

Die abnormale Stammverdickung ist ausschließlich auf die Rinde beschränkt; der Holzkörper zieht von unten nach oben sich allmählich verjüngend durch den Stamm. Seine Elemente sind dem geringen Längenwachstum entsprechend kurz und wenig zahlreich, im allgemeinen aber durchaus von normalem Aussehen.

Innsbruck, botan. Inst. der Universität, im August 1915.

## 42. A. Pascher. Animalische Ernährung bei Grünalgen.

(Mit Tafel IX.)

(Eingegangen am 26. September 1915.)

Animalische Ernährung ist auch bei zellulären Pflanzen, von den fleischfressenden abgesehen, nur dann möglich, wenn die organischen Körperchen direkt dem Plasma einverleibt werden können. Die eine Form der Ernährung, wie sie bei gewissen Mykorrhizen der Fall ist: Eindringen durch die Zellmembran, temporärer Symbiotismus mit nachheriger Verdauung des eingedrungenen Symbionten, konnte bei Algen nicht aufgezeigt werden.

Dagegen kann animalische Ernährung nicht von vornherein ausgeschlossen werden, wenn der Nachweis gelingt, daß die Protoplasten der Einzelzellen nackt austreten. Hier ist die Möglichkeit gegeben, daß organische Körperchen direkt aufgenommen und verdaut werden.

Das Austreten der Protoplasten findet ja regelmäßig bei der Bildung der Schwärmer statt. Bei Algenschwärmern hat man aber noch keine Beobachtungen über animalische Ernährung gemacht.

Nun ist es aber bereits längere Zeit bekannt, daß die Protoplasten einzelner Grünalgen nicht bloß in Form von Flagellatenartigen Schwärmern austreten, es liegt eine Reihe von Beobachtungen vor, daß die Protoplasten auch amoeboid werden, sei es, daß die Flagellaten-artigen Schwärmer mit der Zeit amoebenartig werden, sei es, daß der Protoplast aus der Zelle direkt als kleine Amöbe austritt.

Ich sehe hier von den Beobachtungen STAHLs<sup>1)</sup> ab, der aus *Vaucheriacysten* den Inhalt amoeboid austreten sah, da hier die

1) STAHL, Über die Ruhezustände von *Vaucheria geminata* Bot. Zeitung XXXVII S. 122.

Möglichkeit nicht ganz ausgeschlossen erscheint, es wäre irgend ein Parasit mit unterlaufen. Dagegen ist es bereits seit längerer Zeit bekannt, daß die kopulierenden Schwärmer von *Draparnaudia* (es handelt sich hier um typische Mikrozoosporen) vor der Kopulation amoeboid werden und der Kopulationsakt selbst im amoeboiden Stadium verläuft. Das hat bereits KLEBS<sup>1)</sup> beobachtet, ich konnte dies wiederholt bestätigen,<sup>2)</sup> sowie auch nachweisen, daß diese Gameten auch im amoeboiden Stadium phototaktisch seien, wenn sich auch die Reaktion weniger heftig als bei den monadoid beweglichen Schwärmern äußert.

Hier handelt es sich aber um einen sekundär abgeleiteten Schwärmertyp. Daß auch der primäre Schwärmertyp, die direkt auskeimenden Makrozoosporen, an dem die Algen sonst ungemein zäh festhalten, gelegentlich amoeboid werden kann, wies ich an einer *Aphanochaete*-artigen Alge nach.<sup>3)</sup> Hier traten aus den Zellen entweder große, plumpe Makrozoosporen aus, die sich bald in Amöben umwandelten, oder aber der Inhalt der Zellen trat direkt als grüne Amöbe aus. In beiden Fällen aber keimten diese amoeboiden Zoosporen direkt, umgaben sich mit einer Membran, teilten sich und bildeten einen kriechenden Zellfaden, kurz, verhielten sich völlig wie normale Makrozoosporen.

Ebenso glückte es mir zu zeigen,<sup>4)</sup> daß auch bei *Tetraspora* amoeboid Stadien vorkommen können.

Im Übrigen verweise ich auf meine Zusammenstellung der Fälle des Vorkommens amoeboider Stadien bei den verschiedenen Algengruppen, wie auch bei einzelnen Pilzen (siehe Note 4), aus der hervorgeht, daß amoeboid Stadien bei Pflanzen mehr verbreitet sind, als man nach den Angaben der verschiedenen Lehr- und Handbücher anzunehmen geneigt wäre.

Wenn animalische Ernährung bei Algen vorkommen sollte, so ist es naheliegend, sie gerade bei diesen amoeboid gewordenen Schwärmern zu vermuten. Von vornherein erscheint sie, wenn einigermaßen, so doch eher für den Typus der direkt auskeimenden Schwärmer, die Makrozoosporen möglich, weil diese entschieden primärer sind als die andern Schwärmertypen, die morphologisch

1) KLEBS, Die Bedingungen der Fortpflanzung. Jena 1896, S. 420.

2) PASCHER, Studien über die Schwärmer einiger Grünalgen. Stuttgart 1907, S. 51.

3) PASCHER, Über merkwürdige amoeboid Stadien einer höheren Grünalge in den Berichten der Deutsch. bot. Gesellschaft XXVII, S. 143.

