

gewiesen, daß für das Zustandekommen zahlreicher Anomalien bei den höheren Pflanzen immer das Wiederauftreten der dichotomen Verzweigungsweise der niederen Pflanzen verantwortlich gemacht werden muß, eine Einsicht, die uns erlaubt, eine Vielheit von Erscheinungen auf eine einzige zurückzuführen. Ich nannte damals die Fasciation, die meiner Meinung nach einen ersten Schritt in der Richtung der Dichotomie bedeutet, die Tri- und Tetracotylie, oft mit dem Auftreten von Verbänderung verknüpft; im Zusammenhang hiermit die Gabelung von Laubblättern, schließlich die Polymerie der Blüten von *Oenothera*, oft mit Unrecht als Folge von Synanthie betrachtet. Besonders in diesem Jahre zeigte es sich mir, wie sehr die Oenotheren zu einer Rückkehr zur Dichotomie neigen. Ungemein häufig waren in meinen Kulturen die tricotylen Keimpflanzen, die fasciierten und sogar die rein dichotom verzweigten Stengel, die gegabelten Blätter und die polymeren oder fasciierten Blüten. Die überzählige Frucht der mittleren Figur unserer Tafel XIII darf uns ein Zeichen dafür sein, daß tatsächlich den hier beschriebenen Anomalien das Wiederauftreten der dichotomen Verzweigungsweise, nur in einem ganz besonderen Grade, zugrunde liegt.

Erklärung der Tafeln XIII u. XIV im Text.

47. A. Pascher: Von einer allen Algenreihen gemeinsamen Entwicklungsregel.

(Mit 13 Abbildungen im Texte.)

(Eingegangen am 21. Juli 1918.)

Beim Studium der in den einzelnen Algenstämmen auftretenden Parallelreihen fiel die regelmäßige Wiederkehr einer entwicklungsgeschichtlichen Tatsache auf, die den Eindruck zeitigte, es handle sich dabei um eine allgemein geltende Regel. Ich habe sie bereits in meiner Studie „Über Flagellaten und Algen“¹⁾ ausdrücklich hervorgehoben und sie in der Abhandlung über die entwicklungsgeschichtlichen Zusammenhänge der Rhizopoden und

1) PASCHER, A. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. 1914, S. 156.

Flagellaten wieder¹⁾ erwähnt. Diese anscheinend allgemein geltende Regel lautet deskriptiv gefaßt: Überall wo in der Entwicklung der Algenreihen die Ausbildung der Einzelzellen (des Zellindividuums) betont wird, setzt eine Reduktion der Flagellatenstadien (Schwärmer) ein, die schließlich mit dem völligen Verluste derselben endet²⁾. Der Ton liegt hierbei auf „Einzelzelle“³⁾, denn dort, wo Zellfäden ausgebildet werden, bleiben die Schwärmer erhalten.

In allen auf Flagellatenreihen zurückführbaren Algenstämme finden wir eine Gruppe, die die Einzelzelle besonders entwickelt, — bei allen Algenstämmen ist gerade in dieser Gruppe die Rückbildung der Schwärmerstadien nachweisbar. Das soll nun gezeigt werden.

Unter den **Chlorophyceen**, die mit Flagellatentypen wie *Chlamydomonas* beginnen, deren Organisation sie in ihren beweglichen Vermehrungsprodukten immer wiederholen, ist eine Reihe ausgebildet, die dadurch charakterisiert ist, daß sie einzellige, isoliert lebende, unbewegliche Formen umschließt, die in ihren einfachsten Formen wie bewegungslos gewordene *Chlamydomonas*individuen, deren Membran sich ganz geschlossen hat, aussehen, die aber in ihrer weiteren Entwicklung dann die Zelle in mannigfacher Weise ausbilden, z. B. in Anpassung an bestimmte Lebensweisen, oder zu bestimmten Kolonien zusammentreten. Es ist dies die Reihe der **Protococcales**. Ihre Vermehrung erfolgt bei einer Reihe derselben, die deshalb als **Zoosporinae**⁴⁾ bezeichnet werden, durch Schwärmer, die ganz in derselben Weise zustande kommen, wie sie z. B. *Chlamydomonas* innert der Hülle zu zwei oder mehr bildet, die dann austreten um zu neuen *Chlamydomonas*individuen heranzuwachsen. Eine zoosporine Protococcalenzelle, z. B. *Chlorococcum* (vergl. Abb. 1), oder ein festsitzendes *Characium* bildet sich ebenso wie eine solche *Chlamydomonas* in ein Zoosporangium um, Protoplasma und Kern teilen sich wiederholt, die Teilstücke

1) PASCHER, A., Flagellaten u. Rhizopoden in ihren gegenseitigen Beziehungen. Versuch einer Ableitung der Rhizopoden, Archiv für Protistenkunde XXXVIII. (1917), S. 29, auch selbständig.

2) Phylogenetisch gefaßt (die Richtigkeit der Ableitung der Algen von Flagellaten vorausgesetzt), müßte es heißen: Überall dort, wo in der holophytischen Weiterentwicklung der einzelnen Flagellatenreihen, die Betonung der Einzelzelle einsetzt.

3) Die auch zu lockeren kolonialen Verbänden sich vereinigen können.

4) Vgl. BRUNNTHALERS Bearbeitung der Protococcalen in meiner Süßwasserflora Deutschlands, Österreichs u. d. Schweiz, Bd. V.

wandeln sich in Schwärmer um, die aus der erweiterten Mutterzelle austreten, um nach längerem Schwärmen bewegungslos zu werden, sich zu behäuten und zu einer neuen kleinen *Chlorococcum*- oder *Characium*-zelle zu werden. Die Zellen solcher Protococcalen teilen sich demnach nicht direkt, bilden die neuen unbeweglichen Tochterzellen nicht direkt, sondern mittels der Schwärmer aus.

Schwärmer besorgen auch die geschlechtliche Fortpflanzung.

Diesen zoosporinen Protococcalen mit Vermehrung durch Schwärmer steht eine andere Reihe gegenüber, deren Entwicklungsgang wesentlich vereinfacht ist: es werden ebenfalls innert der Zelle mehrere Teilstücke des Protoplasten gebildet; die wandeln sich aber nicht erst in Schwärmer um, sondern bleiben bewegungslos, runden sich gleich nach der Spaltung des Protoplasten ab,

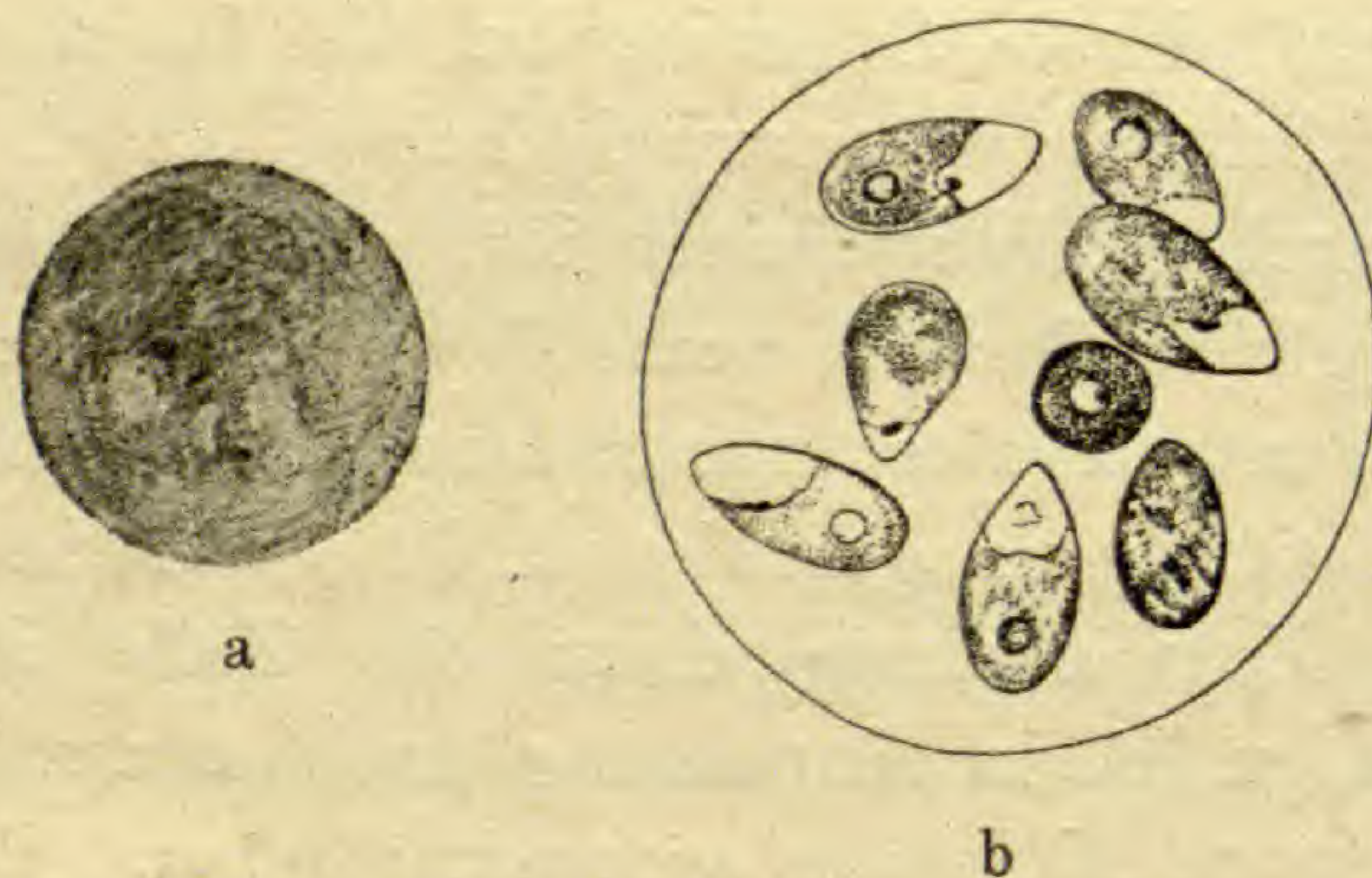


Abb. 1. Zoosporine Protococcale: *Chlorococcum* spez. a. vegetative Zelle, b. mit Schwärmern.

behäuten sich und werden zu kleinen Zellen (meist vier) (vgl. Abb. 2), die dann durch Verquellen der erweiterten Mutterzellhaut frei werden. Diese unbeweglichen Vermehrungszellen heißen Autosporen (vgl. Abb. 3), sie nehmen oft bereits noch innert der Mutterzelle die für die Art charakteristische Zellform an; bei koloniebildenden Typen ordnen sie sich noch in der Mutterzelle zu kleinen Tochterkolonien an. Solche autosporine Protococcalen sind *Chlorella*, oder *Tetraëdron*, von Kolonien bildenden sind *Scenedesmus* und *Raphidium* die bekanntesten Typen.

Der Entwicklungsgang der autosporinen Protococcalen erscheint demnach gegenüber dem der Zoosporinen wesentlich dadurch abgekürzt, daß sich die Teilstücke des Protoplasten, ohne den Umweg über die beweglichen und als solche austretenden Schwärmer, direkt in die Tochterzellen umwandeln; die Ontogenese erscheint verkürzt.

