seiner Arbeit behandelt HARTOG die Mechanik der Entleerung der Sporen aus dem Sporangium. Die jetzt geläufige Ansicht,

dass die Sporen rein passiv, durch das Aufquellen einer gallertigen Zwischensubstanz, aus dem Sporangium herausgepresst werden (siehe DE BARY, 5, pag. 87—88), verwirft er, weil, wie er übereinstimmend mit mir gefunden hat, eine solche Substanz weder direct sichtbar ist, noch sich bisher ein Mittel hat finden lassen sie sichtbar zu machen — und weil das Verhalten der zuletzt austretenden Sporen bei *Saprolegnia* der genannten Ansicht zu widersprechen scheint.

Sodann berichtet HARTOG über seine Beobachtungen betreffend die Sporentleerung bei *Achlya*: Die entleerten und zum Köpfchen angeordneten Zoosporen rotiren eine kurze Zeit um ihre Axe, bevor sie zur Ruhe kommen; mitunter gerathen sogar einzelne Sporen aus dem Köpfchen heraus, schwimmen eine kurze Strecke weit davon, rotiren eine Zeitlang um ihre Axe und kommen dann erst isolirt zur Ruhe. Diese Bewegungen deuteten auf ein Locomotionsorgan, und in der That konnte HARTOG an den Sporen von *Achlya*, innerhalb und ausserhalb des Sporangiums, mittels Jod Cilien nachweisen. — Diese Beobachtungen, welche eine ältere Angabe von CORNU bestätigen, lassen allerdings an der Existenz der Cilien bei den in Entleerung begriffenen Sporen der *Achlya* keinen Zweifel; aber mit Unrecht wendet HARTOG seinen Befund auf die ganze Gattung an. Derselbe kann vor der Hand nur für die von HARTOG beobachtete Species Geltung beanspruchen, und dies ist offenbar eine neue, mit *Achlya polyandra* nicht identische Species; denn bei der echten *Achlya polyandra* finden, wie bei den übrigen bekannten Species, die beschriebenen Bewegungen der Sporen nicht statt, und die Abwesenheit der Cilien ist hier über allen Zweifel erhaben.

Nummehr geht HARTOG dazu über, eine positive Erklärung des Entleerungsmechanismus zu geben. Er formulirt dieselbe folgendermaassen: „The escape of the zoospores is not due to any such expulsive matter as has been assumed, but to the chemical stimulus of the oxygen in the medium acting on the auto-motile zoospores“ (pag. 437). Als Beweis für diese Ansicht wird angeführt, dass die Entleerung der Sporangien nur in luftreichem Wasser stattfindet; ist das Wasser luftarm, so öffnet sich zwar der Fortsatz, aber die Zoosporen bleiben an Ort und Stelle, umgeben sich innerhalb des Sporangiums mit Membranen und treiben durch die Sporangienwand hindurch Keimschläuche (sog. Dietychusform der Sporangien) oder wenn das Wasser reicher, aber noch ungenügend reich an Luft ist, so verlassen nur einige Zoosporen das Sporangium, während die übrigen keine Anziehung mehr erleiden und daher darin bleiben.

HARTOG hält seine Theorie für durchaus befriedigend, da sie zur Erklärung aller Beobachtungsthatssachen genüge. Insbesondere stehe sie im Einklang mit dem Verhalten der austretenden Zoosporen. „The exit is so rapid at first, because of the contrast between the external medium and the small amount of liquid within the sporange, vitiated of the close packed thousands of zoospores, and with its gases slowly changed through the sporangial wall, and because of the immense number of zoospores, all influenced at

once by the stimulus. Later on the contrast is lessened, partly by the exit of so many zoospores, partly by the influx of aerated water from without to occupy the room left by their exit. Only near the very mouth of the sporange is the contrast marked enough to accelerate the pace of the foremost zoospores“ (pag. 436).

Mit dem angeführten ist alles erschöpft, was HARTOG zu Gunsten seiner Theorie zu sagen weiss. Versuche irgend welcher Art, um sie zu stützen, hat er nicht unternommen.

Es handelt sich hier um eine wichtige und interessante Frage, und es sei mir daher gestattet, an der Hand meiner eigenen Erfahrungen hierüber die Theorie HARTOG'S etwas näher zu discutiren.

Vor allem muss bemerkt werden, dass diese Theorie nur für *Saprolegnia*, *Leptomitus* und die von CORNU und HARTOG untersuchten *Achlya*-Arten Geltung beanspruchen kann. Für die Mehrzahl der *Achlya*-Arten, sowie für *Aphanomyces* und *Dictyuchus* ist dagegen ihre Giltigkeit von vornherein ausgeschlossen, denn die Sporen dieser Formen sind unbeweglich, während die angeführte Theorie die selbständige Beweglichkeit der Sporen zur Voraussetzung hat. HARTOG schreibt freilich allen Arten von *Achlya* bewegliche Sporen zu, aber, wie wir gesehen haben, mit Unrecht; *Dictyuchus* und *Aphanomyces* beriteksichtigt er überhaupt nicht.