4) PASCHER, Neuer Beitrag zur Algenflora des Böhmerwaldes. „Lotos“ 1906, S. 166.

wie physiologisch sekundären Zwecken — Bildung von Dauerstadien, Kopulation — angeformt sind. Diesen gegenüber sind die Makrozoosporen viel ursprünglicher. Zwischen einer Flagellate, die vorübergehend zellulär wird, sei es in Form von Palmellen oder Gloeocysten oder in Form einer fest behüteten Spore und dann wieder zum normalen Flagellatenstadium zurückkehrt, und einer Algenzelle, die nur gelegentlich Flagellaten-artige Schwärmer ausbildet, die nach kurzem Schwärmen wieder zellulär werden, liegt nur ein relativer Unterschied vor, kein absoluter. Und dieser Unterschied bezieht sich nur auf die relative Zeitdauer der beiden Stadien im vegetativen Leben: im ersten Falle dominiert das Schwärmerstadium, im zweiten das unbewegliche, zelluläre Stadium.

Schon aus dieser Überlegung heraus ergibt sich die Annahme des ursprünglichen Charakters der Makrozoosporen. Wenn wir die Algen als weiterentwickelte Flagellaten auffassen, und wir haben nichts was dagegen, aber sehr viel, was dafür spricht, dann haben die Makrozoosporen gewiß eine große phyletische Bedeutung, sie stehen unter den verschiedenen Schwärmertypen der Grünalgen, wirklich noch den „Flagellaten“ am nächsten.

Nun gibt es aber fast keine Flagellatenreihe, die nicht auch animalische Ernährung hätte. Für einzelne gefärbte Flagellatenreihen ist dies bereits bekannt. Für andere wurde der Nachweis erst in letzter Zeit erbracht.<sup>1)</sup>

Ja einzelne Flagellatenreihen sind in einigen Gattungen vollständig auf die animalische Ernährung eingestellt, sind völlig rhizopodial geworden, verbinden teilweise animalische Ernährung noch mit holophytischer; oft sind sie aber völlig apochromatisch geworden und gleichen sich den „echten“ Rhizopoden so völlig an, daß sie von diesen nicht mehr unterschieden werden können. Es sei hier speziell auf die Chrysomonaden verwiesen, spez. *Chryso-stephanosphaera* Scherffel, *Chrysidiastrum* Lauterborn, *Rhizochrysis* Pascher, den biologisch merkwürdigen *Rhizaster* Pascher oder *Chryso-crinus* Pascher, ferner auch *Chrysothylakion* Pascher, das einer monothalamen Foraminifere so völlig gleicht, daß es nur an Chromatophoren und Leukosin als Chrysomonade erkannt werden konnte, — ferner an das völlig farblose *Heterolagynion*. Unter den Dinoflagellaten wieder ist ja animalische Ernährung lange bekannt. Erwähnung verdient hier eine Amoebe, *Dinamoeba* Pascher, die sich

1) PASCHER, Studien über die rhizopodiale Entwicklung der Flagellaten. Archiv f. Protistenkunde XXXVI.

bei näherem Studium als eine völlig amoeboiden Dinoflagellate entpuppte, die bei der Vermehrung noch *Gymnodinium*-artige Schwärmer bildet. (Vergl. die Arbeit unter Note 1, S. 429.)

Kurz wir haben bei vielen Reihen gefärbter Flagellaten eine abzweigende Reihe rhizopodial gewordener Descendenten und dieser Tatsache wurde auch im System Ausdruck gegeben, indem ich den monadoiden Chrysomonaden die rhizopodialen Rhizochrysidinae, den monadoiden Heterochloridales die rhizopodialen Rhizochloridinae und den monadoiden Dinoflagellaten die rhizopodialen Rhizodininae gegenüberstellte. Wie uns diese Tatsachen auch zwingen, den „Amoeben“ respektive den Rhizopoden den gewohnheitsmäßig zugesprochenen primitiven Rang abzusprechen, und sie als abgeleitete Formen anzusprechen, die sich völlig auf die animalische Ernährung eingestellt haben, darüber sei auf meine „Studien über die rhizopodiale Entwicklung der Flagellaten“ verwiesen. (Archiv für Protistenkunde ab Bd. XXXVI).

Es steht demnach fest, daß bei den gefärbten Flagellaten animalische Ernährung häufig, oft auch ausschließlich, vorkommt. Da nun die direkt auskeimenden Schwärmer unter allen Schwärmertypen der zellulären Algen den korrespondierenden Flagellatenreihen am nächsten stehen, ja oft noch derzeit — abgesehen von ihrer Entwicklung — von ihnen nicht unterschieden werden können, so liegt es nahe anzunehmen, daß für den Fall, daß animalische Ernährung bei den Algen vorkommen sollte, gerade diese Möglichkeit am ehesten bei den Makrozoosporen verwirklicht sein könnte.

Es sei nun die Tatsache gleich vorweggenommen, daß tatsächlich wiederholt animalische Ernährung beobachtet werden konnte. Die Beobachtungen beziehen sich auf drei verschiedene Grünalgen und wurden im Laufe der letzten 12 Jahre gemacht. Von diesen beobachteten drei Fällen bezogen sich zwei Fälle tatsächlich auf die direkt keimenden Schwärmer, die Makrozoosporen. Daß aber nur in drei Fällen animalische Ernährung beobachtet wurde, könnte von vornherein die Annahme billig erscheinen lassen, animalische Ernährung sei bei Grünalgen selten. Es möge aber vielleicht dabei doch nicht vergessen werden, daß alle mikroskopisch beobachteten Fälle doch immer nur einen perzentuell kaum mehr ausdrückbaren, winzigen Bruchteil der in der Natur allenthalben und in einem großen Teil des Jahres sich vollziehenden Fälle bedeutet, vielleicht einen umso winzigeren, als speziell in der letzten Zeit die direkten Beobachtungen entwick-

lungsgeschichtlicher Vorgänge bei den Niederen gar spärlich geworden sind.

Deshalb kommt vielleicht den beobachteten Fällen eine allgemeinere Bedeutung zu, als die des prinzipiellen Nachweises animalischer Ernährung bei zellulären Algen überhaupt.