Daß diese Autosporen nichts anderes sind als die bereits in der Mutterzelle bewegungslos gewordenen Schwärmer, liegt auf der Hand und wurde auch von OLTMANNS¹⁾, soweit ich absehe,

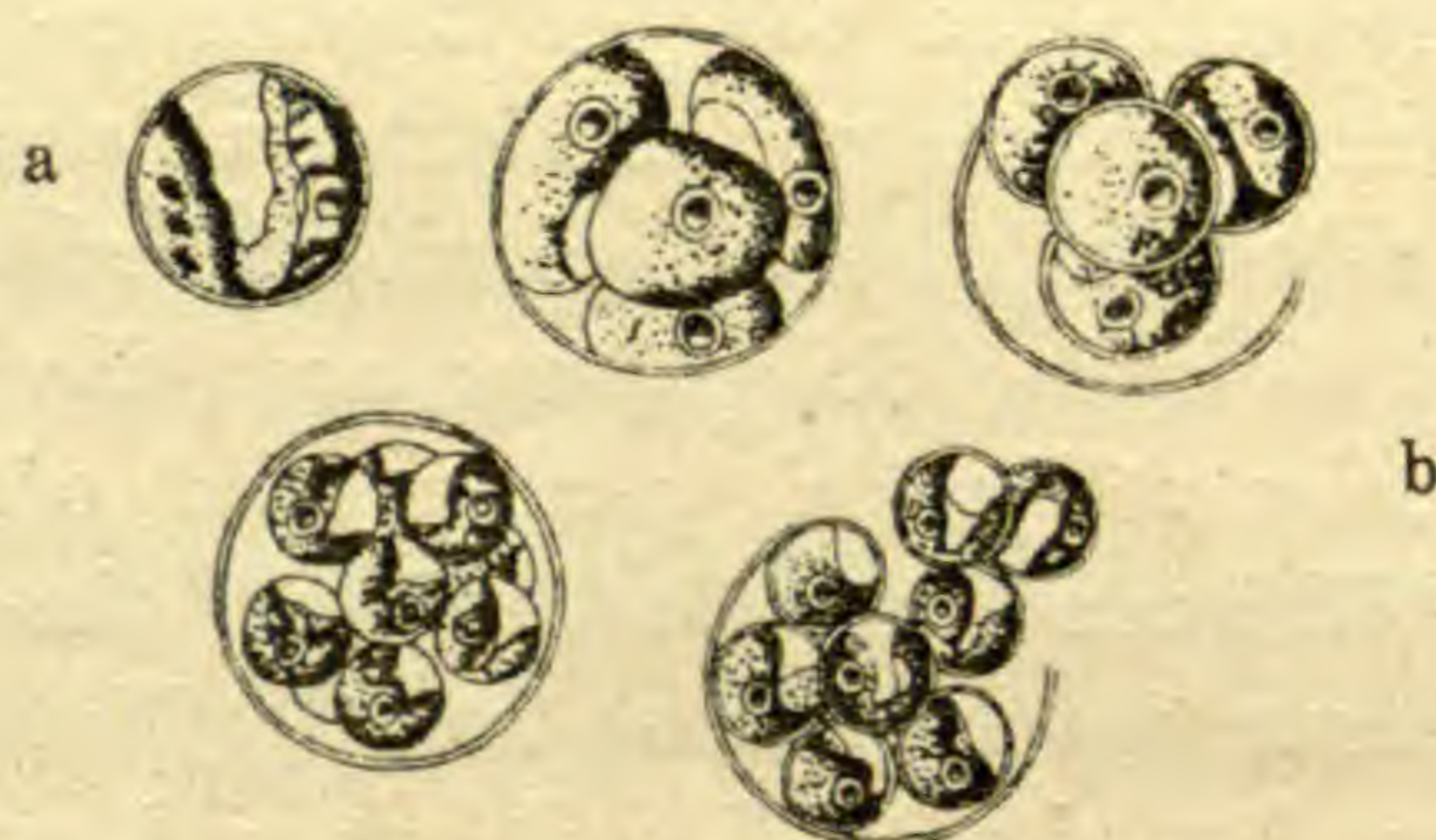


Abb. 2. Autosporine Protococcale: *Chlorella* spez. a. vegetative Zelle. b. mit 4 und 8 z. T. austretenden Autosporen (nach GRINTZESCO).

angenommen. Diese Annahme ist auch begründet, denn die Bildung der Autosporen erscheint keineswegs unvermittelt: und wir kennen Protococcalen, die in dieser Entwicklung gerade eine Zwischen-

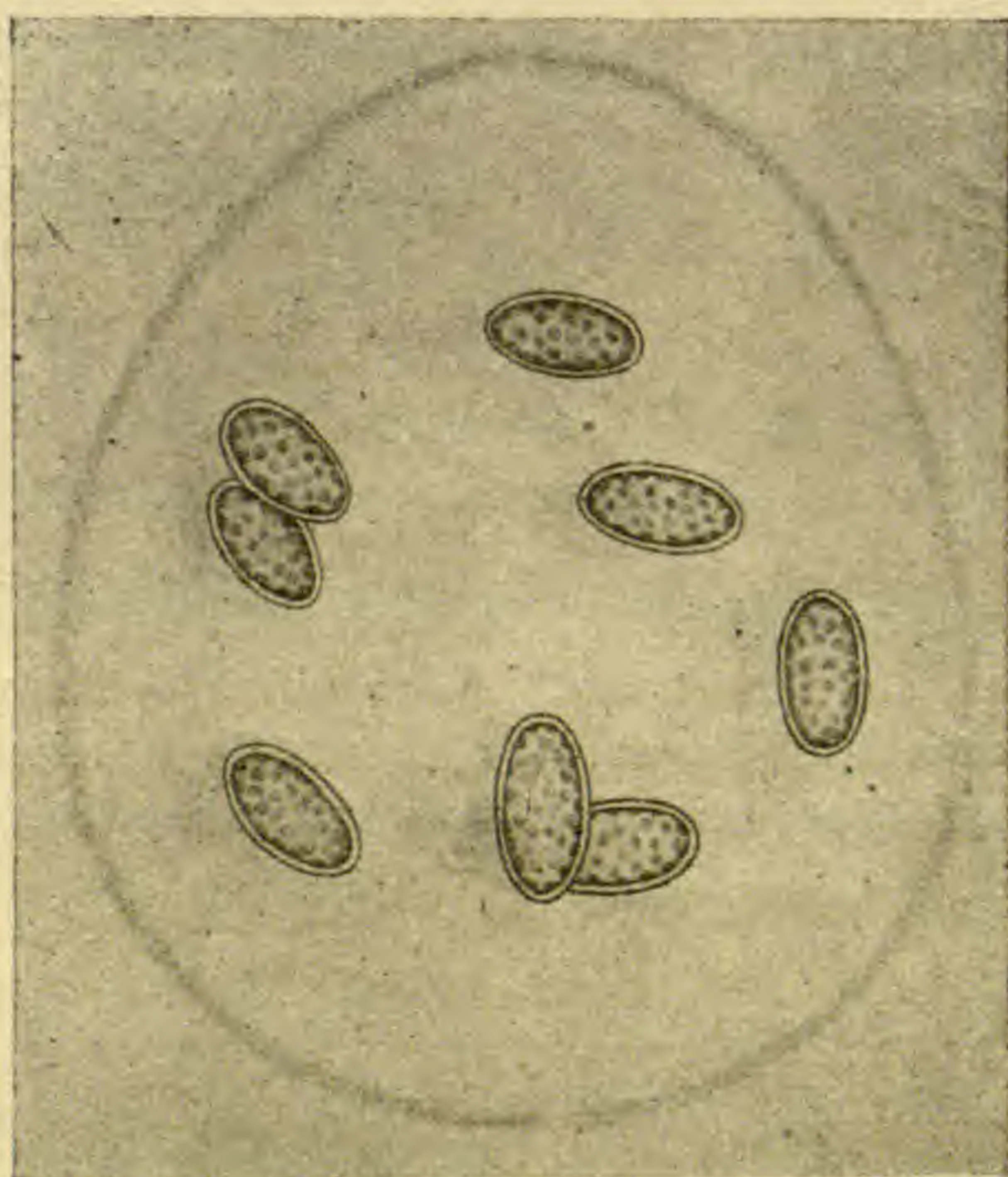


Abb. 3. *Oocystis* — autosporine Protococcale, 8 innert der Mutterzelle direkt gebildete Tochterzellen, die erweiterte Mutterzellhaut bereits verquellend (nach LEMMERMANN).

stellung einnehmen, die bereits recht funktionsunfähige Schwärmer ausbilden, die zwar noch innert der Mutterzelle eine unbeholfene

1) OLTMANNS Morphologie u. Biologie der Algen I, S. 184 (bei *Chlorella*) u. den Scenedesmaceen; doch hat er diese Deutung anscheinend nicht für die Autosporen von *Eremosphaera* (I., S. 182).

Bewegung mittels der Geißeln besitzen, diese Bewegung aber gar bald einstellen und sich unter Behütung noch in der Mutterzelle zu Kolonien zusammenschließen.

Solche Übergangsstadien von der Zoosporen- zur Autosporen-bildung stellen die Gattungen *Pediastrum* und *Hydrodictyon*¹⁾ dar; in den Einzelzellen dieser koloniebildenden Protococcalen bilden sich zahlreiche kleine Schwärmer aus, die unbeholfen umherwackeln, nie mehr völlig frei werden, sich oft bereits in der Mutterzelle immobilisieren und dort gleich eine Tochterkolonie bilden oder gemeinsam in einer Blase aus der Mutterzelle austreten und dann nach dem Austritt in diese Blase sich zur Tochterkolonie zusammenschließen.