Wir haben uns nun zu fragen, ob wenigstens für die mit beweglichen Sporen ausgestatteten *Saprolegnieen* die HARTOG'sche Theorie zutrifft. Dies ist, wie gleich von vornherein bemerkt sein mag, nicht der Fall; seine Argumente stellen sich bei näherer Prüfung als unrichtig heraus; er hat sich die Thatsachen, ohne sie, wie es scheint, zu untersuchen, willkürlich zurechtgelegt.

Ich will mich hier nicht lange dabei aufhalten, dass der vermeintliche volle Einklang zwischen dem Verhalten der Sporen bei der Entleerung und der Sauerstofftheorie nicht besteht, sondern dass auch hier sich der Theorie allerlei Schwierigkeiten in den Weg stellen; es ist dies verhältnissmässig nebensächlich. Ich gehe vielmehr gleich zu den wesentlichen Argumenten über.

Das Hauptargument HARTOG'S, dass die Entleerung nur in sauerstoffreichem Wasser zu Stande kommt, in luftarmem dagegen der Fortsatz sich zwar öffnet, die Sporen aber ohne auszuschwärmen an Ort und Stelle keimen, (*Dictyuchus*form) — ist nicht richtig. Das Auftreten der *Dictyuchus*form der Sporangien hat mit dem Sauerstoff nichts zu thun; es ist eine durch unbekannte Ursachen bewirkte Abnormität, die in gewissen Culturen mehr oder weniger ständig auftritt, einerlei ob die Sporangien tief unter Wasser oder ob sie in Contact mit der Luft sich befinden. In normalen Culturen bleibt die Bildung von *Dictyuchus* Sporangien aus, man mag sie in noch so sauerstoffarmem Wasser halten. Der Zusammenhang also, in den HARTOG die *Dictyuchus*form mit dem Sauerstoffmangel bringt, ist willkürlich und existirt in Wirklichkeit nicht. Ausserdem darf die *Dictyuchus*form der Sporangien schon deshalb gar nicht in die Argumentation hereingezo-

werden, weil die Sporen derselben unbeweglich sind, keine Cilien haben (resp. ihre Beweglichkeit noch vor dem Oeffnen des Fortsatzes aufgeben). Es ergibt sich also schon daraus, dass an dem Nichtaustreten der Sporen der Sauerstoffmangel völlig unschuldig ist.

Es wäre nun aber doch denkbar, dass, abgesehen von der Dietyuchusform, Sauerstoffmangel den von HARTOG gewollten Effekt hätte, nämlich die Entleerung der Sporen zu verhindern oder wenigstens unvollständig zu machen. Das lässt sich natürlich nur auf experimentellem Wege feststellen; HARTOG giebt uns indessen hierüber nichts als eine Behauptung. Ich war seinerzeit im Laufe meiner Untersuchung auf dieselbe Frage gekommen und habe Versuche zu ihrer Lösung angestellt. Dieselben wurden in folgender Weise ausgeführt. Es wurde etwas Wasser in einem Reagensglase gekocht und dann durch Uebergiessen des Glases mit kaltem Wasser sehr schnell auf 24° abgekühlt; darauf wurde auf den Objectträger ein viereckiger Papierrahmen gelegt, mit dem ausgekochten Wasser gefüllt und mit einem auf den Papierrahmen passenden Deckglas bedeckt. Die so gebildete flache Wasserschicht war also allseitig von der Luft fast vollständig abgeschlossen, und es ist Grund vorhanden anzunehmen, dass sie sich während der Beobachtungszeit nahezu luftfrei erhielt. In dieses sehr luftarme Wasser war vor dem Auflegen des Deckglases abgeschnittenes Material von *Saprolegnia* gebracht worden, das Sporangien in verschiedenen Entwicklungsstadien enthielt, und es wurde die Entwicklung und Entleerung der Sporangien beobachtet. Beides erfolgte in völlig normaler Weise. Es blieben keine Sporen in den Sporangien zurück. Nur dauerte in einigen Sporangien die Zeit von der Trennung der Sporen bis zur Entleerung ein wenig länger als gewöhnlich (22 Min. anstatt 18—20), die Entleerung erfolgte nicht stürmisch sondern relativ langsam, und die meisten der entleerten Sporen kamen sehr bald zur Ruhe. — Dieser Versuch wurde zweimal mit je mehreren Sporangien ausgeführt und beidemal mit völlig gleichem Resultat, welches die Unrichtigkeit des HARTOG'schen Arguments schlagend darthut.

Dass die Entleerung etwas langsamer von statten ging als unter normalen Bedingungen und dass die meisten ausgeschlüpften Sporen bald zur Ruhe kamen, erklärt sich aus der infolge Sauerstoffmangels geringeren Beweglichkeit der Sporen¹⁾. Es ist nämlich eigentlich selbstverständlich und geht auch aus meinen Versuchen hervor, dass die Zoosporen der *Saprolegnieen*, ebenso wie alle anderen nicht gährerregenden Organismen, zu ihrer Bewegung des Sauerstoffs in einem gewissen Maasse bedürfen²⁾. Das ist aber ganz etwas anderes als die von HARTOG postulierte attractive Wirkung des Sauerstoffs auf die Zoosporen.