Animalische Ernährung wurde zunächst beobachtet bei den Makrozoosporen eines unbestimmbaren *Stigeoclonium*, den Gameten von *Draparnaudia*, ferner bei einer *Tetraspora*.

### *Tetraspora*.

Amoeboide Stadien sind für *Tetraspora* bereits bekannt.<sup>1)</sup> Die vegetativen Zellen von *Tetraspora* bilden zu Zeiten direkt dickwandige, braune, schwach skulpturierte Dauerzellen, die eine mehrschichtige Membran besitzen. Diese Dauerzellen sind völlig identisch mit jenen Dauerzellen, die unter den Chlamydomonaden z. B. *Chlamydomonas nivalis* oder *Haematococcus* durch direkte Umwandlung der beweglichen Zellen gebildet werden.

Doch kommen aus diesen kleinen Dauerzellen manchmal kleine Amoeben, die eine Zeit lang in der Gallerte des ursprünglichen Lagers herumkriechen.

Diese kleinen *Tetraspora*-Amoeben, die durch Verflüssigung der Gallerte des ursprünglichen Lagers, sowie durch die Eigenbewegung frei werden, verhalten sich dann genau so wie die Schwärmer, die sonst aus diesen Dauerzellen hervorzugehen pflegen: auch sie kommen mit der Zeit zur Ruhe, umgeben sich mit Gallerte, teilen sich nun im unbeweglichen Zustande und bilden kleine neue Lager.

Bei fast allen *Tetraspora*-Amoeben konnte animalische Ernährung beobachtet werden. Meist waren die Pseudopodien sehr breit und plump, seltener waren die abenteuerlichen langgezogenen Formen zu finden, wie sie bei den amoeboiden Stadien von *Stigeoclonium* häufiger waren. Ihre Beweglichkeit war nicht sehr lebhaft. Habituell erinnerten sie stark an die kleinen Amoeben der *Limax*-Reihe. Aufnahme von kleinen anderen Organismen erfolgte reichlich. Kleine Bakterien, kleine Blaualgen, wie kleine Protococcalen unbestimmter Gattung wurden am meisten aufgenommen. Dickwandige Sporen — es konnte auch gesehen werden, daß die kleinen Amoeben *Tetraspora*-Cysten des gleichen Lagers umflossen — wurden nicht aufgedaut, sondern meist nach kurzer Zeit wieder ausgestoßen.

1) Vergl. Note 4, S. 428.

In allen Details der Ernährung verhielten sich die kleinen *Tetraspora*-Amoeben wie „echte“ Amoeben.

Bei gegenseitiger Berührung erfolgte relativ rasches Einziehen der betreffenden Partien. Gegen starke Belichtung waren sie empfindlich, nur erfolgte die Reaktionsbewegung selbstverständlich langsamer als bei den agilen Schwärmern. Es ist dies ja auch bereits bei den *Draparnaudia*-Gameten sowie bei den völlig amoeboiden Makrozoosporen der *Aphanochaete*-artigen Grünalgen seinerzeit von mir beobachtet worden.

Daneben fand gewiß auch ausgiebige CO<sub>2</sub>-Assimilation statt. Es ließ sich deutlich die bekannte Bakterienanziehung um die *Tetraspora*-Amoeben zeigen, wie auch das deutliche Pyrenoid im lebhaft grünen Chromatophoren zahlreiche Stärkekörnchen aufgelagert hatte.

Da sämtliche kontinuierlich beobachteten Amoeben sich in ihrer Weiterentwicklung normal verhielten — sie kamen nach längerer oder kürzerer Zeit zur Ruhe (einige blieben tagelang amoeboid in der kühlgestellten feuchten Kammer), bildeten kleine grüne Zellen, die sich lebhaft teilten, mit Gallerte umgaben und kleine Lager darstellten, — so ist kaum anzunehmen, daß hier ein pathologischer Fall vorliegt, wie es z. B. das plötzliche Amoeboidwerden absterbender nackter Monaden ist. Sondern wir müssen gerade aus der Häufigkeit des Auftretens dieser Stadien sowohl, wie auch aus dem sonst normalen Entwicklungsgang annehmen, daß die Bildung amoeboider Stadien bei der beobachteten *Tetraspora*, wohl nicht das regelmäßige Verhalten, im Übrigen aber keine Abnormität darstellt.

Im Übrigen schien es mir, als ob die zur Ruhe gekommenen Zellen sich rascher und lebhafter teilten, wenn sie aus einem amoeboiden Stadium hervorgegangen waren, als wenn sie durch Umwandlung von Schwärmern entstanden waren.

Räumlich genau bestimmte Einzelzellen in der feuchten Kammer ließen diese Annahme als wahrscheinlich erscheinen.

Von 12 solchen zur Ruhe gekommenen Zellen, die aus *Tetraspora*-Schwärmern hervorgegangen waren, hatten sich 9 nach 24, die andern nach 36 Stunden geteilt, die zweite Teilung erfolgte bei beiden nach annähernd zwei Tagen.

Von 8 aus Amoeben hervorgegangenen Zellen erfolgte die erste Viererteilung an 6 Individuen bereits nach 5 Stunden, bei den andern beiden nach 12, die zweite Teilung aber noch vor Ablauf der nächsten 24 Stunden, jedenfalls war diese zweite

Teilung dann bereits vollzogen, eine genaue Zeitangabe ist aber nicht möglich, da ich erst nach 24 Stunden kontrollierte.