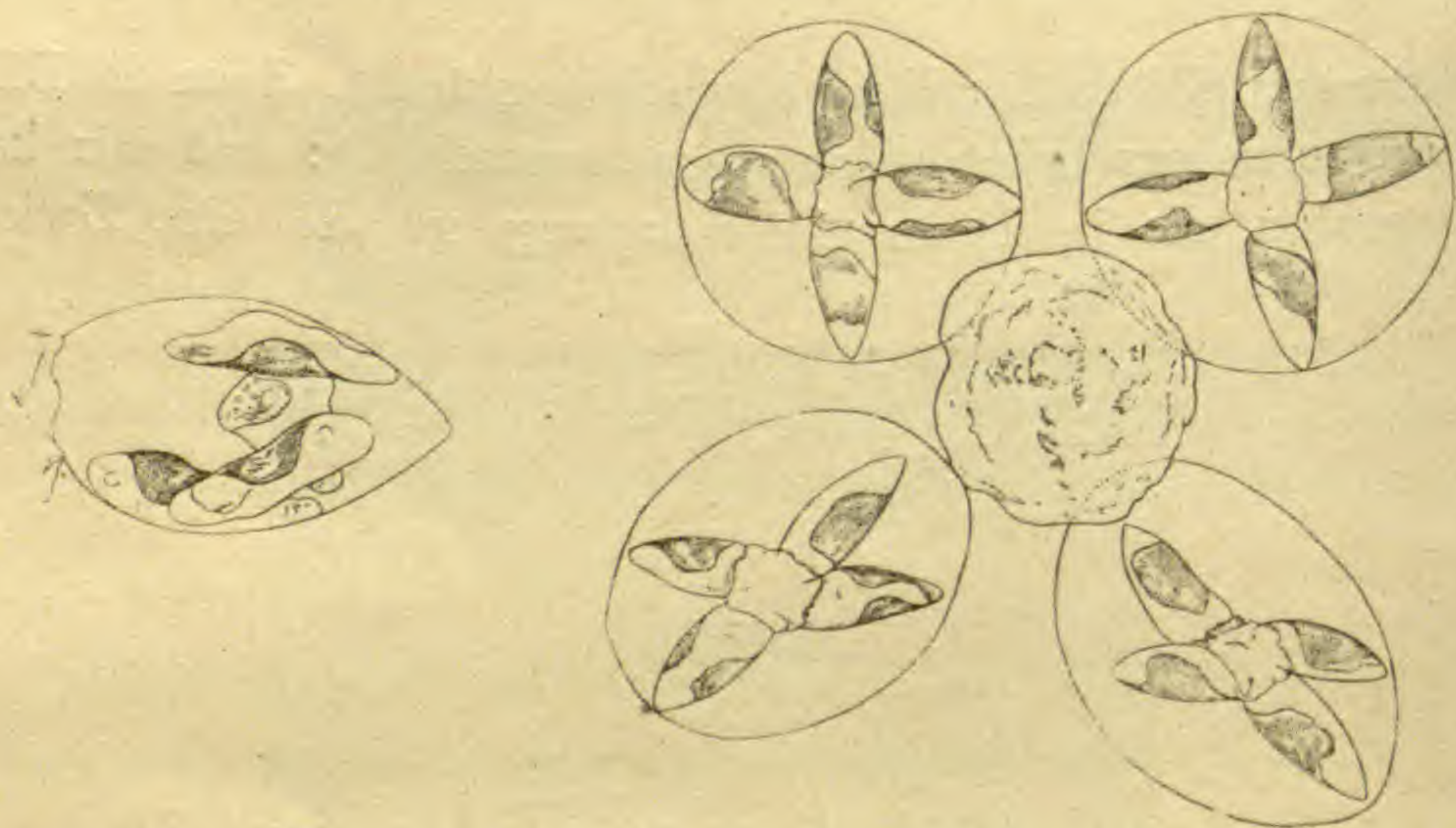


Abb. 4. *Marthea*, eine neue autosporine Protococcale, bei der die Teilstücke noch Stigma und Vakuolen der Schwärmer, jedoch keine Geißeln mehr haben, sich noch eine Zeitlang amoeboid innert der Mutterzelle bewegen, dann behäuten und dann hier die Tochterkolonie bilden.

Diese in ihrer Bewegung so sehr reduzierten Schwärmer, die nie mehr frei schwärmen, sondern innert der Blase oder der Mutterzelle geringe Bewegung zeigen, lassen sich nur im Sinne der Reduktion, als Übergang zur unbeweglichen Autospore verstehen.

Als solcher Übergang von ganz besonderem Interesse ist die Protococcale *Marthea* (vgl. Abb. 4); hier zeigen die Teilstücke des Protoplasten, die sonst als Schwärmer austreten, zwar noch Stigma und pulsierende Vakuolen, bilden aber keine Geißeln mehr aus, wie es noch die kleinen in Reduktion begriffenen Schwärmer von *Pediastrum* und *Hydrodictyon* tun; sondern sie zeigen nur mehr amoe-

1) Nach Untersuchungen von PROBST (Basel) auch *Sorastrum*.

boide Bewegung, kriechen als kleine, grüne Amoeben in der Mutterzelle herum, um bald ihre Bewegung einzustellen und in charakteristischer Weise zur radförmigen Kolonie zusammenzuschließen und sich zu behäuten.

Nun sind tatsächlich die Autosporinen die vorgeschrittensten Typen unter den Protococcalen nicht nur in der Ausgestaltung der Einzelzelle im Sinne verschiedentlichter Anpassung auch in der Koloniebildung — und entsprechend dieser Ausgestaltung erfolgt anscheinend die Reduktion der Zoosporen. Die Autosporinen der autosporinen Protococcalen sind tatsächlich die reduzierten Schwärmer und diese Reduktion läßt sich in schöner Reihe verstehen: bei *Chlorococcum* oder *Characium* bewegliche und austretende Zoosporen; bei *Hydrodictyon* und *Pediastrum* wie *Sorastrum* nur mehr ganz kurz bewegliche nicht mehr austretende Schwärmer mit Geißeln, die noch in der Mutterzelle zur Ruhe kommen; bei *Marthea* die Teilstücke noch mit Stigma und Vakuolen, doch ohne Geißeln und nur mehr mit kurz dauernder amoeboider Beweglichkeit in der Mutterzelle, beim allergrößten Teil aber, den Autosporinen dann völlig bewegungslose Teilstücke, die sich sehr bald behäuten: die Autosporinen.

Und diese zunehmende Reduktion der Zoosporen läuft bei den Protococcalen in ausgesprochenster Weise parallel der immer mehr ausgesprochenen Betonung der Entwicklung der Einzelzellen und ihrer Ausgestaltung, wobei zu bemerken ist, daß die Autosporinbildung die ausschließliche Vermehrungsweise dieser Protococcalenreihe ist. Nur bei dieser findet sie sich, bei den fadenförmigen Grünalgen, den Ulotrichalen, wie den Siphonalen findet eine solche Reduktion der Schwärmer nicht statt, sie bleiben dort das hauptsächlichste Vermehrungsorgan und wo sie dort ausfallen, so gehen die Gründe dafür auf andere Momente zurück (einzelne aërophile Algen, einzelne Siphonalen).

Daß auch die **Dinoflagellatae** oder Peridineen nicht bei der Bildung beweglicher Formen stehen geblieben sind, zeigte in seiner wichtigen letzten Peridineenarbeit KLEBS¹⁾, indem er isoliert lebende völlig zelluläre wie *Cysto*-, *Hypno*-, *Tetra*-, *Stylo*-, *Phyto*- und *Gloeodinium* wie auch andere Formen nachwies. Daß auch fädige braune Algen im engsten Zusammenhang mit Dinoflagellaten stehen, wies ich bei der merkwürdigen *Dinothrix* nach. Darnach stehen

1) KLEBS, G., Über Flagellaten und Algen ähnliche Peridineen. Verh. des naturf. mediz. Vereines Heidelberg XI. (1912), Heft 4, S. 369.

die Dinoflagellatae mit zellulären Algenreihen ebenfalls in engem verwandtschaftlichen Zusammenhang und setzen sich wie fast alle anderen gefärbten Flagellatenreihen in einer Algenreihe fort (*Dinophyceae*).

Auch unter den einzeln lebenden, zellulären Dinophyceen — *Dinococcales* — in Analogie zu der Parallelstufe der Chlorophyceen,

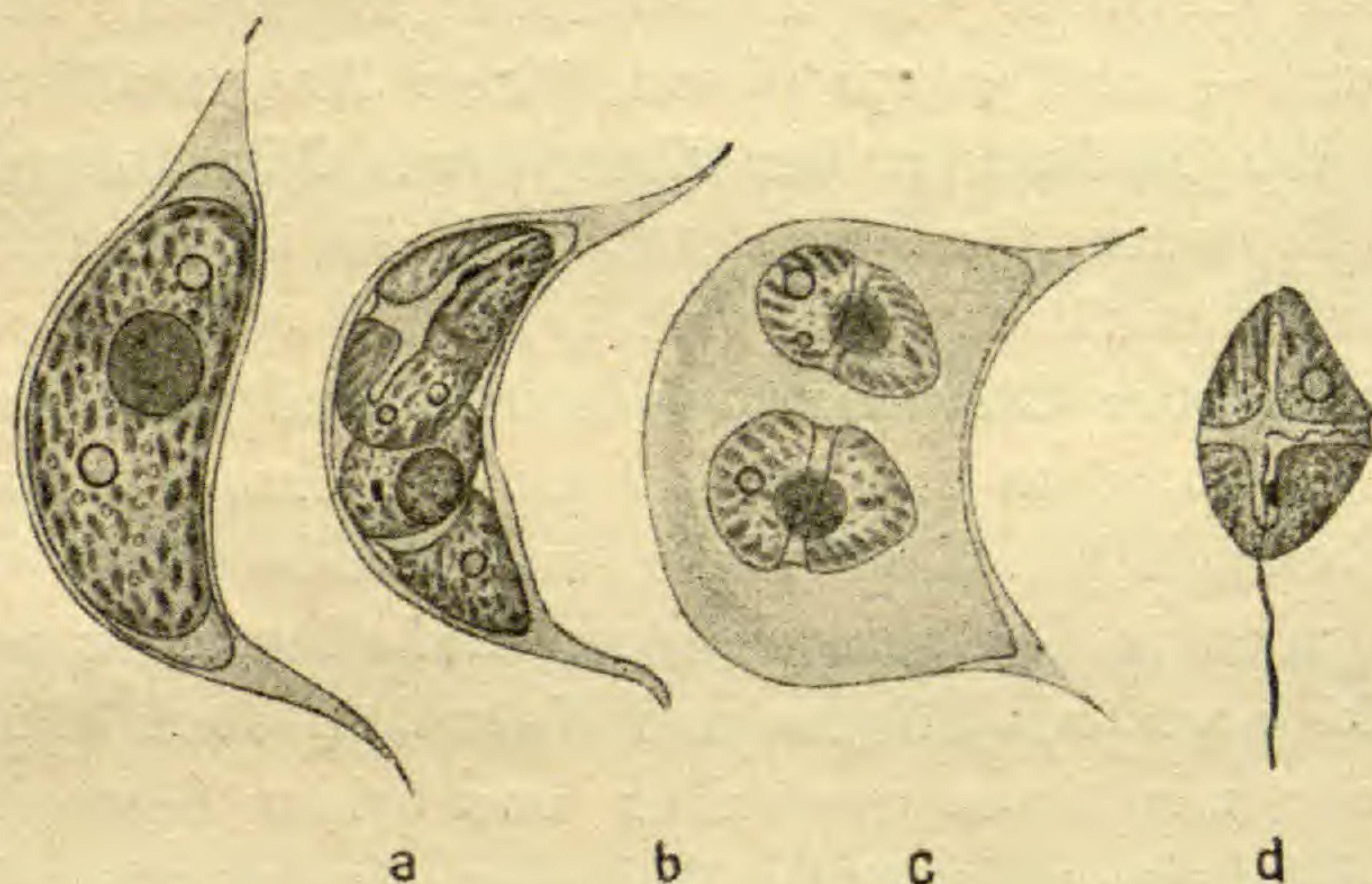


Abb. 5. Eine zoosporine Dinococcale: *Cystodinium*, a. doppelhörnige Zellen, in denen b. c. 2 oder vier *Gymnodinium*artige Schwärmer d. gebildet werden, die dann austreten, schwärmen und unter Bildung einer neuen Doppelhornzelle bewegungslos werden (nach KLEBS).

der *Protococcales* genannt, läßt sich die Reduktion der Zoosporen leicht nachweisen. *Cystodinium* Klebs eine doppelhörnige Dinococcale (die sich von den ebenfalls doppelhörnigen Cysten einzelner *Gymnodinien*, nur dadurch unterscheidet (vgl. Abb. 5), daß sie eben den allergrößten Teil ihres Lebens in diesem unbeweglichen



Abb. 6. Ein anderes *Cystodinium*, das keine Schwärmer, sondern die doppelhörnigen Zellen noch in der Mutterzelle gebildet hat.

Stadium verlebt) mit den zahlreichen braunen Chromatophoren der Dinophyceen bildet (Abb. 4) zur Vermehrung zwei oder vier kleine *Gymnodinium*-gleiche Schwärmer aus, die ausschlüpfen und nach kurzer Schwärmzeit neue solche Doppelhornzellen bilden.

