

Ueber den Kopulationsakt und die Geschlechts- verhältnisse der Zygnemales.

Von HANS HEMLEBEN (Erlangen).

EINLEITUNG.

Die grundlegende und auch heute noch umfassendste Arbeit über die Conjugaten ist die von DE BARY aus dem Jahre 1858 (1). Alle wesentlichen Tatsachen über die Morphologie und den äusseren Verlauf der Fortpflanzungsvorgänge dieser Algenklasse finden wir bereits in ihr beschrieben. Und die systematische Einteilung, welche DE BARY für die Conjugaten gibt, wird im grossen ganzen schon dem gerecht, was wir heute über ihre Verwandtschaftsverhältnisse wissen.

Nach dieser Arbeit ist, abgesehen von den die Conjugaten betreffenden Abschnitten in den bekannten grösseren systematischen Werken, nur noch von OLTMANN'S (2) vor etwa 20 Jahren in seinem Buche über die "Morphologie und Biologie der Algen" eine umfassende Darstellung von ihnen gegeben worden. Nach Beendigung der vorliegenden Arbeit erhielt ich die Neu-Auflage des OLTMANN'Schen Werkes, in welcher auch die weiter unten von mir genannten Arbeiten verwertet wurden. Da dieser Neu-Auflage, soweit sie den von mir behandelten Gegenstand betreffen, keine neuen Untersuchungen zugrunde liegen, kann ich sie im folgenden unberücksichtigt lassen.

Während sich nun unsere Kenntnisse von der Biologie und Physiologie dieser Algen trotz zahlreicher Arbeiten seit dem Erscheinen des OLTMANN'Schen Werkes nicht mehr bedeutend vermehrt haben, wurden durch die cytologischen Arbeiten von TRÖNDLE (3, 4), KARSTEN (5), KURSANOW (6), KAUFMANN (7) u.a. Tatsachen aufgedeckt, die uns neue Einblicke vor allem in die Fortpflanzungsverhältnisse gaben. An diese Autoren suchte ich anzuknüpfen, beschränkte mich aber in der Hauptsache auf die Untersuchung der Fortpflanzungsverhältnisse der *Zygnemales*, von denen wiederum in erster Linie die Spirogyren berücksichtigt wurden.

Zunächst war eine Lücke in unserm Wissen von den ersten Kopulationsstadien der *Zygnemales* auszufüllen. Es sind dies die Vorgänge, welche sich auf die gegenseitige Beeinflussung der sich zur Kopulation anschickenden Zellen beziehen. Die dabei gemachten Beobachtungen forderten vor allem eine Auseinandersetzung mit der Arbeit von HABERLAND "Zur Kenntnis der Conjugation bei Spirogyra" (8).

Weitere Ziele suchte ich durch Klärung der Geschlechtsverhältnisse (Geschlechtsbestimmung, Geschlechterverteilung) der *Zygnemales* zu erreichen. Die einzige Arbeit, welche sich bisher eine ähnliche Aufgabe gestellt hat, ist die 1917 erschienene von CUNNINGHAM (9). Doch liessen gerade die von diesem Forscher gewonnenen Resultate eine Neubearbeitung berechtigt erscheinen.

Durch Vergleiche mit analogen Vorkommnissen bei anderen Pflanzengruppen, besonders den Mucorineen, habe ich jeweils die vorgetragene Auffassung zu stützen gesucht.

I. UBER DEN KOPULATIONSAKT DER ZYGNEMALES.

I. ALLGEMEINES UND FRAGESTELLUNG.

Die Arten der *Zygnemales* kommen normalerweise stets zu Watten aus zahlreichen Fäden vereinigt vor, von denen jeder einzelne von einer Schleimscheide umgeben ist. Diese Schleimscheiden sind leicht durch das Gefühl festzustellen und können dazu dienen, die *Zygnemales* von anderen Grünalgen, wie *Cladophora* oder *Vaucheria*, bereits am Standort zu unterscheiden. - Der Verlauf der Fäden zueinander ist, solange sie sich in vegetativem Zustand befinden, bei manchen Arten unregelmässig, bei andern werden Locken von annähernd parallel verlaufenden Fäden gebildet.

Wie alle Conjugaten besitzen die *Zygnemales* nicht die Fähigkeit, mit Cilien

im Wasser frei gewegliche Gameten zu bilden. Die Geschlechtszellen gelangen nach Bildung eines Kopulationskanals durch aktive Bewegung einer oder beider zur Vereinigung. Es entsteht eine Zygote. An dem Zustandekommen des Kanals sind, wie man leicht beobachten kann, die beiden kopulierenden Zellen durch Bildung je eines Kopulationsfortsatzes beteiligt. Die Wände der Zellen, die kopuliert haben, vergehen mit der Zeit.

Eine Reihe von sorgfältigen Beobachtern, z.B. PRINGSHEIM und De BARY haben die Beschaffenheit und Form des Kopulationskanals der verschiedenen Gattungen ausführlich beschrieben. Es erübrigt sich daher, hierauf einzugehen. Anders liegt es mit der Frage, welche Umstände zur Bildung des fertigen Kopulationskanals führen. Wie kommt es, dass die Ansatzstellen der Kopulationsfortsätze in der Regel mit fast absoluter Genauigkeit einander gegenüber angelegt werden? Auf welche Weise können sich zwei sich zur Kopulation anschickende Zellen in der Anlage und Wachstumsrichtung ihrer Fortsätze beeinflussen?

2. DIE BISHER VERTRETENEN AUFFASSUNGEN.

Es scheint mir ratsam, nicht an die letzte Arbeit, welche sich mit den gestellten Fragen näher befasst (HABERLAND, 8) anzuknüpfen, sondern vorher durch einen geschichtlichen Überblick die Auffassungen, die im Laufe des letzten Jahrhunderts laut geworden sind, zusammenzustellen. Es wird sich zeigen, dass wir es im wesentlichen mit zwei sich widersprechenden Anschauungen zutun haben. Meines Wissens ist die erste Arbeit, in welcher die Entwicklungsgeschichte der Kopulationskanäle beschrieben wird, eine Schrift von ROTH (10) aus dem Jahre 1800. ROTH, der mit wesentlich einfacheren optischen Mitteln, als sie uns heute zur Verfügung arbeiten musste, gibt eine recht ausführliche Darstellung des Vorganges. Seine Deutung steht im prinzipiellen Gegensatz zu der Auffassung der Mehrzahl der späteren Arbeiten. Es ist daher nicht uninteressant, seiner Beschreibung des Kopulationsvorganges bei *Conferva scalaris* (heute *Spirogyra spec.*) zu folgen.