Die beschriebenen Fälle animalischer Ernährung bei *Tetraspora* haben aber noch ein weiteres Interesse. Bis jetzt waren für fast alle Reihen gefärbter Flagellaten Fälle animalischer Ernährung bekannt geworden: bei den Chrysomonaden ist sie sehr häufig, bei den Heterochloridalen konnte sie ebenfalls festgestellt werden, auch bei den Chloromonadinen, den Cryptomonadinen wie auch für die Eugleninen kennen wir Fälle animalischer Ernährung. Nur für die Volvocalen liegen keine Beobachtungen über animalische Ernährung vor. Nun sind aber Tetrasporalen und Volvocalen sehr nahe verwandt, eigentlich liegt der Unterschied zwischen beiden nur in ihrer Lebensweise. Die Volvocalen verbringen ihr Leben vorherrschend im beweglichen monadoiden Stadium und bilden ihre gallertumhüllte Ruhestadien in Form von Palmellen oder Gloeocysten nur fakultativ aus, die Tetrasporalen sind genau so gebaut wie die Volvocalen, bevorzugen aber die Palmella- oder Gloeocystenstadien und bilden die monadoid beweglichen Stadien nur zu Zwecken der Propagation. Zwischen Tetrasporalen und Volvocalen gibt es alle denkbaren Übergänge, von vielen Formen ist es unmöglich, sie der einen oder der andern Reihe gut einzugliedern. So gibt es z. B. *Chlamydomonas*-Arten, die vorherrschend palmelloid leben und relativ große Gallertlager bilden, und andererseits tetrasporale Formen mit derart locker gebildeten Lagern, daß die Einzelindividuen ihre Eigenbewegung in der Gallerte beibehalten haben und auch häufig genug ausschwärmen.

Jedenfalls laufen beide Reihen ineinander. Da nun für die Volvocalen bislang noch keine Fälle animalischer Ernährung bekannt sind, so hat die animalische Ernährung bei *Tetraspora* insofern Wert, als sie zeigt, daß auch bei ganz nahe verwandten Volvocalendeszendenten animalische Ernährung vorkommt.

Damit ist aber der Nachweis erbracht, daß sich die Volvocalen auch in puncto animalischer Ernährung nicht principiell verschieden von den andern Reihen gefärbter Flagellaten verhalten und auch bei ihnen die Tendenz zur Bildung zweier biologischer Reihen: eine mit vorherrschend holophytischer, die andere mit animalischer Ernährung, besteht, welche beiden Reihen ja speziell bei den Chrysomonaden und Dinoflagellaten besonders schön entwickelt sind, bei denen die Betonung animalischer Ernährung bis zur Bildung völlig und dauernd rhizopodialer Formen geführt hat.

So hat der Fall „animalische Ernährung bei *Tetraspora*“ noch eine allgemeine Bedeutung.

### *Stigeoclonium* spec.

Auch der zweite Fall animalischer Ernährung bei Grünalgen wurde an dem primären Schwärmertyp, den Makrozoosporen, gefunden. Es ist dies auch zugleich eine Parallele zu den seinerzeit beobachteten amoeboiden Makrozoosporen bei der *Aphanochaete*-artigen Grünalge.<sup>1)</sup>

Hier war es aber ein echtes *Stigeoclonium* mit wohlentwickelten Wasserstämmen und relativ schwach ausgebildeter Sohle. Die Art war nicht bestimmbar, wie es ja meistens bei Stigeoclonien der Fall ist, die nur gelegentlich gefunden werden und nicht länger studiert werden können.

Die Wasserstämme dieses *Stigeoclonium* verhielten sich genau so, als ob sie in der Bildung von Makrozoosporen begriffen wären. In den Zellen der größeren Stämme trat meist Protoplastenzweiteilung ein, in den Zellen der Äste höherer erfolgte der Austritt der Protoplasten ohne solche. Die Protoplasten traten sowohl als Schwärmer wie auch als Amöben aus. Letzteres war ungleich häufiger der Fall. Das Austreten erfolgte in normaler Weise.

Die Makrozoosporenamoeben waren im Prinzip wie die Makrozoosporen gebaut. Das in der vegetativen Zelle ringförmige Chromatophor war mehr muldenförmig, das längliche, strichförmige Stigma sprang nicht leistungsvoll vor, die beiden kontraktilen Vakuolen waren vorhanden. Die Lokomotion erfolgte durch Bildung breiter, relativ kurzer Pseudopodien, die oft eine Seite des ganzen Protoplasten einnahmen. Oft waren die Amöben sehr gedehnt, lang nach zwei Seiten ausgezogen, stellenweise fadenförmig verdünnt, so dass ganz abenteuerliche Formen zustandekamen.

In ihrer Weiterentwicklung verhielten sich amoeboider wie schwärmende Makrozoosporen völlig gleich. Nach einiger Zeit kamen sie zur Ruhe, legten sich meist an eine Unterlage an, gleichzeitig war Membranbildung erfolgt, dann erfolgte Streckung, der Chromatophor bekam seine ursprüngliche Form, bald erfolgte Zellteilung. In der weiteren Entwicklung verhielt sich auch dieses *Stigeoclonium* in keiner Weise abweichend von den anderen Stigeoclonien.

Nur in einem Punkte wichen die amoeboiden Makrozoosporen von den schwärmenden ab: in der Zeit ihrer Beweglichkeit. Während die Schwärmer nur kurze Zeit beweglich blieben, meist

1) Vergl. Note 3, S. 428.

bereits nach 15—30' zur Ruhe kamen, behielten die im gleichen Materiale, im gleichen Präparate befindlichen amoeboiden Makrozoosporen ihre Beweglichkeit durch viele Stunden, ja über einen Tag lang bei. Manchmal waren an den annähernd gleich alten Schwärmern bereits zweizellige Keimlinge entstanden, während die amoeboiden Formen noch herumkrochen.