Eine andere von mir beobachtete Art (Abb. 6), die etwas plumper ist, bildet aber bereits in der Mutterzelle zwei oder vier

kleine längliche Zellen und keine *Gymnodinium*-artigen Schwärmer mehr, welche Zellen bald die charakteristische Doppelhorngestalt annehmen. Hier ist also bereits Autosporenbildung vorhanden.

Eine andere Dinococcalengattung die *Phytodiniacee Phytodinium* Klebs (Abb. 7) bildet kleine ellipsoidische bis brotlaibartige Zellen mit Cellulose-membran und einem großen Kern. Die Zweiteilung der Zellen besteht darin, daß sich der Protoplast in zwei Teilstücke teilt, deren jedes sich mit einer Membran umgibt, wobei die Mutterzellhaut frühzeitig verschwindet. Es sind gewissermaßen zwei Autosporen gebildet¹⁾.

Wie diese mit den ursprünglichen Schwärmern zusammenhängen, sie nichts anderes sind, als die bewegungslos gewordenen

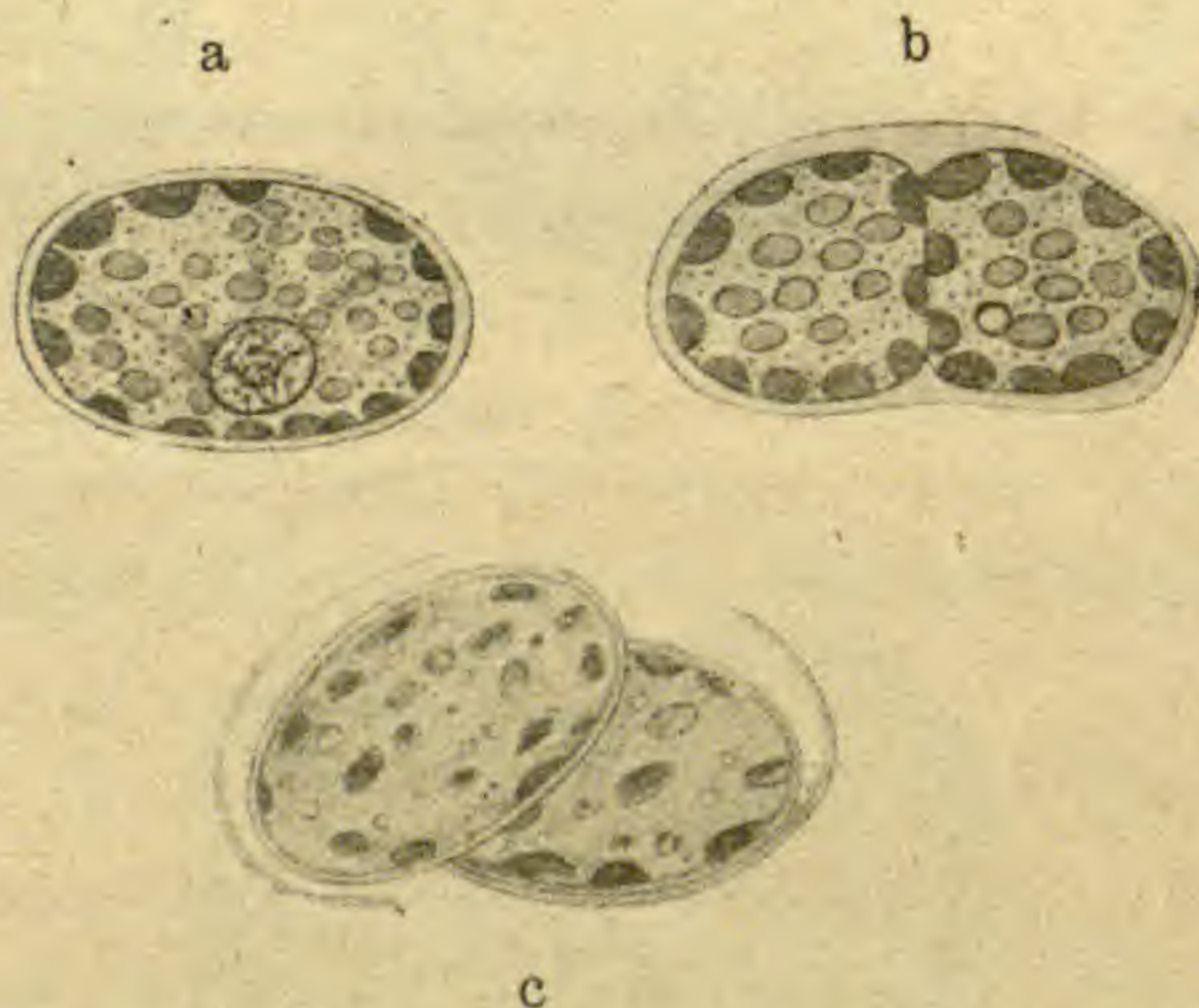


Abb. 7. *Phytodinium* Klebs, a. vegetative Zelle, b. Bildung zweier Autosporen, c. Freiwerden derselben a. b. nach KLEBS.

Schwärmer, die bei *Phytodinium*, wie auch bei *Chlorella* oder dem zweiten eben besprochenen *Cystodinium* gar nicht einmal mehr Schwärmerform annehmen, das zeigt mit ganz einziger Klarheit *Hypnodinium* Klebs. Nach den Untersuchungen KLEBS, die ich im Sommer 1917 in Freiburg i. Breisgau an Material aus den dortigen Hanflöchern bestätigen konnte, stellt *Hypnodinium* (Abb. 8) eine kugelige, relativ sehr große Zelle mit großem, zentralem Kerne, zahlreichen Chromatophoren dar. Oft, nicht immer, ist ein Augenfleck vorhanden.

Vor der Teilung bekommt der ganze Protoplast die Struktur der Dinoflagellaten, der Zellinhalt wird zu einem *Gymnodinium*-artigen Schwärmer, der aber keine Geißeln mehr, aber noch die

1) Ich konnte *Phytodinium* lange studieren, fand aber nie bewegliche Stadien.

charakteristische Längs- und Querfurche bildet. *Hypnodinium* ist demnach nichts anderes als ein behäutetes, zellulär gewordenes *Gymnodinium*. Dann teilt sich dieser Dinoflagellaten-artige Protoplast innert der Mutterzelle in zwei *Gymnodinium*-artige Teilstücke, die zwar das charakteristische Furchensystem, aber ebenfalls keine Geißeln mehr haben und auch nicht als bewegliche Schwärmer austreten. Die Mutterzellhaut dehnt sich dann sehr aus, die Tochterzellen werden schließlich frei und nehmen hierbei sofort

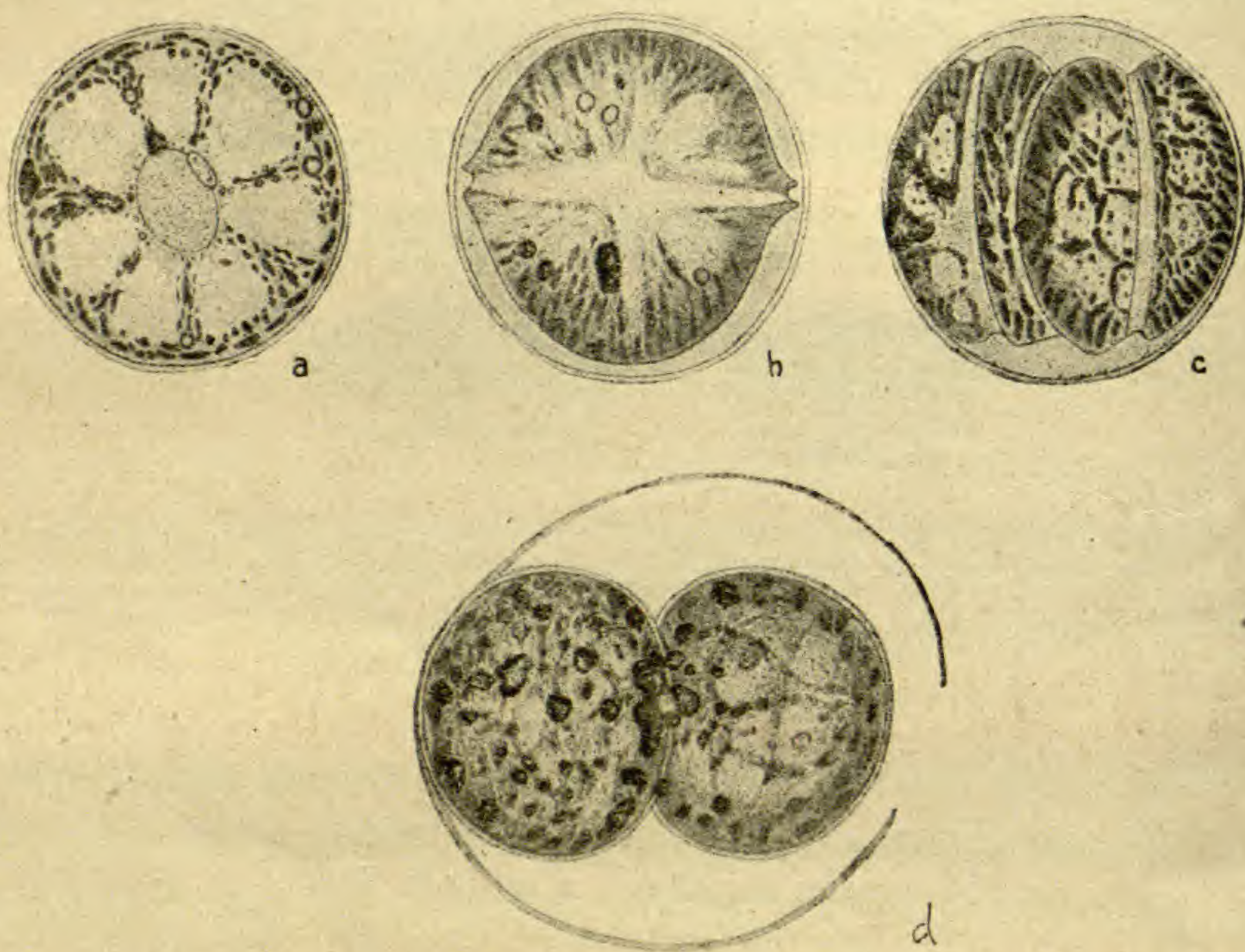


Abb. 8. *Hypnodinium*, a. vegetative Zelle, die b. vor der Vermehrung in ihren Protoplasten Dinoflagellatenorganisation annimmt, c. Bildung der *Gymnodinium*-artigen Teilstücke mit den Peridineenfurchen, doch ohne Geißeln; diese Teilstücke d. wandeln sich entweder noch in der Mutterzelle oder nach dem Austreten in behäutete kugelige Zellen ohne Furchenstruktur um (a. b. c. nach KLEBS).

unter Verlust ihrer Furchenstruktur mit einem Rucke kugelige Gestalt an, um zur normalen Größe heranzuwachsen. Oft aber verlieren sie noch innert der gedehnten Mutterzellhaut ihre Furchenstruktur behäuten sich und werden innert der Mutterzelle zu Autosporen (Abb. 8a).

Hypnodinium ist also ein deutliches Übergangsglied von den zoosporinen Dinococcalen, die noch frei werdende Schwärmer bilden, zu den autosporinen. Bei *Hypnodinium* nehmen die Teilstücke noch

die Struktur der Schwärmer an, bilden aber keine Geißeln mehr aus, bleiben unbeweglich, um dann entweder zwar noch aus der Mutterzelle auszutreten und dann zu kugeligen Zellen zu werden, oder aber diese kugeligen Zellen noch in der Mutterzelle zu bilden.