ROTH schreibt: "Bei *Conferva scalaris* nähern sich im älteren Zustande ein Paar der sich zunächst in gleicher Richtung gelegenen Fäden durch ein ihnen eigentümliches Anziehungsvermögen einander so sehr, dass die beiden Fäden nur einen einzigen Körper auszumachen scheinen. Während der genauen Zusammenfügung dieser Fäden verbinden sich hin und wieder mehrere Glieder (*articuli*), wahrscheinlich mit Beihilfe einer klebenden Materie, die ihre Oberfläche an den Berührungspunkten von sich gibt, in der Mitte so genau miteinander, dass sie völlig verwachsen zu sein scheinen. Einige Zeit darauf entfernen sich die Fäden ein wenig nach ihrer ganzen Länge gleichförmig voneinander, so dass man jetzt deutlich wieder unterscheiden kann, dass diese Fäden durch die gleichsam miteinander verwachsenen Berührungspunkte der Glieder miteinander verbunden sind. Durch die allmählig zunehmende aber gleichförmige Entfernung der Fäden werden die zusammen verwachsenen Berührungspunkte der Glieder gewaltsam ausgedehnt, und es erzeugt sich dadurch ein neuer Teil der Pflanze, der eine häutige Röhre bildet, wodurch die entgegengesetzten Glieder an ihren Berührungspunkten äusserlich miteinander in Verbindung gesetzt werden, und die auf solche Weise an mehreren Gliedern verbundenen Fäden haben alsdann völlig das Aussehen einer Leiter".

Nicht mit derselben Klarheit bespricht auch MEYEN (11) in einem Kapitel seiner Pflanzenphysiologie die Fortpflanzung der Conjugaten. Seine Auffassung nähert sich dem Standpunkte von ROTH. Nur an Fäden, welche nebeneinander liegen und sich berühren, hat er das Auftreten und die Entwicklung der Kopulationsfortsätze, die er Wäzchen nennt, beobachten können. Weiter sah er noch, dass die Kopulations-schläuche nicht stets gleichgross sind, die beiden Fortsätze also wohl nicht unbedingt gleichzeitig zu entstehen brauchen. Scheinbar hält es MEYEN für notwendig, dass sich zwei Fäden an irgendwelchen Stellen berühren, während die Fortsätze an anderen Orten herauszuwachsen pflegen. Denn obwohl er vorher von notwendiger Berührung der ganzen Fäden gesprochen hatte, sagt er doch später: "Sobald sich die Spitzen dieser Begattungswäzchen berühren, geschieht ein inniges Verwachsen der-

selben, wobei sie häufig etwas wulstartig anschwellen". Diese Trennung der Berührungsstelle der Fäden von den Ansatzpunkten der Kopulationsfortsätze ist räumlich schwer vorstellbar, auch stehen seine eigenen Abbildungen damit nicht in Einklang. Dass er dann weiter von geheimer Attraktion, welche die Bildung der Wärcchen bewirken soll, spricht, beweist nur, dass er selber eine undeutliche Anschauung von dem Vorgange besass.

Unklar ist auch die Darstellung, welche KÜTZING (12) in seiner *Phycologia generalis* (1843) von dem Kopulationsakt gibt. Er sagt: "Bei *Spirogyra* und *Zygnema* legen sich die Fäden - wenigstens eine Strecke weit - parallel nebeneinander, hierauf senden entweder alle einzeln, oder auch nur die in der Lage miteinander korrespondierenden Glieder gegenseitig kleine Hervorragungen aus, die sich anfangs bloss berühren, zuletzt aber miteinander innig und fest verwachsen". Ebenso sind HASSAL's (13) Äusserungen nicht völlig eindeutig. Nach ihm sollen die Kopulationsfortsätze an der Stelle angelegt werden, "Which lies in nearest contact with a neighbouring filament".

Diese leicht misszuverstehenden Darstellungen von MEYEN, KÜTZING und HASSALL werden die Ursache dafür gewesen sein, dass in den später folgenden Arbeiten von SCHLEIDEN 1846 (14), NÄGELI 1847 (15), A. BRAUN 1851 (16) und v. MOHL 1853 (17) der Kopulationsvorgang nach einem der Auffassung von ROTH entgegengesetzten Prinzip beschrieben wird. Diese Autoren sind der Ansicht, dass die Fäden sich nicht vor der Entstehung der Kopulationsfortsätze berühren, sondern sich nur bis auf eine gewisse Entfernung nähern. Zwischen ihnen liegt noch die Strecke, um welche sie auch noch

nach der Kopulation voneinander entfernt sind. Auf irgend einen unbekanntem Reiz hin entsendet jeder Faden aus seinen Zellen gegen die gegenüberliegenden Zellen des Nachbarfadens je eine Ausstülpung. Diese wachsen mit Genauigkeit aufeinander zu, berühren sich und verschmelzen schliesslich miteinander. - Da es sich bei allen diesen Arbeiten um relativ kurze Angaben handelt, kann man annehmen, dass die Verfasser selbst den Vorgang nicht genau verfolgt haben. Ein Schema, welches HUGO v. MOHL gibt, erläutert diese Auffassung am besten (Fig. 1).



Fig. 1.
Kopulations-
schema nach
MOHL. Die ob-
ersten Zellen
haben Fortsä-
tze gebildet,
die aufeinan-
der zuwach-
sen sollen.

Bemerkenswert ist eine Beschreibung, welche A. BRAUN in der oben erwähnten Arbeit über die ersten Kopulationsstadien von *Closterium lineatum* liefert. Paarweise legen sich die sehr langgestreckten, nur wenig gekrümmten Exemplare dicht aneinander, bald beide mit der konvexen Seite, bald das eine mit der convexen, das andere mit der konkaven Seite sich berührend. Hierauf springt - oft ungleichmässig - die Zellhaut in der schon früher äusserlich durch eine ringförmige Linie bezeichneten Mitte der Zelle der Quere nach auf. Bei der genäherten Lage der Individuen wachsen die hervordringenden Wülste nicht zu Fortsätzen aus, sondern legen sich in Form umgeschlagener Lippen an die entsprechenden Teile des anderen Individuums an. "Die vier Wülste füllen sich nun so dicht mit grüner Masse aus und drücken sich so fest aneinander, dass ihre während dieses Zudränges stattfindende paarige Verwachsung und Ineinandermündung nicht leicht verfolgt werden kann, sich jedoch deutlich im Resultat ausspricht. Die ganze Masse des grünen Inhalts tritt bei normaler Ausbildung in kurzer Zeit in die beiden Verbindungskanäle ein, welche von der Mitte aus, wo sie sich berühren, in entgegengesetzter Richtung zu verkehrt eiförmigen oder fast kugeligen Säcken anschwellen, welche sich zwischen die vier Schenkel oder Hörner der kopulierten Individuen einzwängen".