Natürlich gilt dies Verhältnis nur für die gegebenen Bedingungen. Gerade die Dauer der Beweglichkeit der Makrozoosporen hängt zum Teil auch von äußeren Faktoren ab, die Makrozoosporen desselben *Stigeoclonium* keimten entschieden rascher bei höherer Temperatur und blieben länger beweglich bei tieferer Temperatur. Dann spielt hier sicher auch das bei den amoeboiden wie schwärmenden Makrozoosporen entschieden verschiedene Sauerstoffbedürfnis mit.

Doch darüber andernorts.

\* \* \*

Diese amoeboiden Makrozoosporen zeigten nun lebhaft animalische Ernährung. Sie war so häufig, daß fast keine Individuen ohne aufgenommene Nahrungsballen gefunden wurden. Aufgenommen wurden fast alle im Magma zahlreich vorhandenen und dabei zugänglichen Organismen: Bacillariales, Bakterien, Blaualgen, Grünalgen und auch Desmidiaceen.

Auffallend waren besonders jene Individuen, die eine sehr zahlreich vorhandene kleine *Oscillaria* in langen Fäden in sich aufnahmen. Die durch die spiralige oder schleifenförmige Einrollung der aufgenommenen *Oscillaria* entstehenden auffallenden Bilder stimmten ganz mit jenen überein, die man in vielen Arbeiten speziell RHUMBLERS über echte Amoeben findet, und die ja auch in bezug auf ihre mechanischen Verhältnisse ausgedeutet wurden.

Auffallend waren auch amoeboiden Makrozoosporen, die stark in die Länge gezogen, förmlich aus zwei Teilen zu bestehen schienen, die nur durch eine schmale Plasmabrücke in Zusammenhang standen, von denen der eine Kern Chromatophor und Stigma, der andere einen oft mächtigen Nahrungsballen hatte.

Lange vor der Keimung wurde der Fremdkörper wieder ausgestoßen.

### *Draparnaudia.*

Für diese hochdifferenzierte Alge, die im Prinzip bereits die Gliederung von Wurzel-, Stamm- und Blatt-analogen Organen erkennen läßt, die ein deutlich differenziertes Rhizopodensystem,

einen Hauptstamm und seitenständige assimilierende Astbüschel besitzt, hat bereits KLEBS die Existenz amoeboider Gameten nachgewiesen. Als Gameten dienen hier die Mikrozoosporen. *Draparnaudia* besitzt im Gegensatz zu *Ulothrix zonata* und manchen *Stigeoclonium*-Arten nur zwei Schwärmertypen, den großen, direkt keimenden, Schwärmertyp, die Makrozoosporen, und den kleinen Schwärmertyp, die Mikrozoosporen, deren ursprüngliche Funktion die Erhaltung der Art bei ungünstigen äußeren Faktoren ist. Dieser Mikrozoosporentyp ist bereits bei *Ulothrix* vorhanden; funktionell vollständig ausgebildet erscheint er erst bei den höheren Stigeoclonien und bei *Draparnaudia*. Hier bilden die Mikrozoosporen entweder nach kurzem Schwärmen, meist aber, ohne aus der Mutterzelle auszutreten, dickwandige Dauerstadien, die Aplanosporen. Bei dem Mangel eigener Geschlechtsschwärmer — Gametozoosporen — bei *Draparnaudia* und einzelnen Stigeoclonien, hat nun der Mikrozoosporentyp bei diesen Algen auch noch sexuelle Funktion, die er bei den niederen Stigeoclonien und *Ulothrix* nicht besitzt, da bei diesen hierfür eigene Gametozoosporen vorhanden sind. In diesem Sinne sind also die Aplanosporen zugleich auch Parthenosporen, nur darf hier nicht übersehen werden, daß letztere Deutung erst sekundär ist, da die Mikrozoosporen zunächst nur die Funktion der Erhaltung bei ungünstigen äußeren Faktoren haben und erst bei den höheren Grünalgen, mit dem Ausfall der eigentlichen Gametozoosporen, die sexuelle Funktion zeigen. Soviel darüber, es sei in bezug auf die ungemein verwickelten Verhältnisse der einzelnen Schwärmertypen und ihre Beziehung zur Sexualität auf die „Studien über die Schwärmer einiger Grünalgen“<sup>1)</sup> verwiesen, in denen ich diese Dinge zu klären versuchte.

Bei *Draparnaudia* vollzieht sich der Geschlechtsakt durch Kopulation vierwimperiger Mikrozoosporen, deren ursprüngliche Aufgabe die Bildung ungeschlechtlicher Dauerzellen, der Aplanosporen, war. Diese vierwimperigen Mikrozoosporen werden nun, wie bereits KLEBS<sup>2)</sup> zeigte und wie ich wiederholt bestätigen konnte, vorher amoeboid, kriechen unter deutlicher Ortsveränderung und unter deutlicher Reaktion auf die Lichtverhältnisse herum und kopulieren relativ langsam unter Bildung von kugeligen derbwandigen Zygoten.

Über die Bedingungen der Gametenbildung hat KLEBS in seinem Buche Angaben gemacht, die sich durchwegs bestätigten.

1) PASCHER „Studien über die Schwärmer einiger Grünalgen“, Stuttgart 1907.

2) KLEBS, siehe Note 1, S. 428.



mit den schwärmenden gleich verhielten, sobald man von ihrer ungemein verschiedenen Dauer der Beweglichkeit absieht. Bewegen sich ja die Schwärmer nur bis längstens 30—40, meist aber nur einige wenige Minuten; die Amöben aber stundenlang, von 8 bis sicher 36 Stunden, wobei diese Zahlen gewiß noch etwas größer sind als angegeben, da viele Amöben nicht vom Moment ihrer Ausschlüpfung an verfolgt werden konnten.