Bei der Gattung *Tetradinium* ist die Reduktion der Schwärmer noch weiter vorgeschritten, hier bilden sich innert der Mutterzelle zwei Teilstücke des Protoplasten, die noch nackt sind, trotzdem aber keine Furchenstruktur mehr haben, wie die von *Hypnodinium*, die also den Schwärmecharakter noch mehr verloren haben, sich dann behäuten, um erst nach der Entleerung die charakteristische Tetraederform allmählich auszubilden.

So zeigen die Dinococcalen, die einzellig lebenden, unbeweglichen Dinophyceen die Bildung der unbeweglichen Autosporen aus den Schwärmern in schönster Weise vermittelt. *Cystodinium Steini* mit austretenden Schwärmern, *Hypnodinium* mit geißellosen unbeweglich gewordenen Schwärmern, die noch die Furchenstruktur haben, *Tetradinium*, bei dem sie auch die Furchenstruktur bereits verloren haben, bilden einen geschlossenen Übergang zu Typen wie *Phytodinium*, *Pyrocystis*, bei denen sich die Teilstücke gleich in der Mutterzelle behäuten und zu völligen Autosporen umgebildet wurden.

Demnach spielt sich die gleiche Reduktion der Schwärmer auch in der Algenreihe der Dinophyceen ab, sobald in der Entwicklung dieser Reihe die Ausbildung der Einzelzelle betont wird. Und im Gegensatze dazu auch hier die Tatsache, daß die Fadenalgen unter den Dinophyceen, *Dinothrix*, lange bewegliche Schwärmer mit ausgesprochener *Gymnodinium*-Figur ausbilden.

Neben den Chlorophyceen gibt es noch eine Reihe grüner Algen, deren reich Karoten-haltige Chromatophoren bei Säurezusatz nach blau umschlagen, die niemals Stärke ausbilden, deren Schwärmer zwei ungleiche Geißeln haben und deren Cysten fast immer zweischalig gebaut sind. Auch diese **Heterokonten**, die mit den Chlorophyceen in gar keiner verwandtschaftlichen Beziehung stehen, haben isoliert lebende, unbewegliche zelluläre Typen, die manchmal genau so wie die parallelen Protococcales unter den Chlorophyceen zu Kolonien zusammentreten, die *Heterococcales*. Die einen sind zoosporin, z. B. die einem *Characium* so ähnlich sehende *Characiopsis* (Abb. 9). *Botrydiopsis* (Abb. 10), die Parallelförmigkeit zur Chlorophycee *Eremosphaera*, bildet normaler Weise ebenfalls reichlich Zoosporen aus;

in beiden Arten (*B. arhiza* Borzi¹) wie *B. minor* Schmidle-Chodat²), dasselbe tut die bekannte *Halosphaera* Schmitz, die nicht, wie so lange vermeint, eine Chlorophyceae, sondern eine Heterokonte ist.

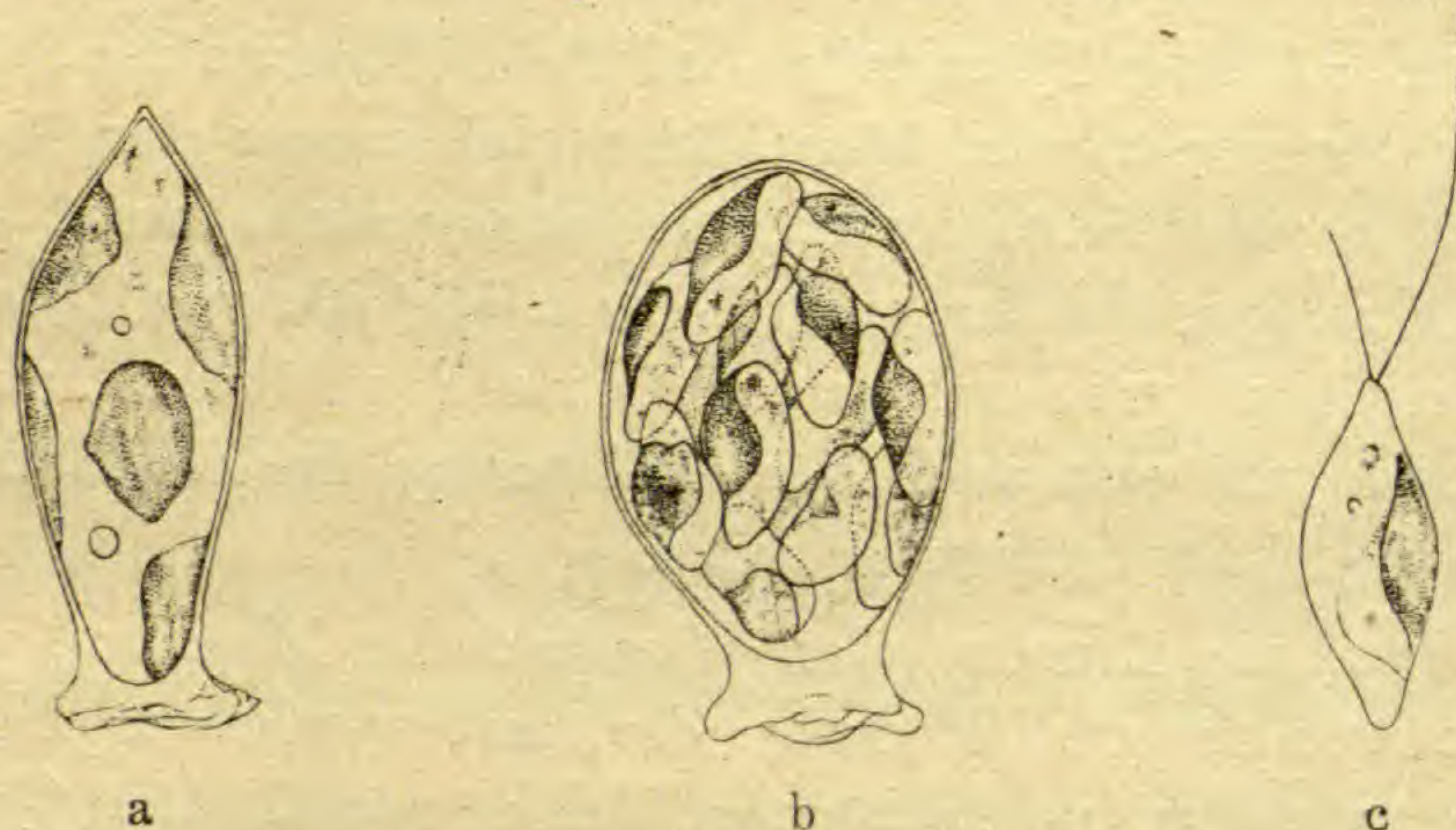


Abb. 9. *Characiopsis*, eine zoosporine Heterococcale, a. vegetative Zelle, b. mit zahlreichen Zoosporen.

Bei *Botrydiopsis* wie bei *Halosphaera* aber werden gelegentlich doch schon Autosporen gebildet, wie wohl die Zoosporenbildung der allgemeinere Fall ist. Kommt hier Autosporenbildung nur gelegent-

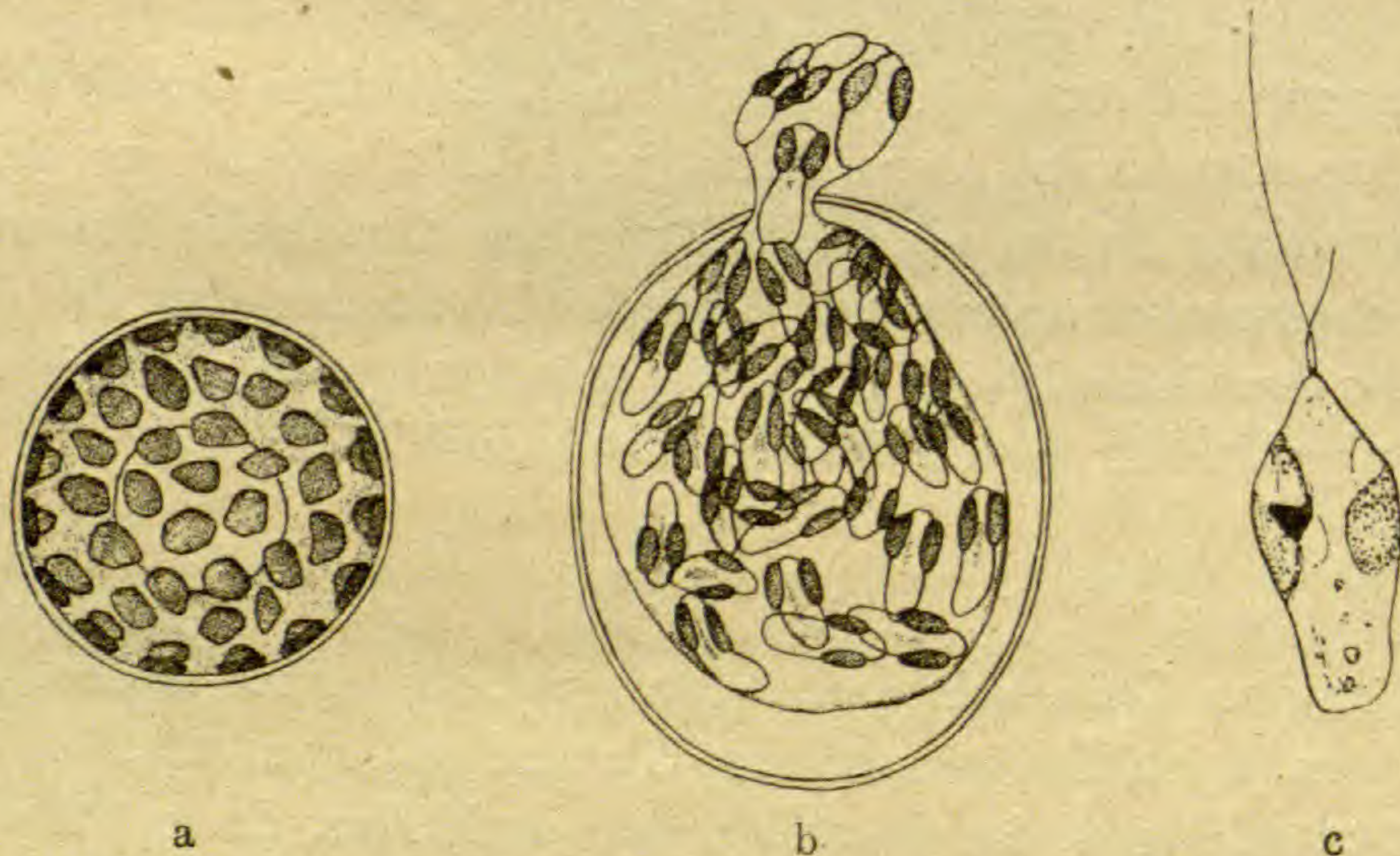


Abb. 10. Eine zoosporine Heterococcale (Heterokonte) *Botrydiopsis arhiza* a. vegetative Zelle; b. Austreten der Schwärmer, c. eine Zoospore (a. b. nach BORZI).

lich vor, so ist sie Regel bei einer Reihe von Heterococcalen-gattungen; so hat, wie ich erst in letzter Zeit sah, die merkwürdige

1) BORZI, A., *Botrydiopsis*, nuovo genere di alghe verde. Bull. soc. H. mikroch. 1889.