Aus dieser Beschreibung geht hervor, dass die Entfernung der beiden Individuen nach erfolgter Kopulation eine grössere sein muss als zu Beginn. Sie schieben sich nach anfänglicher Berührung durch das Wachstum der Kopulationsfortsätze und durch die Zygotenbildung auseinander. Diese Darstellung, nach welcher zwei sich berührende Indi-

viduen den Ausgangspunkt jeder Kopulation von Desmidiaceen bilden, ist meines Wissens niemals bezweifelt worden.

Über die ersten Stadien der Kopulation finden wir bei De BARY (1) folgenden kurzen Satz: "Die paarweise Verbindung der Zellen, welche kopulieren, durch kurze, gegeneinanderwachsene Ausstülpungen ist allgemein bekannt". Eine Durchsicht der zu seiner Arbeit gelieferten Zeichnungen aber ergibt, dass diese keineswegs mit der Angabe, dass die Fäden gegeneinander wachsende Ausstülpungen treiben, im Einklang stehen. Man vermisst die Wiedergabe von Fäden, bei denen die beiderseitigen Fortsätze noch so unentwickelt sind, dass sie einander noch nicht berühren. Vielmehr ist in allen abgebildeten Fällen die Berührung bereits erfolgt, obgleich es sich teilweise um Stadien handelt, in denen offensichtlich der normale Wachstumsprozess noch nicht sein Ende erreicht hat (man vergl. Tafel II. Fig. 1, 2; Tafel III. fig. 14 und auch Tafel I. fig. 7, 8, 9 seines Conjugatenwerkes).

Andere beschreibende Arbeiten über die Conjugaten liessen diesen Abschnitt des Kopulationsvorganges überhaupt unberücksichtigt, wohl in der Meinung, er sei bereits genügend geklärt. Man nahm die zuletzt von De BARY und auch von PRINGSHEIM ausgesprochene Ansicht als zutreffend an.

Genauere Angaben finden wir dann wieder bei OVERTON (18). Dieser gibt einleitend abermals eine Beschreibung des Vorganges, die mit den Angaben der zuletzt genannten Autoren völlig übereinstimmt. Auch er spricht von Kopulationsfortsätzen, welche aufeinander zuwachsen und macht sogar eine Zeitangabe über die Wachstumsgeschwindigkeit dieser Fortsätze, nämlich 3μ in der Stunde. OVERTON geht dann über die blosse Beschreibung hinaus und versucht das direkte Aufeinandertreffen der Kopulationsfortsätze zu erklären. Es lag nahe, nach den Entdeckungen PFEFFERS über die chemischen Reizwirkungen (1884) auch hier eine solche anzunehmen. So glaubt denn OVERTON "dass durch die Ausscheidung eines bestimmten Stoffes die Bildung eines Conjugationsschlauches angeregt werden kann". Zu dieser Annahme veranlassen ihn Beobachtungen, nach welchen bei der zuweilen auftretenden Kopulation von 3 *Spirogyra*-fäden unter sich manchmal Zellen des mittlern Fadens, die, nachdem sie schon in Verbindung mit einer Zelle der einen Seite getreten sind, nachträglich eine kurze Ausstülpung gegen einen von der anderen Seite auf sie gerichteten Fortsatz treiben sollen.

HABERLANDT (8), der sich dann zwei Jahre später eingehender mit dem Problem beschäftigte, nimmt die herrschende Ansicht über die ersten Stadien der Kopulation als erwiesene Voraussetzung an. Er glaubt, dass die sich zur Kopulation anschickenden Fäden, ebenso wie die im vegetativen Zustande befindlichen, eine gewisse Strecke voneinander entfernt sind. Daher interessiert ihn dann in erster Linie die Frage, wie es kommt, dass die beiden Kopulationsschläuche mit solcher Sicherheit aufeinandertreffen. Seine Resultate fasst er folgendermassen zusammen: "Die einander korrespondierenden Kopulationsschläuche von *Spirogyra quinia* werden nicht gleichzeitig angelegt. Der ältere Schlauch bestimmt, höchst wahrscheinlich durch chemische Reizung, den Ort der Anlage des ihm korrespondierenden Schlauches. So kommt es, dass die Schläuche einander meist ziemlich genau opponiert sind. Ist die Opposition keine genaue, so führen die Schläuche entsprechende Reizkrümmungen aus, um aufeinander zu treffen. Voraussichtlich handelt es sich hierbei um chemotropische Krümmungen". Zur Unterstützung seiner Resultate gibt HABERLANDT eine Reihe von Abbildungen (Abb. 7, 8, 9).

KLEBS (19) wiederholt 1896 die Angaben HABERLANDTS und bestätigt dessen Beobachtungen und Erklärung. Auch er spricht von chemischen Reizwirkungen, welche die Entstehung von Fortsätzen im gegenüberliegenden Faden verursachen. Ebenso will er bei der Kopulation von 3 Zellen deren Fortsätze entsprechende Krümmungsbewegungen haben ausführen sehen. Mit HABERLANDT nimmt er an "eine Wechselwirkung beider Zellen, doch so, dass die eine Zelle zuerst einen Fortsatz bildet, der dann den entsprechenden der andern Zelle zu sich lockt". Leider bringt er hiervon keine Abbildung. - In späteren Arbeiten habe ich keinerlei nennenswerte Abweichungen von der von HABERLANDT formulierten Auffassung gefunden.

3. DER KOPULATIONSAKT.

a. Die angewandte Beobachtungsmethode.