Verschieden verhalten sich aber die beiden Makrozoosporenausbildungen in Bezug auf die Zeit, nach der sich der vorerst einzellige Keimling teilt, also zweizellig wird.

Von 40 räumlich markierten, im Moment der Festsetzung notierten Keimlingen aus Schwärmern teilten sich

7	6	21	3	3	Schwärmer
zwischen 21—24	24—27	27—30	30—33	33—36	Stunden.

Von ebenso vielen Keimlingen, die aus Amöben hervorgegangen waren

31	4	5	Schwärmer
zwischen 0—3	3—6	6—9	Stunden geteilt.

Die erste Teilung erfolgt also an den Keimlingen, die aus Amöben hervorgegangen waren, ungleich rascher — zu allermeist bereits innerst der ersten 3 Stunden — als bei denen die von Schwärmern stammten und die meist erst nach 27—30 Stunden sich teilten.

Dabei ist zu bemerken, daß die äußern Bedingungen so weit als möglich dieselben waren. Im Übrigen konnte auch an frisch aus dem Freilande gebrachten Materiale leicht gesehen werden, daß auch hier tatsächlich die Amöbenkeimlinge sich rasch teilten, die Schwärmerkeimlinge nur langsam, wenn auch nicht anzunehmen ist, daß im Freilande die Zeitdifferenzen in der gleichen Weise vorhanden sind, sondern sich auch diese entsprechend den verschiedenen Verhältnissen verschieben können. Das ändert aber nichts an der Tatsache, daß die große Differenz besteht.

Man könnte vielleicht denken, daß die reichliche animalische Ernährung diese rasche Teilung der Keimlinge mitbewirke. Dafür spricht auch der Umstand, daß isolierte Amöben ohne beigegebene Algen, die also keine oder zum Mindesten nur sehr kurz dauernde Gelegenheit zur animalischen Ernährung hatten, als Keimlinge sich ebenfalls viel langsamer teilten, als solche mit reichlicher animalischer Ernährung.

Ob die Amöben ohne ausgiebige animalische Ernährung sich auch so lange bewegten, wie solche mit derselben, konnte deshalb

nicht ermittelt werden, weil sie nicht vom Zeitpunkt ihres Freiwerdens an beobachtet werden konnten.

So erscheint es als wahrscheinlich, daß reichliche animalische Ernährung beschleunigend auf die Teilung der Keimlingszellen einwirkt, wofür noch speziell jene Amöben sprechen, die sich nur wenige Stunden bewegen, sich dabei animalisch ernähren und sich trotzdem rasch als Keimling teilen.

Bei den andern Makrozoosporen aber, die lange sich wie Amöben ernähren und lange beweglich bleiben, liegt aber doch der Fall so, daß sie sich ihre Substanz größtenteils vor der Keimung ausbilden, im Gegensatz zu den rasch keimenden Schwärmern, die sich die nötige Substanz während des bei ihnen lange dauernden Stadiums des einzelligen Keimlings, holophytisch beschaffen.

\* \* \*

Bemerkt sei auch noch das Verhalten der kontraktilen Vakuolen, bei diesen amöboiden Zoosporen. Im Schwärmer befinden sich beide Vakuolen meist vorne und einander ziemlich genähert. Bei den Amöben werden sie aber oft weit von einander entfernt angetroffen. Speziell bei den merkwürdig gestreckten Formen ist der räumliche Abstand zwischen ihnen sehr groß. Trotzdem aber bleibt der Pulsationsrhythmus derselbe.

Es ist dies ganz analog zu dem Verhalten der wandernden kontraktilen Vakuolen mancher metabolischer Flagellaten oder vieler Amöben, bei denen sich das gleiche Verhalten zeigen läßt.

Bemerkenswert scheint aber der Umstand, daß der Rhythmus sich ändert, wenn eine der beiden Vakuolen verloren geht. Bei den langgezogenen Amöben, deren Plasma sich manchmal an den Enden ansammelt, gelingt es nicht unschwer, die beiden nur durch einen dünnen Strang verbundenen Plasmateile durch Zerreißen dieses Stranges zu isolieren. Nicht selten befindet sich nun in den beiden Teilen je eine Vakuole. Die Vakuole im kernlosen Teile stellt bald ihre Pulsation ein, wohl deshalb, weil ja dieser Teil bald desorganisiert. Der kernhaltige Teil bleibt aber erhalten und seine nunmehr einzige Vakuole pulsiert weiter. Aber nicht mehr im selben Rhythmus, sondern meist viel rascher, besonders wenn dieser kernhaltige Teil der bei weitem größere von beiden ist. Das Tempo verlangsamt sich aber, wenn dieser kernhaltige Teil relativ klein ist. Dabei verhalten sich diese kernhaltigen Teile im Weiteren, wie wenn sie intakt geblieben wären, ja sogar ganz kleine solcher Teile, die oft noch ein Stück des Chromatophoren verloren hatten,

entwickelten sich mit der Zeit, meist nach wenigen Stunden, zur normalen Größe und keimten normal aus.

Jedenfalls besteht eine direkte Beziehung zwischen der Größe solcher abgetrennter, kernhaltiger Teile und der Pulsationszeit und Zahl ihrer Vakuolen, was wohl auch auf ihre funktionelle Bedeutung hinweist.

Es wurden auch Untersuchungen gemacht über die Bedingungen amoeboider Formbildung aus Flagellaten- und Algenschwärmen. Dabei konnten sicher die Beziehungen zu äußeren Faktoren gezeigt werden, die aber nicht die einzigen Bedingungen sind. Darüber soll andernorts berichtet werden.