1) Diese selben Thatsachen geben gleichzeitig einen Beweis dafür, dass die Flüssigkeit wirklich sehr sauerstoffarm war.

2) Man muss also annehmen, dass bei absolutem Sauerstoffmangel eine Entleerung der Sporangien in der That nicht stattfinden wird, falls sie nb. durch die Eigenbewegung der Sporen und nicht durch eine aufquellende Zwischensubstanz bewirkt

Und damit kommen wir zu dem cardinalen Punkt der ganzen Sauerstofffrage. Will man die Entleerung der Sporen durch eine attractive Wirkung des Sauerstoffs erklären, so ist es doch wohl nöthig sich vor allen Dingen die Frage zu stellen: Uebt dem der Sauerstoff überhaupt eine derartige Wirkung auf die *Saprolegnieen*-Zoosporen aus? Sind dieselben überhaupt aërotactisch? Wir finden in der HARTOG'schen Arbeit keine Andeutung dafür, dass ihm diese Frage in den Sinn gekommen ist. Ich habe hierüber ebenfalls Versuche angestellt, die ein völlig klares Resultat ergaben. Sie wurden ebenso eingerichtet wie die eben beschriebenen, nur wurde für einseitigen Luftzutritt dadurch gesorgt, dass entweder in dem Präparate eine Luftblase gelassen, oder in dem Deckglas ein kleines Loch angebracht, oder in dem Papprahmen ein schmaler Ausschnitt gemacht wurde. Zu den so hergerichteten, sehr luftarmen Wasser enthaltenden Präparaten wurde theils ein Tropfen zoosporenreichen Wassers zugesetzt, theils wurden Sporangien hineingebracht und sich darin entleeren lassen. Die Versuche wurden mit Sporen im ersten Schwärmstadium und mit solchen im zweiten Schwärmstadium getrennt ausgeführt.

Die meisten Sporen des ersten Schwärmstadiums kamen unter den Versuchsbedingungen alsbald zur Ruhe. Die übrigen verhielten sich gegenüber dem einseitigen Sauerstoffzutritt ganz gleichgiltig. Es fand nicht nur keine Ansammlung von Sporen um den Ort des Sauerstoffzutritts statt, sondern es erfuhren sogar die in der Nähe dieses Ortes vorbeistuernden Sporen gar keine Richtungsablenkung, und diejenigen, welche zufällig direct auf ihn zugegangen waren, entfernten sich alsbald wieder mit gleicher Geschwindigkeit. Dieses meinen Erwartungen ganz entgegengesetzte Ergebniss der Versuche war so auffallend und unzweideutig, dass jeder Gedanke an Aërotaxie der Sporen aufgegeben werden musste. — Die Sporen des zweiten Schwärmstadiums ertrugen den Sauerstoffmangel besser, sie blieben fast sämmtlich mehrere Minuten beweglich; an ihnen konnte daher das nämliche negative Resultat noch bequemer constatirt werden.

Aus dem bisher Gesagten ergibt sich zur Genüge, wie wenig begründet die mit grosser Sicherheit vorgetragene Behauptung HARTOG's ist, dass die anziehende Wirkung des Sauerstoffs auf die beweglichen Sporen deren Entleerung bewirkt. Sie muss entschieden verworfen werden, denn sie stellt mit den durch Beobachtungen und Versuche festgestellten Thatsachen in directem Widerspruch.

Greifen wir nun einen Schritt zurück und sehen wir zu, ob und in wie weit HARTOG berechtigt ist, die bisher herrschende Ansicht zu verwerfen, wird. Nichtsdestoweniger ist das von HARTOG behauptete Ausbleiben der Entleerung in Folge von Luftmangel in praxi ganz ausgeschlossen: denn wenn man auch die *Saprolegnieen*-Culturen am Boden tiefer Gefässe und in noch so schlecht gelüftetem Wasser halten wollte, so wird doch der Luftmangel nie auch nur den Grad erreichen können, welcher in meinen Versuchen bestand, und doch genügte die so geringe Luftmenge in diesen Versuchen völlig für eine normale Entleerung.

wonach die Entleerung durch das Aufquellen einer hyalinen Zwischensubstanz bewirkt werden sollte. HARTOG hat sich auch hier die Sache etwas zu leicht gemacht. Er stützt sich bloss auf das Misslingen der Versuche die „Zwischensubstanz“ sichtbar zu machen, und auf das Verhalten der zuletzt austretenden Zoosporen bei der Entleerung. Einen Versuch dagegen, die (ihm wohl nicht bekannten) Argumente der Gegner zu widerlegen, oder durch Experimente die Unrichtigkeit der alten Anschauung darzuthun, sucht man bei ihm vergeblich.