Um mir eine genaue Einsicht in die Vorgänge, welche die gegenseitige Beeinflussung der sich zur Kopulation anschickenden Zellen betreffen, möglich zu machen, versuchte ich Fäden von *Spirogyra crassa*, die ich einer Watte entnahm, bei der ich zahlreiche frühe Kopulations-Stadien vorfand, in der sogenannten feuchten Kammer zu ziehen und diese unter dem Mikroskop zu beobachten. Diese Versuche schlugen sämtlich fehl. Nur wenn der Kopulationskanal vorher bereits fertig ausgebildet war, nahm die Kopulation ihren Fortgang. Es gelang aber nicht, zwei Fäden, die vorher noch keinerlei erkennbare Ansätze zur Kopulation gemacht hatten, auf diese Weise zur Kopulation zu bewegen. Da wahrscheinlich die durch die Behandlung in der feuchten Kammer entstandenen veränderten Bedingungen die Ursache des Misserfolges waren, liess ich bis kurz vor der Untersuchung die Algen an ihrem natürlichen Standort, einem Teich des Botanischen Gartens zu Erlangen. Schon bei den ersten Entnahmen von kopulierendem *Spirogyra*-Material konnte ich feststellen, dass, wie auch von andern Autoren angegeben ist, der Kopulationsakt keineswegs von der Tageszeit unabhängig, sondern in der Regel des Nachts, und zwar von 10 Uhr abends ab, vor sich geht. Voraussetzung hierfür ist, dass der vorhergehende Tag reich an Sonnenlicht und warm war, wenn auch der Wechsel der Lufttemperatur natürlich erst auf dem Umwege über eine Änderung der Wassertemperatur sich bemerkbar machte. Zahlenmässige Angaben liessen sich hierfür nicht erreichen. Eine solche Kontrolle der kopulierenden Fäden ist aus naheliegenden Gründen mit rechten Schwierigkeiten verbunden.

Unter Berücksichtigung dieser Beobachtung stellte ich an geeigneten Tagen Petri-Schalen zwischen *Spirogyra*-Watten in dem Teich so auf, dass ich sie des Abends mit den in ihnen reichlich vorhandenen Fäden herausnehmen konnte, ohne starke Veränderungen ihrer Lage herbeiführen zu müssen. Diese Schalen brachte ich dann ebenfalls unter möglichster Vermeidung jeder Erschütterung in das Institut, wo sie auf dem Objektisch des Mikroskops ihren Platz fanden. Infolge der relativ geringen Wasserhöhe in den Petrischalen machte die Beobachtung dann keine wesentlichen Schwierigkeiten.

b. Die Kopulation von *Spirogyra crassa*.

In allen von mir beobachteten Fällen lagen die Fäden kurz vor der Kopulation so zueinander, dass sie sich an allen Stellen, an denen später ein Verbindungskanal gebildet wurde, berührten. - Die Frage, auf welche Weise diese Berührung zustande kommt, soll hier nicht behandelt werden. Es ist anzunehmen, dass die schon oben erwähnte bereits von TRÖNDLE beobachtete und von ihm als wurmartige, wellige Verbiegung der einzelnen Fäden bezeichnete Lockenbildung eines Fadenbündels die Berührung der Fäden untereinander begünstigt. Diese Berührung ist so innig, dass man den Eindruck hat, die Fäden seien miteinander verklebt (Fig. 2 a). Erst stärkere Erschütterungen vermochten sie voneinander zu trennen. - Der Beginn der Kopulation zeigt sich durch eine leichte Vorwölbung von Zellen eines oder auch beider Fäden auf den Partner hin. Ist die Berührung mit dem korrespondierenden Faden für alle Zellen gleichmässig gewesen, so findet diese Vorwölbung in der Regel auch gleichzeitig für alle beteiligten Zellen desselben Fadens statt. Handelt es sich dabei um den nicht selten vorkommenden Fall, dass auf eine längere Strecke hin jede Zelle des einen auf je eine Zelle des anderen Fadens trifft, somit sämtliche Zellen an der Kopulation beteiligt sind, so werden die Vorwölbungen auf der ganzen kopulierenden Fadenlänge auch relativ gleichförmig sein. Wir erhalten als Längsansicht der betreffenden Fadenseite eine annähernd gleichmässig gewölbte Linie (Fig. 2 b), die nur an einzelnen Stellen, wo Zellen durch irgendwelche Ursachen in ihrer Wachstumsschnelligkeit gehemmt sind, gestört erscheint. Häufig kann man beobachten, dass anfänglich die einzelnen Vorwölbungen des einen Fadens etwas stärker sind als die des andern, sodass man von einer grösseren Aktivität des

betreffenden Fadens sprechen könnte. Doch (Fig. 3) ist nach einiger Dauer der Kopulation in der Regel dieser Unterschied aufgehoben oder wenigstens nicht mehr

merkbar. Die Vorwölbungen nehmen die Gestalt von annähernd zylindrischen Fortsätzen an, durch deren weiteres Wachstum eine Entfernung der kopulierenden Fäden von einander bewirkt wird. Die an der Berührung jetzt nicht mehr beteiligten Längswandparthien verlieren mehr und mehr ihre gebogene Form (Fig. 21 c). Ihre Richtung verläuft zu der andern Längsseite wieder parallel. Durch Resorption der trennenden Wandteile an den Spitzen der Kopulations-Fortsätze entsteht schliesslich ein offener Kanal zwischen je zwei kopulierenden Zellen.

Durch Beobachtung zahlreicher Kopulationen kann man feststellen, dass die Fortsätze nicht eine im voraus bestimmte Lage haben, sondern dass alle Stellen der Zellmembran zur Ausbildung von Fort-

sätzen befähigt sind. Von den Berührungspunkten, nicht von innern Bedingungen in der Zelle hängt es ab, wo die Fortsätze angelegt werden. Zur Begründung verweise ich auf Fig. 4. Diese zeigt an der mit x bezeichneten Stelle, dass die Anlage nicht nur auf die Zell-Längsseite beschränkt ist, sondern auch unter Mitwirkung der Querwand erfolgen kann (Zelle a). Das gleiche geht auch aus der Tatsache hervor, dass unter Umständen eine Zelle auf Reize von zwei Seiten hin zwei Fortsätze auszubilden imstande ist. (Vergl. ERNST (20) p. 172 fig. 50 c (nach ANDREWS) oder BROWN (21)). - Diese Fähigkeit, an jeder Stelle der Zellmembran auf Berührungsreiz hin einen Fortsatz auszubilden zu können, ist für die *Zygnemales* eine

Lebensnotwendigkeit. Denn häufig variiert die Durchschnittsgrösse der Zellen stark und ist, wie später gezeigt werden soll, auch für die beiden Geschlechter

mindestens bei bestimmten Arten verschieden. Werden schon an und für sich in solchen Fällen stets eine Reihe von Zellen von der Kopulation ausgeschaltet, so würde eine genaue vorherbestimmte Lokalisierung der Ansatzstellen bei der oben beschriebenen Kopulationsweise überhaupt die Mehrzahl der Kanalverbindungen unmöglich machen.

Es sei noch bemerkt, dass

fast alle bis jetzt veröffentlichten Zeichnungen von den ersten Kopulationsstadien durchaus mit der hier gegebenen Darstellung in Einklang stehen. Man vergleiche hierzu die Abbildungen, welche zur Erklärung dieser Vorgänge die Mehrzahl der eine Beschreibung der *Zygnemales* enthaltenden Werke bringen. So ist z.B. die Zeichnung, welche im Bonner Lehrbuch der Botanik seit Jahrzehnten abgebildet ist.