#### Zusammenfassung.

1. Es werden von *Tetraspora*, *Draparnaudia*, *Stigeoclonium* neuerdings amoeboiden Stadien angegeben.
2. Die amoeboiden Stadien entsprechen bei *Tetraspora*, wo sie aus den Cysten, wie auch bei *Stigeoclonium*, wo sie aus vegetativen Zellen hervorgehen, den direkt keimenden Schwärmern (Makrozoosporen) und sind völlig homolog den seinerzeit für eine *Aphanochaete*-artige Grünalge angegebenen amoeboiden Stadien. Bei *Draparnaudia* entsprechen sie (KLEBS, PASCHER) den Mikrozoosporen, die hier zugleich als Gameten funktionieren.
3. Bei den amoeboiden Makrozoosporen von *Tetraspora* und *Stigeoclonium* wurde ausgiebige animalische Ernährung beobachtet: Aufnahme kleiner Organismen (Bakterien, Blaualgen, Diatomeen, Grünalgen, Flagellaten, Desmidaceen) in plumpe Pseudopodien, Bildung von Nahrungsvakuolen um die aufgenommenen Objekte und Verdauung mit darauf folgender Ausstoßung der unverdaulichen Reste, ein Vorgang, der völlig mit der animalischen Ernährung „echter“ Amöben übereinstimmt. Bei den *Draparnaudia*-Gameten konnte diese animalische Ernährung nur in wenigen Fällen beobachtet werden.
4. Die Amöben-Makrozoosporen behielten ihre Beweglichkeit viel länger als die Schwärmer-Makrozoosporen; wie auch ihr Verhalten gegen Licht, Temperatur sich nicht mit den Schwärmer-Makrozoosporen zu decken scheint.
5. Dagegen ist in ihrer Weiterentwicklung kein prinzipieller Unterschied gegenüber den letzteren: sie keimen in der gleichen Weise.

6. Relativ verschieden verhalten sie sich nur darin, daß bei den auskeimenden Amöben-Makrozoosporen nach dem Eintreten der Ruhe die erste Teilung viel rascher erfolgt als bei den Schwärmer-Makrozoosporen. In Anbetracht des Umstandes, daß die amöboiden Makrozoosporen gewöhnlich viel länger beweglich bleiben und so später keimen als die Schwärmer-Makrozoosporen, ergeben sich aber keine wesentlichen Wachstumsdifferenzen an den jungen Pflanzen (*Stigeoclonium*) beiderlei Herkunft.

7. Der Tatsache, daß bei *Tetraspora* animalische Ernährung vorkommt, kommt eine weitere Bedeutung deshalb zu, weil damit animalische Ernährung auch für die Volvocales indirekt nachgewiesen wird, für die, als der einzigen Reihe der Flagellaten, der Nachweis animalischer Ernährung noch nicht erbracht war.

Man hat sich angewöhnt, animalische, amöbicide Ernährung als primitives Charakteristikum anzusehen und den damit verbundenen rhizopodialen Charakter als Kennzeichen niederer Organisation hinzustellen. Und trennt größtenteils nach diesem Gesichtspunkt das Pflanzenreich vom Tierreich, inmitten einer im Prinzip einheitlich organisierten Reihe wie die Flagellaten, voneinander ab, stellt die holophytischen herüber, die animalischen hinüber und zerreißt damit oft die engsten Gruppen. Diese gekünstelte Auffassung wird speziell dann klar, wenn man die Behandlung der Flagellaten in unseren Lehr- und Handbüchern betrachtet, in denen meist nur die Volvocalen ihre natürliche Stellung einnehmen, oder in denen so häufig nach wie vor, die Myxophyten, deshalb, weil sie vorherrschend animalisch leben, als niederste Gruppe zu Beginn zu stehen kommen, trotzdem sie in Bezug auf Sexualität und Generationswechsel höher stehen, als sämtliche Grünalgen und die meisten Braunalgen.

Wenn nun gezeigt wird, daß animalische Ernährung und Ausbildung rhizopodialer Formen, nicht nur in allen Reihen der Flagellaten mit der Marke „Pflanzen“ vorkommt und bei ihnen auch zur Bildung dauernd rhizopodialer Formen führt, daß animalische Ernährung und zwar in der „primitivsten“ amöboiden Form auch bei echten, „unzweifelhaften“ Pflanzen vorkommt, bei hochorganisierten, in Bezug auf Organentwicklung hochdifferenzierten Algen, wie *Stigeoclonium* oder *Draparnaudia*, so läßt uns das den Formalismus, das Konstruierte unserer systematisch verwerteten „Haupt“merkmale besonders erkennen. Und läßt uns vielleicht ahnen, daß die gemeinsamen Züge beider Reihen, der Tiere und

Pflanzen doch viel tiefer ineinandergreifen, als es den uns geläufigen Darstellungen entnommen werden kann.

Leysin, Schweiz.

Prag II, Weinberggasse 3a

Mitte September 1915.

### Erklärung der Tafel IX.

*v* = kontraktile Vakuole, *n* = Nahrungsballen.

Abb. 1. Amoeboide Makrozoosporen von *Testrapora*, speziell solche die aus Cysten ausschlüpfen.

Abb. 2—5. Animalische Ernährung bei den kopulierenden Mikrozoosporen von *Draparnaudia*. Bei 2 mit einer aufgenommenen *Chlamydomonas*. Bei 2 und 3 die beiden kontraktilen Vakuolen weit auseinander gerückt.