Die Quellungstheorie (wie ich die herrschende Theorie der Kürze halber bezeichnen will) stützt sich für *Achlya* vor allem auf den Augenschein. Es werden hier bei der Entleerung die Sporen seitlich von der Membran zurückgedrängt und in der Axe des Sporangiums zu einem dichten Cylinder zusammengepresst, es macht das in der That unverkennbar den Eindruck, dass eine zwischen Membran und Sporenmasse befindliche Substanz aufquellend die Sporenmasse zusammendrückt. Ueberdies kann hier schon deshalb nur an eine rein passive Entleerung der Sporen gedacht werden, weil diese (bei den meisten Arten) unbeweglich sind. Es ist daher auch die Quellungstheorie für *Achlya* schon von dem ersten Forscher, der sie genauer untersuchte (DE BARY, 1 und 2), aufgestellt worden und bisher hat Niemand Widerspruch dagegen erhoben.

Anders liegt die Sache bei *Saprolegnia*. Hier sind die Sporen vor und während des Austrittes frei beweglich; sie erleiden keinerlei Zusammenpressung; die zuletzt austretenden Sporen bewegen sich häufig ganz langsam nach der Oeffnung zu, kehren manchmal vor derselben wieder um und gelangen zuweilen erst nach langem Umherirren, zuweilen auch überhaupt nicht aus dem Sporangium heraus. Mit einem Wort, die Erscheinung kann nicht umhin auf den unbefangenen Beobachter den Eindruck zu machen, dass hier die Sporen spontan, dank ihrer Eigenbewegung, das Sporangium verlassen, und dies glaubte man auch anfangs in der That. Erst in Folge der Versuche von WALZ (21) sah man sich veranlasst, die Quellungstheorie auch auf *Saprolegnia* auszudehnen. WALZ behandelte die Sporangien von *Saprolegnia* im Moment der Entleerung mit wasserentziehenden Agentien wie Zuckerlösung oder Glycerin; die Entleerung wurde nach seinen Angaben sofort sistirt, um nach Auswaschen der Lösung mit Wasser wieder aufgenommen zu werden, obgleich die Sporen unbeweglich geworden waren. Daraus musste man in der That schliessen, dass die Sporen durch das Aufquellen einer nicht direct sichtbaren Substanz herausgepresst werden.

Auch mir war durch die Beobachtung des Entleerungsvorganges bei *Saprolegnia* die Giltigkeit der Quellungstheorie für diese Gattung zweifelhaft geworden und es schien mir wahrscheinlicher, dass der Austritt der Sporen spontan erfolgt. Um zu einer Entscheidung, welche die blosser Beobachtung hier nicht liefern kann, zu gelangen, stellte ich eine Reihe von Versuchen an. Es lag ursprünglich nicht in meiner Absicht, dieselben in der vorliegenden Arbeit mitzuthemen, da sie noch lückenhaft sind und zu keinem sicheren Resultat geführt haben. Ich entschliesse mich indessen, einige derselben hier anzuführen um zu zeigen, welche Schwierigkeiten diese Frage bietet

und wie wenig am Platze eine so summarische Behandlung derselben ist, wie wir sie bei HARTOG finden.

Bevor ich zur Verifizierung der WALZ'schen Angaben schritt, untersuchte ich, welchen Effekt wasserentziehende Mittel auf schwärmende Zoosporen von *Saprolegnia* haben, denn dies zu wissen ist nothwendig um die Versuchsergebnisse richtig beurtheilen zu können. Es ergab sich, dass ca. 7%ige Rohrzuckerlösung in wenigen Minuten, 13%ige fast momentan, 25%ige momentan die Zoosporen zur Ruhe bringt (ohne ihnen jedoch die Keimfähigkeit zu benehmen). Wurden die durch Zuckerlösung soeben erst unbeweglich gewordenen Sporen sofort wieder in Wasser gebracht, so begann ihre Bewegung nicht wieder. Es ergab sich daraus, dass das Sistiren der Entleerung durch wasserentziehende Mittel auch mit der Theorie der spontanen Entleerung vereinbar ist; unvereinbar mit ihr wäre dagegen der Wiederbeginn der Entleerung nach Ersatz der wasserentziehenden Lösung durch Wasser. Nur das Eintreten der letzteren Erscheinung könnte somit als Beweis für die Quellungstheorie aufgefasst werden.