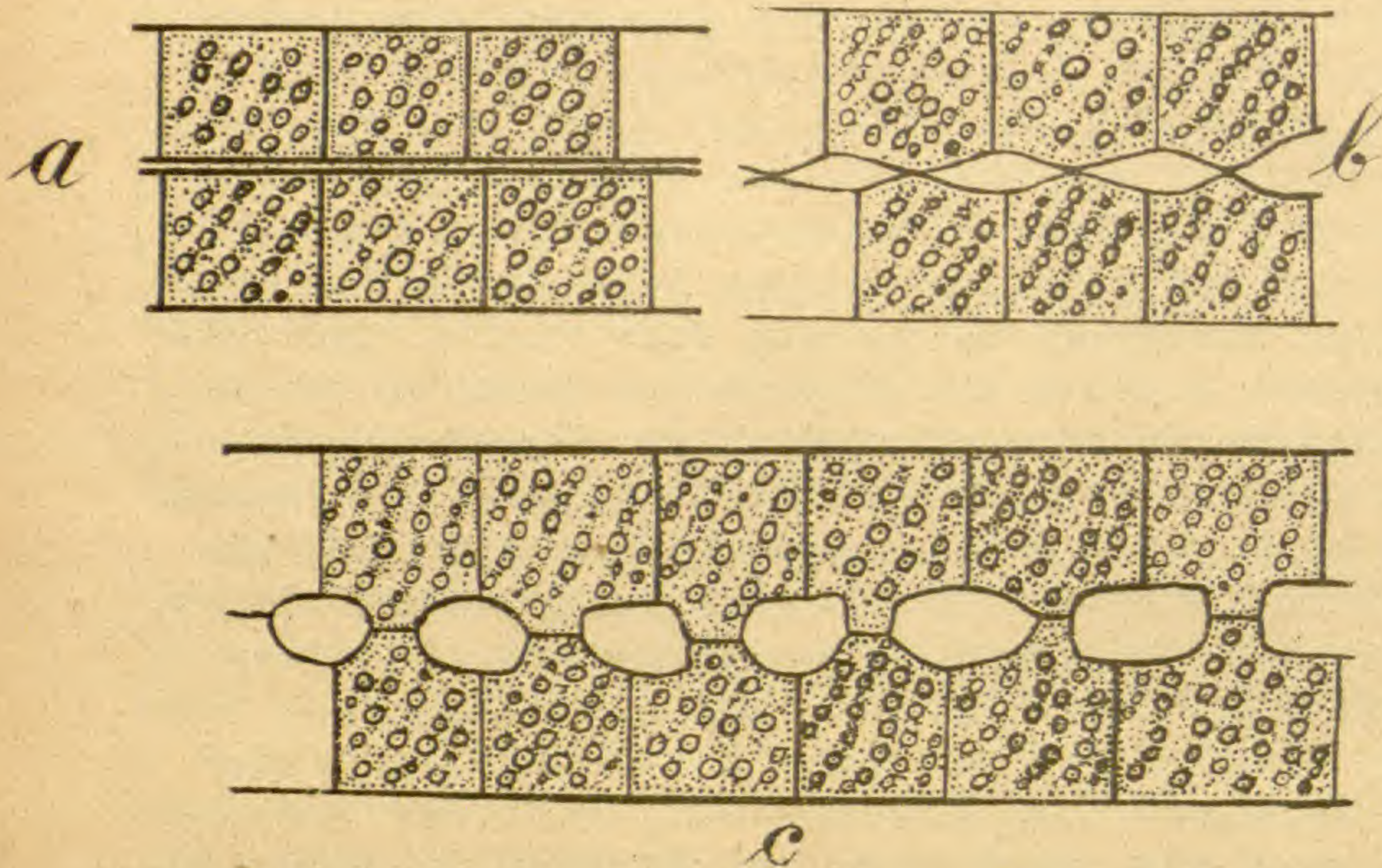


Fig. 2 a - c. Die Entstehung der Kopulationskanäle zwischen 2 Fäden von *Spirogyra crassa*.

sätzen befähigt sind. Von den Berührungspunkten, nicht von innern Bedingungen in der Zelle hängt es ab, wo die Fortsätze angelegt werden. Zur Begründung ver-