2) CHODAT, R., *Monographies d'Algues en culture pure*. Bern 1913 S. 183, 172.

Pseudotetraëdron Autosporenbildung und entspricht auch darin seiner Parallellform unter den Chlorophyceen: *Tetraëdron*; Autosporenbildung und keine Schwärmer besitzen die Gattungen *Monodus* Chodat (Abb. 11), und die merkwürdige marine Planktonalge *Meringosphaera*¹⁾, die erst in letzter Zeit als Heterokonte erkannt wurde und bei der die tetraëdrisch aneinander angelagerten Autosporen oft noch der ausgebildeten Zelle die Form geben.

So zeigen die Heterokonten in ihrer Einzellerreihe die gleiche Reduktion der Zoosporen — und wieder besitzen die fadenförmigen Heterokonten, die Heterotrichales, *Tribonema*, *Bumilleria*, *Monocilia* Zoosporenbildung in reichlichstem Maße.

Wir kennen ferner auch zelluläre braune Algen, die in engstem Zusammenhang mit den braunen Chrysomonaden stehen; ich

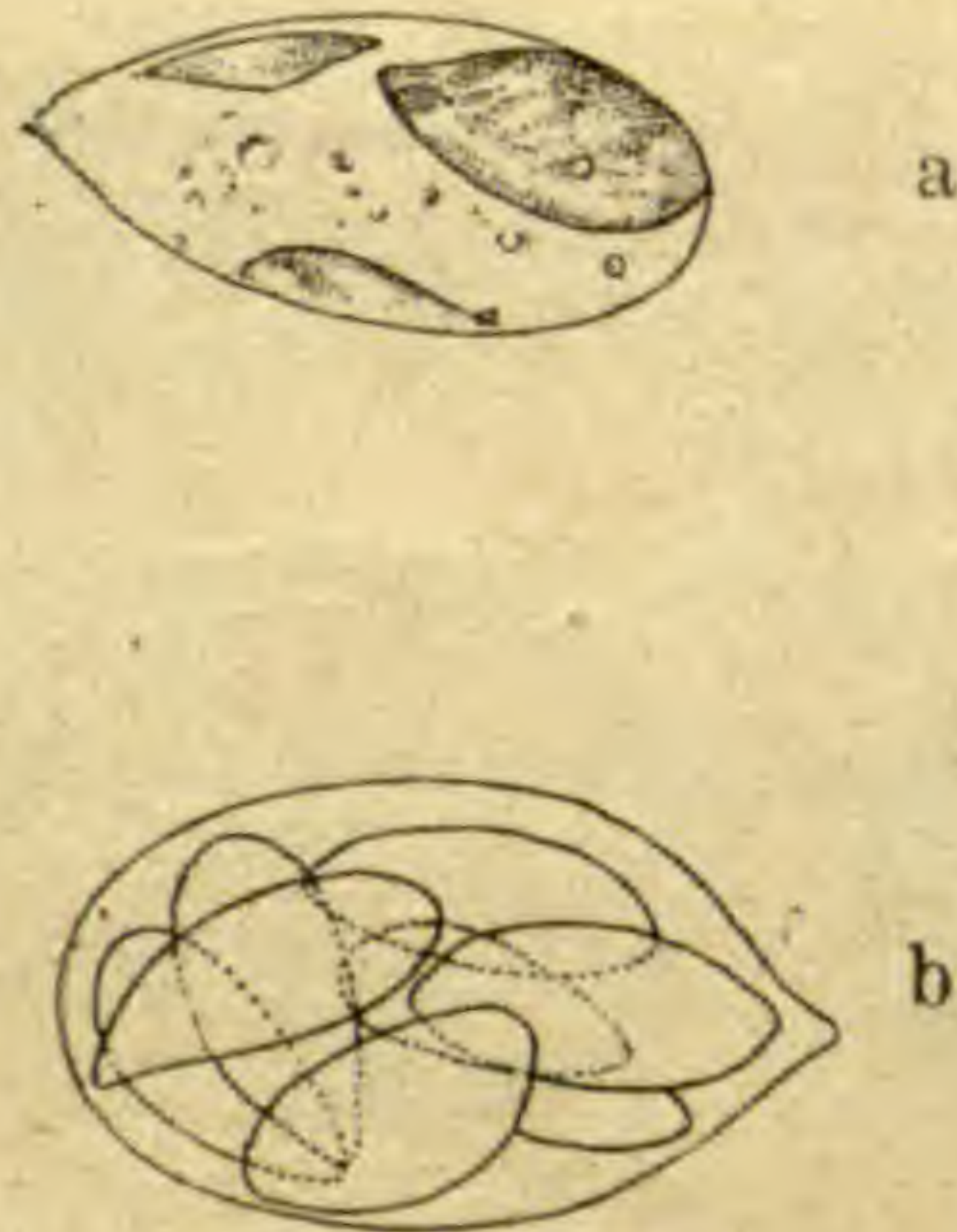


Abb. 11. *Monodus* Chodat. Eine autosporine Heterococcale, a. vegetative Zelle, b. mit 8 in der Mutterzelle gebildeten Autosporen.

habe sie samt diesen zur Algenreihe der **Chrysophyceen** zusammengefaßt. Auch hier finden sich fadenförmige Formen (*Thallochrysis* Conrad, *Nematochrysis* Pascher), wie solche, die einzellig bleiben. Eine solche einzellige braune Alge ist *Chrysosphaera* Pascher, eine Süßwasserform. Sie ist in meinem Aufsatze „Über Flagellaten u. Algen“ beschrieben. Sie stellt (Abb. 12) kugelige bis etwas zusammengedrückt längliche Zellen dar, die zwei bis vier wandständige braune Chromatophoren (gelbbraun bis grünlichbraun) haben, die am Rande oft strangförmig aufgelöst aussehen. Pyrenoide fehlen. Manchmal ist ein glänzender Ballen — Leukosin — zu sehen. Eine *Chrysosphaera*-zelle verhält sich zu einer Chrysomonade z. B. *Chromulina* so wie eine *Chlorococcum*-zelle zu *Chlamydomonas*. In der

1) PASCHER, A., Von der grünen Planktonalge des Meeres *Meringosphaera*. Ber. d. deutsch. bot. Ges. XXXV. (1917), 170. — Zur Gliederung der Heterokonten, Hedwigia LIII. S. 6.

Tat werden auch bei der Vermehrung zwei oder vier eingeißelige Schwärmer gebildet, mit doppeltkörperlanger Geißel und zwei seitenständigen Chromatophoren, die aus der Zelle ausschwärmen und nach einiger Zeit unter Bildung einer neuen *Chrysosphaerazelle* zur Ruhe kommen.

Dasselbe machte auch eine kleinere, braune, ebenfalls zur Gattung *Chrysosphaera* gehörige marine, einzellige Alge, die ebenfalls, genau wie ein *Chlorococcum*, oder ein *Cystodinium* zwei oder vier Schwärmer ausbildete. Doch war dies hier der ausschließliche Vermehrungsvorgang; bei der Süßwasser-*Chrysosphaera* (*Chrysosphaera nitens*) geschieht es hier und da, daß die Teilstücke gar nicht mehr zu Schwärmer werden, sondern sich bereits innert der

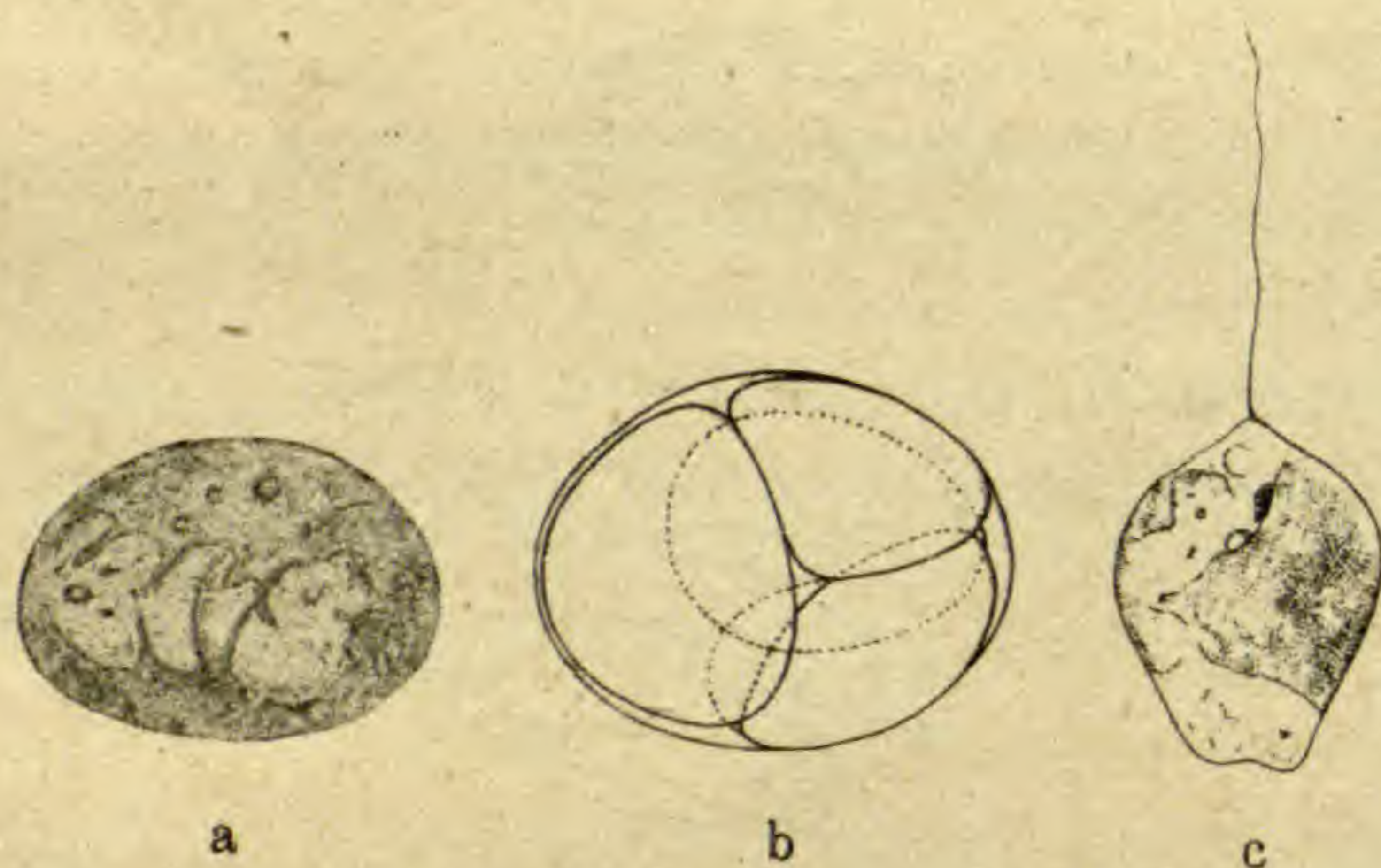


Abb. 12. *Chrysosphaera*, a. vegetative Zelle, b. mit 4 Zoosporen, c. eine freigewordene *Chromulina*-artige Zoospore.

Mutterzelle behäuten und dann zwei Tochterzellen bilden, ganz so wie es bei *Phytodinium* der Fall war.