Sodann wiederholte ich die WALZ'schen Versuche, indem ich zu in einem kleinen Wassertropfen befindlichen, in Entleerung begriffenen Sporangien von *Saprolegnia* theils fast concentrirtes Glycerin, theils 25%ige Rohrzuckerlösung, theils desgl. ganz concentrirte in grossen Tropfen zusetzte. Der Effect war in allen Fällen der gleiche, von den WALZ'schen Angaben abweichende. Die Entleerung wurde nach Zusatz des Reagens momentan sistirt, begann aber alsbald wieder, um durch Zusatz eines weiteren Tropfens von neuem zeitweilig unterbrochen zu werden, und so fort. Erst nach Zusatz mehrerer Tropfen und nachdem eine Anzahl Sporen während des Versuches hinausgelangt war, wurde die Entleerung definitiv aufgehoben, dann aber auch nach Ersatz des Reagens durch viel Wasser nicht wieder aufgenommen¹⁾. Dieses Verhalten ist sehr merkwürdig und steht mit keiner der beiden Theorien ganz im Einklang. Gegen die Quellungstheorie spricht es, dass die angewandten sehr stark wasserentziehenden Mittel, selbst die ganz concentrirte Zuckerlösung, die Entleerung nicht sofort zu inhibiren im Stande sind; und noch entschiedener spricht gegen sie der Umstand, dass die Entleerung nach Ersatz des Reagens durch Wasser nicht wieder beginnt. Andererseits ist es aber auch vom Standpunkt der Theorie der spontanen Entleerung nicht verständlich, dass die schon nach Zusatz des ersten Tropfens des Reagens unbeweglich gewordenen (bei Anwendung der gesättigten Zuckerlösung sogar anscheinend desorganisirten) Sporen sich nach zeitweiligem Aufhören der Entleerung wieder in Bewegung setzen. Diese Thatsache bleibt vor der Hand ganz unerklärlich.

Weiterhin wurden Versuche mit Jod angestellt, indem zu in Entleerung begriffenen Sporangien Jodkalium oder Jodwasser zugesetzt wurde. Diese

1) Ich vermuthete, dass WALZ die Lösung zu schnell durch Wasser ersetzte und die wiederbeginnende Entleerung irrtümlich der Entfernung des wasserentziehenden Reagens zuschrieb. So dürfte sich die Differenz unserer Resultate ungezwungen erklären.

Reagentien sistiren selbst in geringen Mengen die Entleerung momentan und für immer; auch nach sofortigem Auswaschen des Reagens mit Wasser tritt dieselbe nicht wieder ein (ebenso wirkt Alkohol). Dies Resultat ist in Uebereinstimmung mit der Theorie der spontanen Entleerung, denn Jod tödtet die Sporen momentan. Hingegen steht es in Widerspruch mit der Quellungstheorie, denn es wäre beispiellos und ist so gut wie undenkbar, dass eine quellbare Substanz durch Zusatz einer Lösung von Jod in Wasser zu quellen aufhört, und überdies so verändert wird, dass sie selbst nach Entfernung des Jods ihre Quellungsfähigkeit nicht wiedererhält.

Summa summarum scheinen die beschriebenen Versuche mehr zu Gunsten der Theorie der spontanen Entleerung als zu Gunsten der Quellungstheorie zu sprechen. Der letzteren stellen sich nach diesen Versuchen mehr Schwierigkeiten in den Weg als der ersteren. Dazu kommt noch das Ergebniss der directen Beobachtung des Entleerungsvorganges, das ebenfalls zu Gunsten der ersteren Theorie spricht.

Führen wir nun aber die nämlichen Versuche mit den Sporangien von *Achlya* aus, so wendet sich das Blatt wieder. Es zeigt sich nämlich, dass sich *Achlya* allen genannten Reagentien gegenüber genau ebenso verhält wie *Saprolegnia*, was entschieden auf einen identischen Entleerungsmechanismus hinzuweisen scheint; und doch ist, wie wir oben gesehen haben, für *Achlya* die Quellungstheorie nach unserem jetzigen Einsehen die einzig denkbare, jedenfalls aber die Möglichkeit der spontanen Entleerung völlig ausgeschlossen. Es begegnet uns also hier von neuem ein vorläufig unlösbarer Widerspruch.

Es gestattet somit der gegenwärtige Stand unserer Kenntnisse nach meinem Dafürhalten durchaus keine Entscheidung. Nur zweierlei gelang es mir mit Sicherheit festzustellen: 1. Dass die Ursache der Entleerung nicht im Tragfaden, sondern im Sporangium selbst liegt (der Hauptbeweis hierfür ist, dass das Durchschneiden des Tragfadens vor oder während der Entleerung dieselbe nicht verhindert resp. nicht sistirt). 2. Dass sie nicht in einer Contraction der elastisch gespannten Sporangienmembran (ALEX BRAUN, 6) sondern in dem Sporangieninhalt liegt (denn die Membran ist vor der Entleerung nicht gespannt und verkürzt sich während derselben nicht). Ob aber die Entleerung durch das Aufquellen einer Zwischensubstanz, oder durch die Eigenbewegung der Sporen, oder endlich durch eine dritte vorläufig ungeahnte Ursache bewirkt wird, muss gänzlich dahingestellt bleiben. Vielleicht wird uns die Untersuchung des Entleerungsmechanismus der Sporangien bei anderen, in dieser Hinsicht weniger complicirten Objecten Andeutungen darüber geben, von welcher Seite wir dieser, für die *Saprolegnien* jedenfalls sehr schwierigen Frage am besten beikommen können.

Jedenfalls darf aus den obigen Mittheilungen der Satz abgeleitet werden, dass wer über den Entleerungsmechanismus der *Saprolegnien*-Sporangien hinfort ein Urtheil äussern will, dies nur auf Grund umfassender experimenteller Untersuchungen, nicht aber auf ein paar ungenügende Beobachtungen und Argumentationen hin zu unternehmen berechtigt ist.