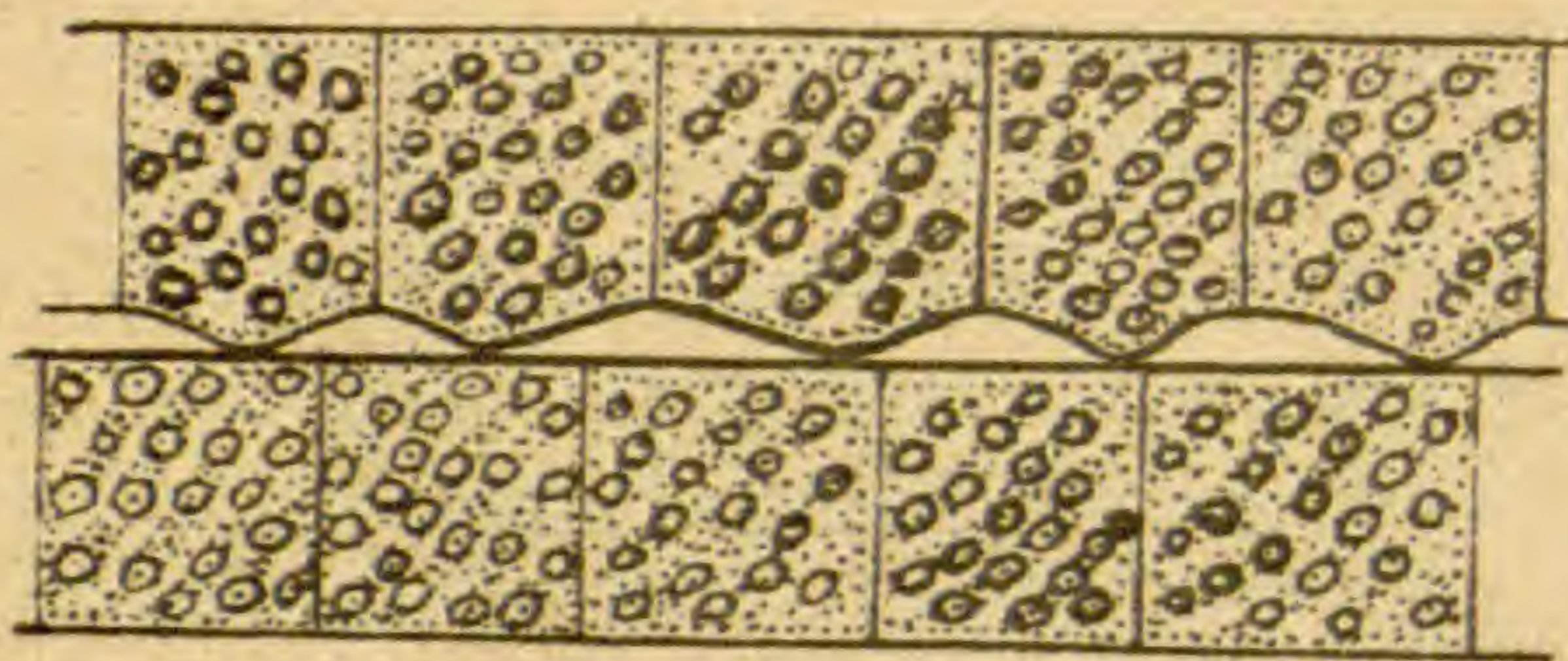


Fig. 3. Frühes Kopulationsstadium (*Spirogyra crassa*). Der eine Faden hat leichte Vorwölbungen gebildet.

weise ich auf Fig. 4. Diese zeigt an der mit x bezeichneten Stelle, dass die Anlage nicht nur auf die Zell-Längsseite beschränkt ist, sondern auch unter Mitwirkung der Querwand erfolgen kann (Zelle a). Das gleiche geht auch aus der Tatsache hervor, dass unter Umständen eine Zelle auf Reize von zwei Seiten hin zwei Fortsätze auszubilden imstande ist. (Vergl. ERNST (20) p. 172 fig. 50 c (nach ANDREWS) oder BROWN (21)). - Diese Fähigkeit, an jeder Stelle der Zellmembran auf Berührungsreiz hin einen Fortsatz aus-

zubilden zu können, ist für die *Zygnemales* eine

Lebensnotwendigkeit. Denn häufig variiert die Durchschnittsgrösse der Zellen stark und ist, wie später gezeigt werden soll, auch für die beiden Geschlechter

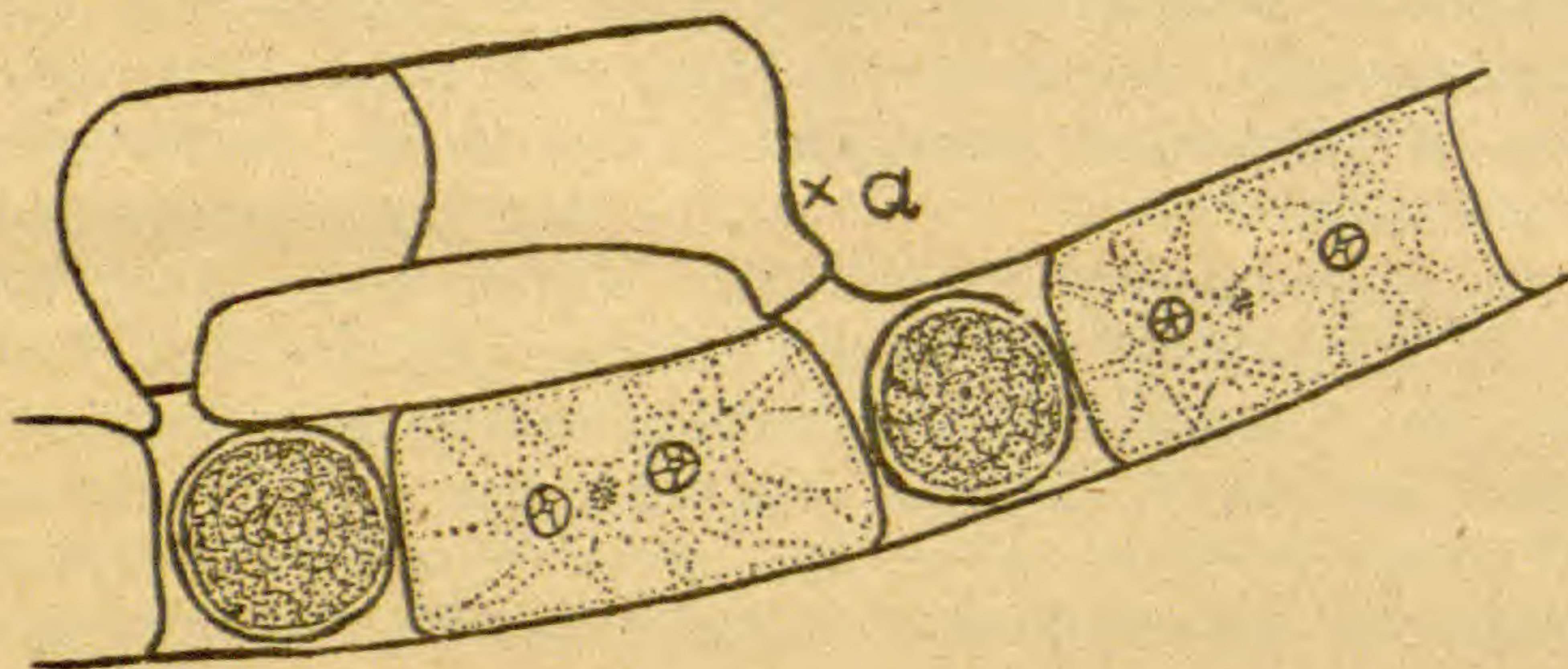


Fig. 4. Kopulation einer *Zygnema*.

eine Stütze für die hier vorgetragene Darstellung. Die untersten Zellen des dort abgebildeten Fadens berühren "bereits" einander, obwohl sie noch längst nicht ihr Wachstum vollendet haben.