Es würde bei *Chrysosphaera nitens* also bereits die Reduktion der beweglichen Stadien einsetzen. Das Endglied dieser Reduktion, das völlige Fehlen der Schwärmer und typische Autosporenbildung wie bei *Chlorella* oder *Scenedesmus* ist für die einzellige Protococcalen-artige Reihe der braunen Chrysophyceen — für die *Chrysosphaerales* noch nicht sicher festgestellt, doch sehr wahrscheinlich.

Im wissenschaftlichen Nachlasse meines Bruders finden sich nämlich Skizzen über einen merkwürdigen Organismus (Abb. 13), dessen spindelige Zellen eine leicht verkieselte Membran, 1—2 große Chromatophoren, keine Pyrenoide, dafür Fette und Öle, wie Leukosin besaßen; der also ebenfalls zu den *Chrysosphaerales* zu gehören scheint. Den Skizzen meines Bruders ist nun deutlich zu ent-

nehmen, daß hier typische Autosporenbildung vorliegt: im Innern der Zelle, die trotz ihrer Dialomeen-ähnlichkeit nicht zweischalige Membranen hat, wurden 4 oder 8 kleine, etwas längliche Zellen gebildet, die frei werden und zur normalen Größe heranwachsen. Demnach bildeten auch die Chrysosphaeralen autosporine Formen aus und wären wie die Protococcales unter den Chlorophyceen in *Chrysosphaerales zoosporinae* und *Ch. autosporinae* zu zerlegen.

Auch die Chrysophyceen, jene braunen Algen, als deren Flagellatenreihe wir die Chrysomonaden betrachten müssen, zeigen demnach die gleiche Reduktion der Zoosporen in jener Gruppe, die das Leben in isolierten Zellen verbringt. Und auch hier erfolgt diese Reduktion nur in dieser Gruppe, denn die fadenförmigen Chrysophyceen, die *Chrysotrichales* haben die Schwärmer beibehalten

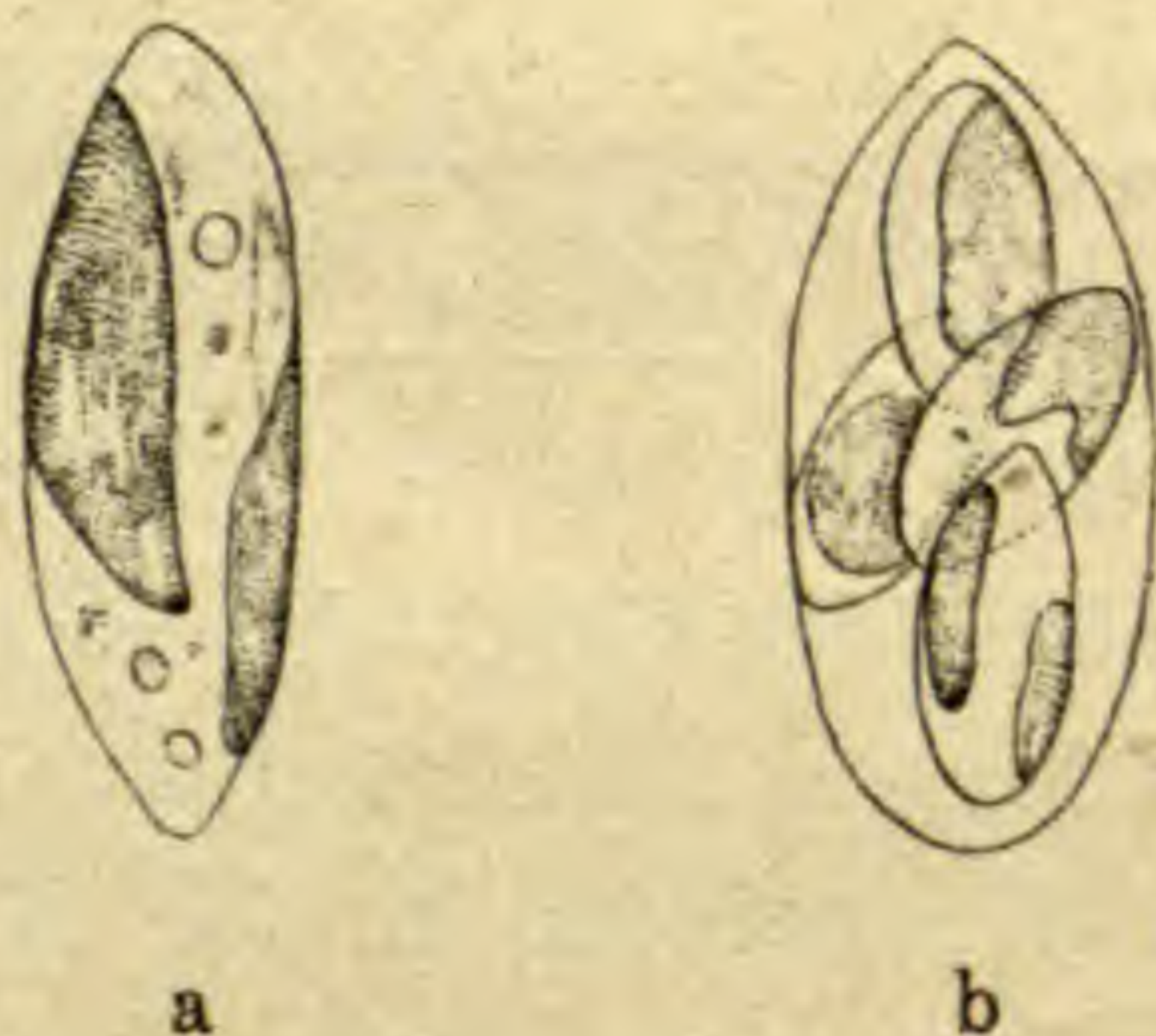


Abb. 13. Eine autosporine noch nicht genau bekannte braune einzellige Alge aus der Verwandtschaft der Chrysomonaden, a. vegetative Zelle, b. mit vier Autosporen.

und *Nematochrysis* (*Chrysothrix*) Pascher hat *Ochromonas*-, *Thallochrysis* Conrad *Chromulina*-artige Schwärmer.

Bei allen vier besprochenen Algenreihen der Chlorophyceen, den Dinophyceen, Heterokonten und Chrysophyceen — nur bei den Desmokonten und Cryptophyceen nicht, von denen wir einzellige Algen noch nicht, oder nicht genau kennen, ist demnach die gleiche Entwicklung zu beobachten; jede besitzt eine Gruppe, in der die Einzelzellentwicklung betont wird und in allen vier Reihen beginnt diese Gruppe mit Formen, die sich ausschließlich durch Zoosporen vermehren, um mit zunehmender Betonung der Entwicklung der Einzelzellen diese Schwärmer immer mehr zu reduzieren, um schließlich bei allen Algenreihen in dieser Gruppe

1) Ob diese Autosporen, wie es eigentlich zu erwarten wäre, zweischalig sind, geht aus den Skizzen meines Bruders nicht hervor.

bei Typen zu enden, die die schwärmenden Stadien völlig unterdrückt haben und sich nur durch unbewegliche Zellen (Autosporen) vermehren. Betonung der Einzelzelle in der Entwicklung einerseits und Reduktion der Schwärmer andererseits laufen gekoppelt, ja die Betonung der Entwicklung der Einzelzelle ist charakterisiert durch Endformen, die völlig ohne Schwärmer, ohne bewegliche Stadien sind. Tatsache ist, daß nur mit der Betonung der Einzelzellentwicklung diese Reduktion der Schwärmer zusammenhängt, und nicht mit der zellulären Entwicklung überhaupt, — denn gerade ausgesprochen zelluläre Entwicklungsreihen dieser Algenstämme, wie die fadenförmigen Ulotrichales unter den Chlorophyceen, Heterotrichales unter den Heterokonten, Dinotrichales unter den Dinophyceen und Chrysotrichales unter den Chrysophyceen haben die Schwärmer behalten, ja in mannigfachster Art weitergebildet und neuen Zwecken angepaßt, ich erinnere nur an die dreierlei Schwärmer-typen bei *Ulothrix*, an die Androzoosporen, Makrozoosporen und Spermatozoiden der Oedogoniceen usw.

Daß die schließlich, sei es in der 4- bis 16- oder 2-Zahl gebildeten unbeweglichen Stadien, die Autosporen, genetisch auf die ursprünglich gebildeten Schwärmer zurückgehen und nichts anderes darstellen als die bereits in der Mutterzelle zur Ruhe gekommenen und zellulär gewordenen Zoosporen, ist zweifelfreie Tatsache. Einerseits sehen wir die Autosporenbildung in allen Algenreihen verschieden deutlich vermittelt, alle Übergangsformen von Typen in denen die Teilstücke der Protoplasten Zoosporen werden, zu solchen, bei denen sie zu Autosporen werden, finden sich: die Zoosporen treten nicht mehr aus, werden aber noch gebildet und schwärmen nur noch in der Mutterzelle einige Minuten, worauf sie sich behäuten (*Pediastrum*, *Hydrodictyon*); sie haben noch Stigma und Vakuolen, amoeboide Beweglichkeit, aber mangels der Geißel keine monadoide mehr (*Marthea*); die Teilstücke der Protoplasten der Mutterzelle nehmen noch deutlich die charakteristische Flagellatenorganisation an, bilden aber keine Geißeln mehr, haben keinerlei Bewegung mehr und wandeln sich beim Austreten, oft aber noch innert der Mutterzelle, unter Verlust der Flagellatenorganisation zu behäuteten Tochterzellen um (*Hypnodinium*); oder aber die Teilstücke nehmen keine Flagellatenorganisation mehr an, treten aber nackt aus, um sich bald zu behäuten (*Tetradinium*). Kurz, wir sehen Autosporen und Zoosporen durch alle Übergänge in dem Sinne verbunden, daß die Autosporen die noch in der Mutterzelle bewegungslos gewordenen Zoosporen sind. Dafür ist auch als Beweis der

Umstand auszudeuten, daß fast alle zoosporinen einzelligen Typen in allen Algenreihen gelegentlich (spez. unter äußeren Umständen) die Zoosporen bereits in der Mutterzelle zu Autosporen werden lassen. So zeigt manchmal *Chlorococcum* Zustände, bei denen in der Mutterzelle trotz der gewöhnlich gebildeten Zoosporen die entsprechenden Autosporen gebildet werden; bei der zoosporinen *Botrydiopsis* unter den Heterokonten treten ebenfalls gelegentlich Autosporen auf und CHODAT hat spez. für *Botrydiopsis minor* dies aufgezeigt. Es macht auch den Eindruck, als ob auch gelegentlich die Dinococcale *Cystodinium* statt der zoosporen Autosporen bilden könnte und bei der Chrysosphaerale *Chrysosphaera nitens* konnte ich sehen, daß tatsächlich zu allermeist zwei oder vier Zoosporen gebildet werden, daß aber doch gelegentlich dafür auch 2—4 bewegungslose Tochterzellen direkt aus den Teilstücken der Protoplasten gebildet werden.

So ist bei den autosporinen Endgliedern der einzelligen Gruppe aller besprochenen Algenreihen nichts wesentlich Neues in den Autosporen geschaffen worden, sondern nur eine gelegentlich gebildete Ausbildungsweise der zoosporinen Formen fixiert worden: die Ausbildung der unbeweglichen Zellen statt der beweglichen Schwärme aus den Teilstücken der Protoplasten.