Abb. 6—11. Animalische Ernährung bei den Mikrozoosporen eines *Stigeoclonium*. Bei 7 und 11 mit weit auseinander gerückten kontraktilen Vakuolen. Bei 9 mit einer aufgenommenen ungemein feinen *Oscillaria*. Bei 10 mit eben ausgestoßenem unverdaulichen Restballen.

Abb. 12. Cysten einer unbekanntes Chlorophyceen, deren Inhalt als Amöbe austritt.

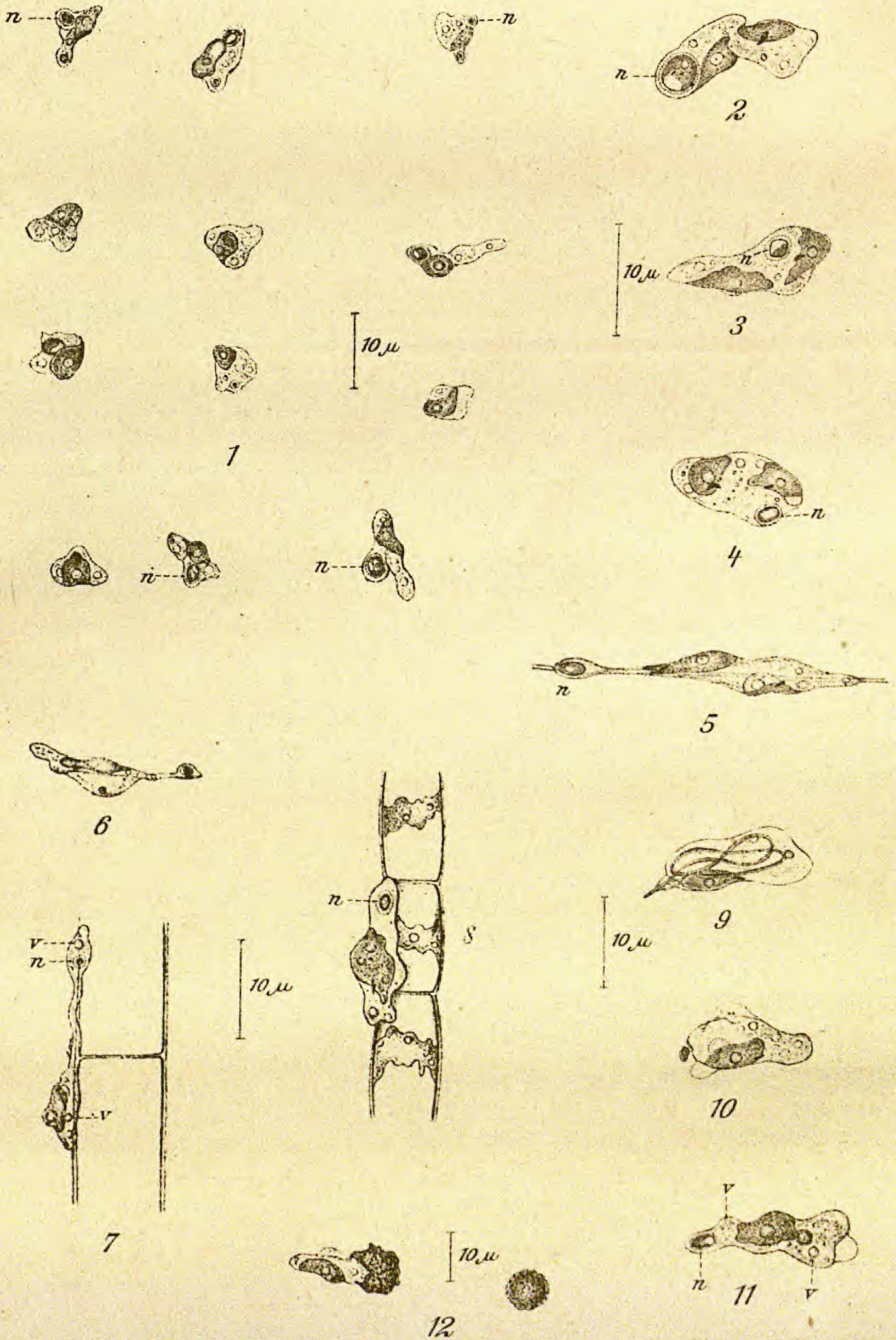
Die beigetzten Striche veranschaulichen  $10\ \mu$  bei den angewendeten Vergrößerungen.

## 43. Ludw. Geisenheyner: Der Schleuderapparat von *Dictamnus fraxinella* Pers.

(Mit 1 Abb. im Text.)

(Eingegangen am 8. Oktober 1915.)

Eine der schönsten und in mehrfacher Hinsicht interessanten Pflanzen des Nahegebietes ist *Dictamnus fraxinella* Pers. Sie muß früher hier sehr häufig gewesen sein, da sie bereits dem alten HIERONYMUS BOCK aufgefallen ist. Er gibt in seinem Kräuterbuche sonst nur allgemeine Verbreitungsbezirke an, z. B. Ydar, Westrich, Schwarzwald usw., bei ihr aber nennt er Kreuznach, Kirn und Dhaun ausdrücklich. Wenn nun, um mit ihm zu reden, die „hohen, velsechten und durren Berge“, wo sie gern wächst, auch noch für ein anderes Gewächs ein sehr geeigneter Boden sind, nämlich für den Weinstock, so ist es ja nicht zu verwundern, daß dieser mit Hilfe des ihm befreundeten Menschen dem Diptam seine Standorte vermindert. Erst vor wenigen Jahren ist vom Staate ein dem Lemberg gegenüberliegender großer Waldbestand



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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1915

Band/Volume: [33](#)

Autor(en)/Author(s): Pascher Adolf

Artikel/Article: [Animalische Ernährung bei Grünalgen 427-442](#)