Der hier geschilderte Kopulations-Verlauf von *Spirogyra crassa*, der von mir auch für andere *Spirogyra*- und *Zygnema*-Arten beobachtet wurde, ist keine im Pflanzenreich vereinzelt dastehende Erscheinung. Etwas ganz Ähnliches haben wir in den

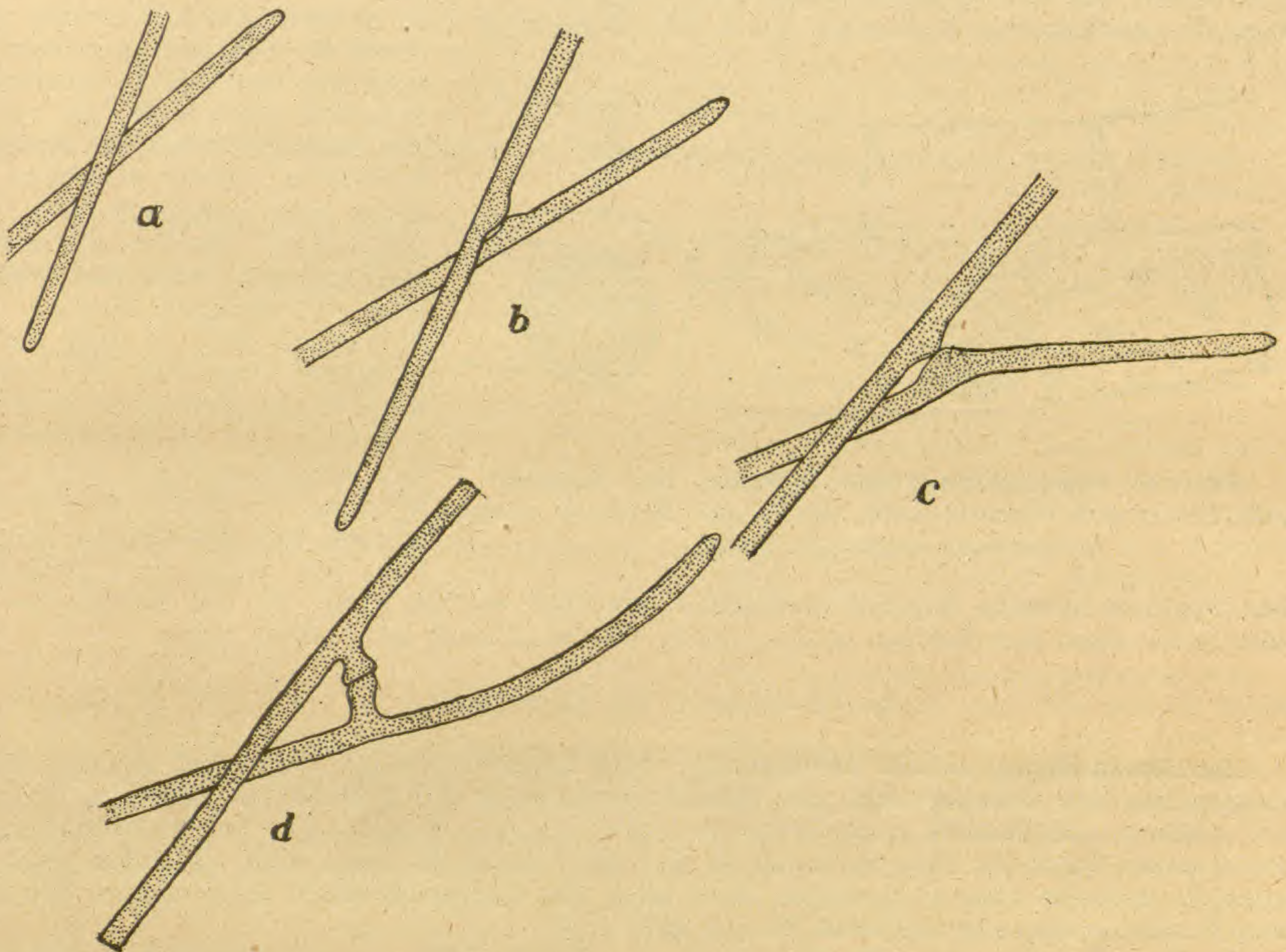


Fig. 5. Die ersten Kopulationsstadien von *Sporodinia grandis*.

Vorgängen, die der Bildung von Zygoten bei den Mucorineen, z.B. *Sporodinia grandis*, vorausgehen. Auch hier müssen sich zwei Hyphen zunächst berühren, ehe es zu der Ausbildung je eines Kopulationsfortsatzes kommt. Besser als Worte erläutern die Zeichnungen der Fig. 5 (a - d) die Übereinstimmung beider Vorgänge.

4. KRITIK DER ABWEICHENDEN AUFFASSUNGEN.

a. Naheliegende Trugschlüsse.

Wenn unsere Darstellung der Wirklichkeit entspricht, liegt die Frage nahe, wie es möglich ist, dass so viele Autoren der entgegengesetzten Ansicht waren und die Frage gestellt wurde, durch welche Fernreize die Entstehung, das spätere vermeintliche Aufeinanderzuwachsen und schliesslich die Berührung der Kopulationsfortsätze ausgelöst und gelenkt wird. Scheinen Abbildungen, wie sie z.B. HABERLANDT (Abb. 7, 8, 9) bringt, nicht doch der hier geäußerten Auffassung zu widersprechen? Oder muss man annehmen, dass der Vorgang der Kopulation sowohl bei den einzelnen Arten als auch Gattungen der Conjugaten verschieden sei und in einem Falle diese, im anderen jene Auffassung zu Recht bestehe? Dies ist nach meiner Ansicht nicht der Fall.

Vielmehr glaube ich, dass die von meiner Darstellung abweichenden Auffassungen als falsche Deutungen richtiger Beobachtungen zu verstehen sind. Der Hauptfehler, der meines Erachtens die entgegengesetzten Angaben zur Folge gehabt hat, ist der, dass man von annähernd fertig entwickelten Stadien ausgegangen und nicht, wie es hätte sein müssen, entwicklungsgeschichtlich verfahren ist. - Man kann häufig kopulierende Fäden beobachten, bei denen einzelne Zellen nicht an der Kopulation beteiligt sind. Dies kommt z.B. in den oben erwähnten Fällen vor, in welchen das Zahlenverhältnis der auf die gleiche Länge jedes Fadens entfallenden Zellen ungleich ist (Fig. 6). Anfänglich sind aber durch die Berührung alle Zellen zur Ausbildung je