Zusammenstellung der wichtigsten Resultate.

- 1) Die Abgrenzung des Sporangiums vom Tragfaden geschieht zunächst durch eine, bald erst allmählig zusammenschliessende, bald simultan gebildete Querscheibe von Hyaloplasma, das aus dem Sporangien-Plasma ausgeschieden wird; eine in dem Basalthheil derselben auftretende, stärker lichtbrechende Zone verdichtet sich zur Querwand, das Material zu derselben wird wahrscheinlich von Cellulinkörnern geliefert, die vom Hyaloplasma aufgelöst wurden.
- 2) Die weitere Entwicklung des Sporangiums ist vom Tragfaden unabhängig und verläuft auch nach Durchschneiden dieses normal. Abgeschnittene Fadenstücke schliessen sich wieder und bilden neue Sporangien, bis zur fast vollständigen Erschöpfung ihres Protoplasmas.
- 3) Alle Sporangien besitzen einen cylindrischen, meist am Scheitel befindlichen Fortsatz, der kurz vor der Differenzirung der Sporenanlagen zu entstehen pflegt. Die kugelfalottenförmig gewölbte Endwand derselben hat eine von der übrigen Membran abweichende Beschaffenheit und steht mit dem Protoplasma in sehr innigem Zusammenhang.
- 4) In den normalen Sporangien, welche ein Lumen und einen Protoplasma wandbeleg von constanter, der Höhe der späteren Sporenanlagen gleicher Dicke enthalten, geschieht die Differenzirung der Sporenanlagen durch das simultane Auftreten eines Netzes von Spalten, welche von dem Lumen ausgehend bis in die Nähe der Membran verlaufen. Es findet somit keine Theilung des Wandbeleges statt, die Sporenanlagen stellen vielmehr prismatische Vorsprünge dar, welche einem continuirlichen dünnen Wandbeleg aufsitzen; ausser durch diesen hängen sie anfangs durch sehr zahlreiche Plasmaverbindungen zusammen, die später grösstenteils eingezogen werden. Die Spalten gehen nicht aus Körnerplatten hervor, sie enthalten keine gallertartige Zwischensubstanz, sondern flüssigen Zellsaft. — In den des Lumens ermangelnden gefüllten Sporangien geschieht die Differenzirung der Sporenanlagen in wesentlich gleicher Weise durch Auftreten eines Netzwerks von Spalten im Protoplasma.

- 5) In den inhaltsarmen Sporangien, welche einen dünneren Wandbeleg als die normalen Sporangien besitzen, geschieht die Differenzirung der Sporenanlagen durch locale Anschwellung des Wandbeleges an mehr oder weniger von einander entfernten Stellen.
- 6) Die Spalten resp. Zwischenräume zwischen den Sporenanlagen verbreitern sich allmählig in Folge einer langsamen seitlichen Contraction dieser; zuletzt tritt eine starke und plötzliche Contraction der Sporenanlagen ein, wobei sie gleichzeitig stärker lichtbrechend werden und an ihrer Oberfläche scharfe und glatte Contouren annehmen.
- 7) Unmittelbar darauf hebt sich der Wandbeleg zwischen den Sporenanlagen von der Membran ab, wird getheilt und in die nunmehr isolirten Sporen eingezogen. Diese nehmen Wasser auf und quellen — während in ihnen wechselnde Vacuolen auftreten und ihr Plasma feinkörnig wird — erheblich auf, meist bis zu polygonaler Abplattung, so dass das Sporangium ganz von ihnen erfüllt wird. Sie verschmelzen jedoch nicht mit einander, sondern bleiben getrennt, bald durch Zwischenräume von einer gewissen Breite, bald durch einfache Linien, die entweder ganz scharf, oder mehr oder weniger undeutlich sind, von deren Persistiren man sich aber bei der nöthigen Aufmerksamkeit — mit sehr seltenen Ausnahmen — überzeugen kann.
- 8) In Folge der Theilung des Wandbeleges wird der Turgor des Sporangiums aufgehoben: daher wird die gewölbte Endwand des Fortsatzes plan (was eine auffallende Gestaltänderung derselben bewirkt), die convex. vorgewölbte Querwand wird concav in das Sporangium hineingewölbt, und die gespannt gewesene Seitenwand contrahirt sich um mehrere Procent. Es resultirt eine erhebliche Volumenabnahme des Sporangiums, und ein entsprechender Theil des Zellsaftes filtrirt durch die Sporangienmembran nach aussen und veranlasst häufig eine starke Ansammlung schwärmender Bacterien oder *Saprolegnia*-Zoosporen um das im Trennungsstadium befindliche Sporangium.
- 9) Die gequollenen Sporen contrahiren sich wieder, glätten sich und treten von der Membran zurück, wobei die vorderste Spore zunächst durch einen Hyaloplasmastrang mit der Endwand des Fortsatzes in Verbindung bleibt. Darauf wachsen die Cilien allmählig aus den Sporen hervor.
- 10) Ungefähr um dieselbe Zeit tritt der eigenthümliche Process der Abschnürung zahlreicher Plasmaklümpchen von Seiten aller Sporen ein, welche Plasmaklümpchen normalerweise sämmtlich wieder eingeschluckt werden.
- 11) Die Sporen entweichen zuletzt durch eine Oeffnung, welche normalerweise dadurch entsteht, dass die Endwand des Fortsatzes aufgelöst wird, nachdem die vorderste Spore an dieselbe herangetreten ist und sie vorgewölbt hat.
- 12) Mit der bisher geschilderten Entwicklung mehrerer *Saprolegnia*-Arten (namentlich des günstigsten Objectes *Saprolegnia Thureti* DE BARY),