Nun gibt es, abgesehen von den besprochenen ausgesprochen einzelligen Parallelgruppen der vier Algenreihen, die in sicherem Zusammenhang mit diesen Algenreihen stehen und Entwicklungsstufen dieser Algenreihen sind, noch zwei Algengruppen, die in besonders hervorragender Weise durch das Prinzip der Entwicklung der Einzelzelle charakterisiert sind, die *Conjugatae* und die *Bacillariales*. Und gerade diese beiden Reihen, bei denen diese „Einzellenentwicklung“ die höchste Stufe erreicht, sind so sehr durch die Reduktion der Schwärmer ausgezeichnet, daß sie gerade deshalb mehrfach unter ausdrücklicher Betonung dieses Merkmales als *Akontae*, die Geißellosen, zu einer künstlichen Einheit zusammengefaßt wurden.

Gerade diese Zusammenfassung aber erfolgte nach einem ganz sekundär mitlaufenden Charakteristikum, das nicht in ihrer Organisation gelegen ist, sondern eben als Begleiterscheinung der Betonung der Entwicklung des Einzelindividuums mit auftritt, wie es auch bei den einzelligen Typen der besprochenen vier Algenreihen mit aufgetreten ist: des infolge der Betonung der Einzellenentwicklung vortretenden Zoosporenverlustes, der bei den Conjugaten total, bei den Kieselalgen jedoch nicht total ist. Denn bei diesen

wurde ja speziell durch die Untersuchungen BERGONS noch Zoosporen gefunden; sie hatten in ihren Anfängen also Schwärmer. Möglicherweise sind auch die von verschiedenen Autoren gefundenen endogen gebildeten Mikrosporen der Diatomeen, im Sinne der Auto-sporen zu deuten; sie würden dann indirekt auf den ehemaligen Besitz von Zoosporen hinweisen.

Die Vereinigung der Diatomeen und Conjugatae zu einer höheren Einheit *Akontae*, ist unnatürlich, nicht nur deshalb, weil sie nur nach einer ganz sekundären Erscheinung, der Reduktion der Zoosporen, die bei den verschiedensten Algenreihen einsetzt, sobald in der Entwicklung die Betonung des einzelligen Individuums beginnt, sie ist auch unnatürlich bei Betrachtung der tatsächlichen Verwandtschaftsverhältnisse, die besagen, daß Conjugatae und Diatomeen (abgesehen von sekundären Eigenheiten nichts Gemeinsames haben: ihre Kerne sind chemisch verschieden (auch in der Struktur), ihr Stoffwechsel völlig anders, Oele, Fette, braune Chromatophoren, verkieselte Membran, doppelschalige, endogene Cysten hier; Stärke, Mangel der braunen Nebenfarbstoffe, der verkieselten Membranen und einschalige Cysten dort. Wie ich in meiner Studie „Über Algen und Flagellaten“ nachwies, zeigen die Diatomeen Beziehungen zu den Chrysomonaden und Heterokonten — die Conjugaten nicht. Die Diatomeen scheinen eine Seitensackgasse in der Entwicklung jener Algengruppe zu sein, die ich als *Chrysophyta* zusammenfaßte, die Conjugatae eine dazu parallele Sackgasse unter den Grünalgen: parallel durch die Betonung der Entwicklung der Einzelzelle und durch die Ausbildung zweiteiliger Membranen¹⁾, die allerdings nur bei einem Teile auftritt.

Obwohl die Conjugaten und Diatomeen in keiner Weise genetisch zusammenhängen und nur parallele Seitenäste ganz verschiedener Algenstämme sind, so zeigen sie gerade wegen ihrer ganz verschiedenen Herkunft wieder die allgemeine Giltigkeit der eingangs formulierten Regel: daß überall dort, wo in der Ent-

1) Bei den Diatomeen ist hierin ein Grundzug der ganzen Chrysophytenreihe erhalten geblieben, bei der Desmidiaceae plakodermiae scheint es eine übrigens nicht unvermittelte Sonderentwicklung zu sein.

2) Ich möchte meinen, daß unter den Conjugaten die Desmidiaceae saccodermiae und Zygnemales einerseits und die Desmidiaceae plakodermiae anderseits ebenfalls nicht näher verwandt sind, wohl auf eine gemeinsame Basis, aber auf verschiedene Punkte derselben zurückgehen und wieder Parallelbildungen im engeren Rahmen darstellen. Die Zygnemales sind allem Anscheine nach erst spät zur Fadenkolonie übergegangen, lange nachdem in ihrer Entwicklung die Ausbildung der Einzelzelle durchgeführt war.

wicklung der Algen die Betonung der Einzelzelle erfolgt, damit früher oder später eine Rückbildung der Schwärmer einsetzt, die mit deren völligem Verluste endigt, also mit Formen, die gar keine Zoosporen mehr haben. Die Conjugatae stehen am Ende dieser Reduktion, die Diatomeen fast am Ende.

Bei den einzelligen Gruppen der vier besprochenen Algenreihen hat der schließliche Verlust der Zoosporen nach unserm jetzigen Wissen zum Verlust der Sexualität geführt. Die zoosporenen Protococcales wie *Chlorococcum*, *Characium* u. a. haben noch Kopulation isogamer Zoosporen. Bei den autosporinen Protococcalen fehlt, soweit wir wissen, eine solche völlig. Von Geschlechtsakten bleibt nach dem Verluste der beweglichen Zoosporen nur Autogamie oder Konjugation ganzer Zellen über. Und auch die Konjugation ganzer Zellen erscheint dann als eine ganz sekundäre und erst durch den Verlust der beweglichen Stadien begründete Einrichtung, wie ja bereits die Auffassung der kopulierenden Zellen als Gametangien die Kopulation als sekundäre Errungenschaft hinstellt. Dann werden aber auch, unter bloßer Betonung der Konjugation, die Diatomeen und Conjugaten (von der völlig unberechtigten und nur nach ganz oberflächlichen Gesichtspunkten gemachten Einbeziehung der Dinoflagellaten sehe ich ganz ab), nach einem ebenfalls ganz sekundär herangebildeten Sexualakte als Stamm der Zygomphyta zusammengefaßt, dessen Künstlichkeit und Unnatürlichkeit, ganz abgesehen von den tatsächlichen Verwandtschaftsverhältnissen dieser Algengruppen, sich bereits aus der richtigen Auffassung der Konjugation als sekundären Einrichtung ergeben sollte. Genau so wie man ja bereits längst aufgehört hat oogame oder autogame Organismen unter ausschließlicher Betonung dieses Momentes als „natürliche“ Einheiten hinzustellen. Es kann nicht oft und eindringlich genug betont werden: sowohl bei den Akontae wie bei den Zygomphyta ist ein ganz sekundäres Akzidens zum Hauptcharakteristikum des „Stammes“ gemacht, wobei jede der zwei oder drei zu den Akontae oder den Zygomphyten gestellten Gruppen zu einer ganz andern Algenreihe Beziehungen zeigt, während sie unter sich keine solchen haben.

In welcher Weise Betonung der Einzelzellentwicklung und Reduktion der Schwärmerstadien kausal verbunden sind, wissen wir nicht. Daß hier tiefere Beziehungen vorhanden sind, als sie in der strukturellen Eigenart einer Algenreihe gegeben sind, erhellt

aus der Allgemeinheit dieser Erscheinung, die sich bei allen Algenreihen in gleicher Weise geltend macht.

Descriptiv und auch final betrachtet, kann diese Erscheinung im Sinne der biogenetischen Grundregel, die Richtigkeit der phylogenetischen Beziehungen von Algen und Flagellaten vorausgesetzt, aufgefaßt werden.

Bei den zoosporinen Anfangsgliedern der Einzellerreihe griff bei den einzelnen Algenstämmen die Ontogenie noch immer auf das hypothetische, phylogenetische Ausgangsstadium zurück, um auf dem Umweg darüber die neuen Zellen zu bilden; dann aber wurde dieser Umweg über die Schwärmer bei der Bildung der Tochterzellen vermieden und damit die Schwärmer selber zurückgebildet, bis schließlich unbewegliche Tochterzellen, sei es in der Form der Autosporenbildung, sei es durch „Teilung“ direkt gebildet werden.

Damit ist aber nichts erklärt, vor allem aber nicht die bemerkenswerte Tatsache, daß eine solche Reduktion der Schwärmer, die mit ihrem völligen Verluste endigt, nur bei jener Gruppe der einzelnen Algenstämme statt hat, die durch die Betonung der Ausbildung der Einzelzelle charakterisiert ist, während bei den Fadenalgen aller Algenstämme die Schwärmerstadien selbst bei den differenziertesten und vorgeschrittensten Gattungen und Arten erhalten bleiben.

Es wäre falsch, anzunehmen, daß in dieser Eigenheit der Einzeller unter den Algen Anpassung an eine bestimmte Lebensweise vorläge. Wir finden autosporine und zoosporine Typen bei freilebenden wie bei festsitzenden Formen. Und der Tatsache, daß viele autosporine *Protococcales* Planktonten des Süßwassers sind, steht die andere Tatsache gegenüber, daß wir auch zoosporine *Protococcalen*planktonten kennen, wie auch autosporine festsitzende Formen (z. B. *Chlorella*, *Plakosphaera*, *Radiococcums*, einzelne *Tetracoccen*, zahlreiche *Oocysten*, viele *Tetraëdrien*, einige *Scenedesmen*, *Ankistiodesmen* sind autosporin und keine Planktonten; *Pediastrum*, einige *Chlorococcen* zoosporin und Planktonten). Andererseits fehlen in der Einzellenreihe anderer Algenstämme Planktonten ganz unter den autosporinen Formen: die ganzen *Dinococcalen*, *Chrysosphaeralen* haben keine Planktonten. Die *Heterococcalen* unter den *Heterokonten* haben nur sehr wenige Planktonten und gerade hier ist der auffälligste Typ, *Halosphaera*, zoosporin. So würde jede Verallgemeinerung der Tatsache, daß

im Süßwasser gerade die autosporinen Planktonten zahlreicher sind als die zoosporinen zu falschen Schlüssen führen. Im übrigen sind gerade die zoosporenfreien Conjugatae in kaum nennenswerter Weise an der Bildung des Süßwasserplanktons beteiligt — und unter den Bacillariales waren es gerade planktontische Typen, für die noch Zoosporen nachgewiesen wurden.

Gehen wir von dem Standpunkt einer menschlich erfaßten Zweckmäßigkeit aus, so läßt sich die Abkürzung der Ontogenie durch die Aufgabe der Schwärmer „verstehen“, der Umweg über die Schwärmer wird vermieden. Es läßt sich auch „verstehen“, daß bei vorgeschrittener Differenzierung des Zellinhaltes, z. B. der Conjugaten mit ihrem komplizierten Chromatophoren, die Zerteilung solcher feindifferenzierter Protoplasten in zahlreiche Schwärmer und die nachträgliche Wiederergänzung „unvorteilhaft“ wäre und die Teilung der Protoplasten in zwei gleiche symmetrische Hälften und die nachträgliche symmetrische Ergänzung der fehlenden Hälften „zweckmäßiger“ ist. Damit ist aber ebenfalls nur die bloße Außenansicht, nicht aber eine organische Begründung für die Tatsache gegeben, daß in allen Algenreihen eine Reduktion der beweglichen Stadien, die mit dem völligen Verlust der Beweglichkeit endet, dann einsetzt, wenn in der Entwicklung die Ausbildung des Zellindividuums betont und durchgeführt wird.

Prag, 20. Mai 1918.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1918

Band/Volume: [36](#)

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

Artikel/Article: [Von einer allen Algenreihen gemeinsamen Entwicklungsregel.
390-409](#)