stimmt diejenige der übrigen *Saprolegnieen*-Genera in allen wesentlichen Punkten überein, abgesehen von dem bekanntlich bei einigen Gattungen abweichenden Modus der Entleerung der Sporen nebst den unmittelbar vorausgehenden Stadien. Auch die bisher für völlig abweichend gehaltene Entwicklung der Sporangien von *Aphanomyces* fügt sich dem jetzt festgestellten Schema.

- 13) Die Entwicklung der Oogonien der *Saprolegnieen* weicht nur in wenigen Punkten von derjenigen der Sporangien ab; wie sich bei näherer Untersuchung der ersteren herausstellte, geschieht die Zellbildung in beiden nach völlig gleichem Plan, und die Uebereinstimmung erstreckt sich sogar auf eine Reihe von anscheinend nebensächlichen Details.
- 14) Die Untersuchungen über den Mechanismus der Entleerung der Sporen aus dem Sporangium stossen auf derartige Schwierigkeiten, dass diese Frage vorläufig unentschieden gelassen werden muss. Jedenfalls ist die Meinung MAC HARTOGS, dass die (activ beweglichen) Sporen durch die attractive Wirkung des Sauerstoffs zum Austritt aus dem Sporangium veranlasst werden, nachgewiesenermaassen unrichtig.

Figuren - Erklärung.

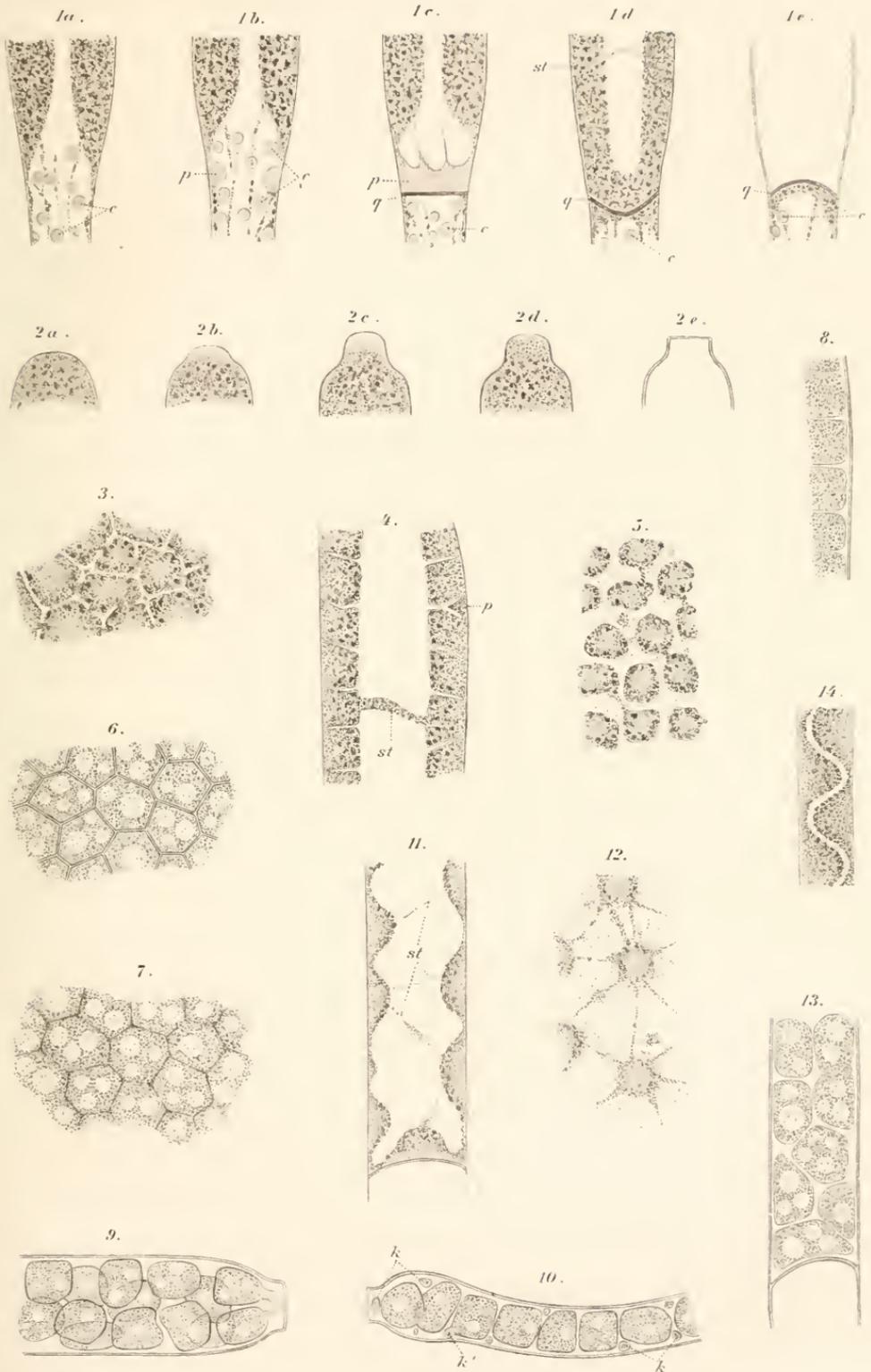
Die Figuren sind derart ausgeführt, dass die Contouren nach lebendem Material mittels des Abbé'schen Zeichenapparates entworfen, die Details nach der Erinnerung und unter Vergleich mit entsprechenden Stadien anderer Sporangien eingetragen wurden.

Alle Figuren sind ca. 700mal vergrössert.

Fig. 1—13 sind *Saprolegnia Thureti*, Fig. 14 *Saprolegnia monoica* entnommen.

- Taf. X. Fig. 1. Basaler Theil eines Sporangiums im optischen Längsschnitt. Entstehung und Verhalten der Querwand.
- a) Kurz vor der Bildung derselben.
 - b) Beginnende Hyaloplasma-Aussecheidung.
 - c) Die Querwand soeben gebildet.
 - d) Kurz vor dem Beginn der Differenzirung der Sporenanlagen.
 - e) Nach der Trennung der Sporen (der Inhalt des Sporangiums ist nicht hineingezeichnet).
- c* Cellulinkörner, *p* Hyaloplasma, *q* Querwand, *st* ein das Lumen durchsetzender Protoplasmafaden.
- Fig. 2. Spitze eines Sporangiums im optischen Längsschnitt. Entwicklung des Fortsatzes.
- a) Vor Bildung des Fortsatzes.
 - b), c), d) Successive Stadien der Entwicklung desselben.
 - e) Nach der Trennung der Sporen (der Inhalt des Sporangiums ist nicht hineingezeichnet).
- Fig. 3. Oberflächenansicht eines Sporangiums bald nach vollendeter Differenzirung der Sporenanlagen.
- Fig. 4. Optischer Längsschnitt eines Sporangiums in demselben Stadium wie Fig. 3. *st* Ein das Lumen durchsetzender Protoplasmastrang. *p* Ein zwischen den Sporenanlagen gebliebenes Plasmastückchen.
- Fig. 5. Oberflächenansicht desselben Sporangiums wie Fig. 4, im Stadium der grössten Contraction der Sporenanlagen, unmittelbar vor der Trennung der Sporen.
- Fig. 6. Oberflächenansicht eines Sporangiums im Stadium grösster Quellung der Sporen. Die Trennungslinien sind scharf.
- Fig. 7. Oberflächenansicht eines Sporangiums in demselben Stadium. Die Trennungslinien sind ziemlich undeutlich.
- Fig. 8. Rand des optischen Längsschnittes desselben Sporangiums wie Fig. 4, im Stadium beginnender Abrundung der gequollenen Sporen.
- Fig. 9. Optischer Längsschnitt eines Sporangiums einige Minuten nach der Trennung der Sporen. Die beiden vordersten Sporen sind durch einen gespaltenen Hyaloplasmastrang *p* mit der Endwand des Fortsatzes verbunden.

- Fig. 10. Optischer Längsschnitt eines kleinen Sporangiums in einem etwas späteren Stadium als Fig. 9. *kk* die ausgestossenen Protoplasma-klümpchen; bei *k'* ist ein solches eben im Begriff ausgestossen (oder eingeschluckt) zu werden.
- Fig. 11 und 12. Optischer Längsschnitt und Oberflächenansicht eines inhaltsarmen intercalaren Sporangiums, bald nach der Differenzirung der Sporenanlagen, die hier durch lokale Anhäufung des Protoplasmas entstanden sind.
st Das Lumen durchsetzende Protoplasmafäden.
- Fig. 13. Optischer Längsschnitt eines ebensolchen Sporangiums wie Fig. 11 und 12, im Stadium grösster Quellung der Sporen.
- Fig. 14. Optischer Längsschnitt eines sehr schmalen, ganz mit Protoplasma gefüllten Sporangiums, bald nach der Differenzirung der Sporenanlagen.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Beiträge zur Biologie der Pflanzen](#)

Jahr/Year: 1890

Band/Volume: [5_2](#)

Autor(en)/Author(s): Rothert Wladislaw

Artikel/Article: [Die Entwicklung der Sporangien bei den Saprolegnieen 291-349](#)