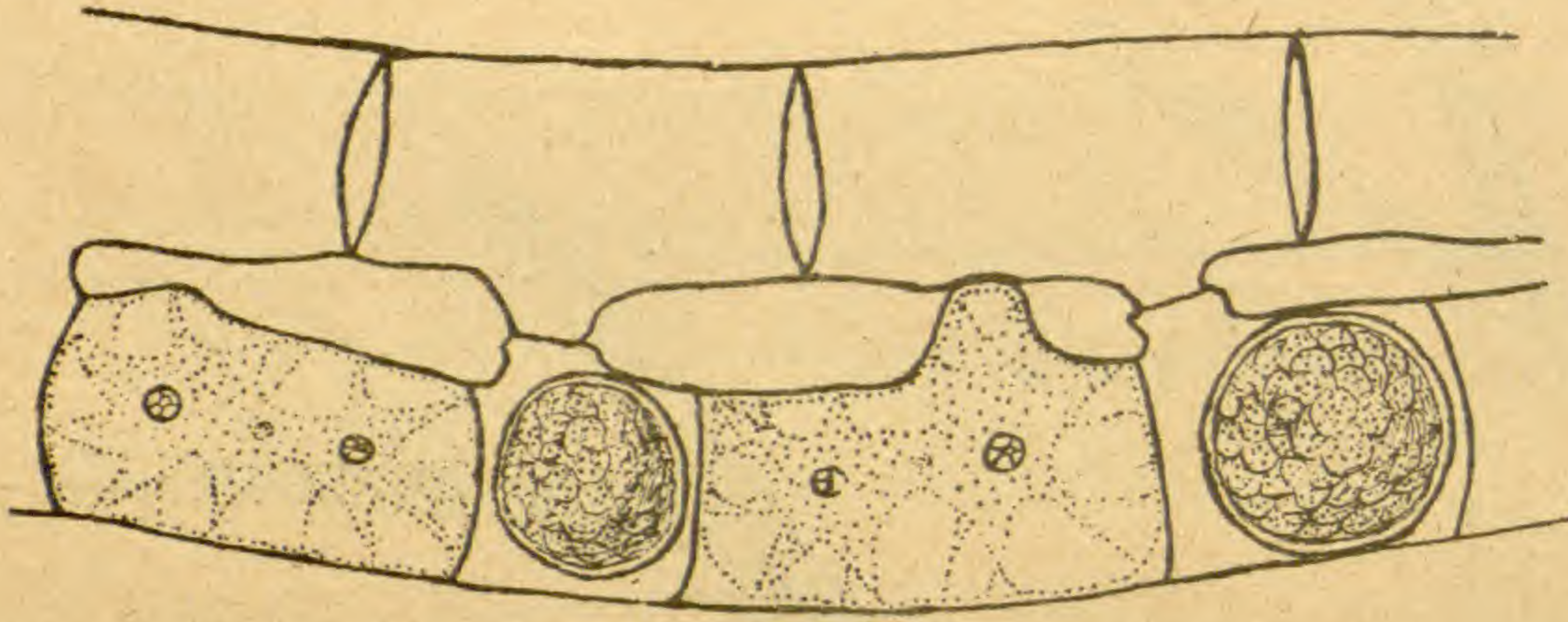


Fig. 6. Kopulation einer Zygneema, bei welcher auch die nicht kopulierende Zelle zur Bildung eines Fortsatzes angeregt wurde.

eines Fortsatzes angeregt. Auch die von der Kopulation ausgeschalteten Zellen bilden deshalb zuweilen kleine Fortsätze, deren Wachstum meist nach gewisser Zeit stillsteht. Es ist nun ein Fehlschluss, wenn man derartige "steckengebliebene" Fortsätze (Fig. 8 nach HABERLANDT, Fig. 19) als junge Entwicklungsstadien deutet. - Ebenso ist es unzulässig, bei Untersuchungen über die

Bildung von Kopulationsfortsätzen von zwei Fäden ausgehen, bei denen an irgendwelchen Stellen bereits Kopulationskanäle angelegt worden sind. Es ist selbstverständlich, dass die Nachbarzellen nicht unbeeinflusst geblieben sind.

b. Die Arbeit von Haberlandt.

Zur Bestätigung seiner Auffassung, dass chemotropische Reize auf gewisse Entfernung hin die Entstehungs- und Wachstumsrichtung der Fortsätze bedingen, bringt, wie erwähnt, HABERLANDT eine Reihe von Abbildungen. Vergleiche seiner Abbildungen mit eigenen Objekten liessen mich zu der Anschauung kommen, dass alle die abgebildeten Stadien zwar vorkommen, dass aber ihr Zustandekommen eine andere Erklärung finden muss, als HABERLANDT sie gibt.

In Fig. 7 sehen wir eine Zeichnung von HABERLANDT, in welcher zwei Zellen eines Fadens Kopulationsschläuche gebildet haben, obwohl der korrespondierende Faden fehlt. Dieser ist, wie auch HABERLANDT annimmt, durch irgendwelche Ursachen fortgerissen. Damit ist aber gesagt, dass wir von der Entstehung der Kopulationsschläuche nichts wissen. Nicht dass Schläuche ohne korrespondierenden Faden weiterwachsen, ist für unsere Untersuchung wesentlich, sondern durch welchen Reiz ihre Anlage bedingt ist. Dieser aber gieng von dem fehlenden Faden aus, der von HABERLANDT nicht beobachtet wurde.



Fig. 7. Ausgewachsene Kopulationsschläuche nach unterbliebener Kopulation (Nach Haberlandt).

Solche mechanischen Eingriffe in den Kopulationsakt, durch welche die sich zur Kopulation anschickenden Fäden entweder ganz voneinander getrennt oder in eine andere Lage zueinander gebracht werden, treten in freier Natur sicher oft ein, sei es durch Wellenschlag, Strömungen, Bewegung von Tieren oder andere Störungen. Noch häufiger aber werden solche gewaltsame Trennungen im Laboratorium bewirkt, wo sie vor allem in den ersten Stadien der Kopulation durch Erschütterungen der Gefässe verursacht werden. Dass nach Aufhören der Reizung das Wachstum nicht auch stillsteht, ist eine Erscheinung, wie sie bei Pflanzen häufig beobachtet werden kann. So hat in dem von HABERLANDT abgebildeten Falle das Wachs-

tum der Schläuche, welches ursprünglich durch die Berührung mit einem anderen Faden angeregt worden ist, erst allmählig sein Ende gefunden. Ob Fortsätze wie die von HABERLANDT beschriebenen noch ein zweites mal kopulieren können, ist vorläufig nicht zu sagen.

Gleichfalls auf eine Änderung in der Lage der Fäden zueinander, die durch Störung von aussen bedingt wurde, muss die nach HABERLANDT wiedergegebene Fig. 8 erklärt werden. Dies beweisen die "blind" wachsenden Fortsätze der Zellen b_1 und e_1 und die Tatsache, dass der Fortsatz an Zelle a_1 auf der dem Beobachter abgewandten Seite angelegt ist. Diese Verlagerung hatte zur Folge, dass die Ansatzstellen der Fortsätze der Zellen d und d_1 , a und a_1 , nicht direkt gegenüberliegen, sodass der Kopulationskanal in eine schräge Lage gebracht wurde. Solche

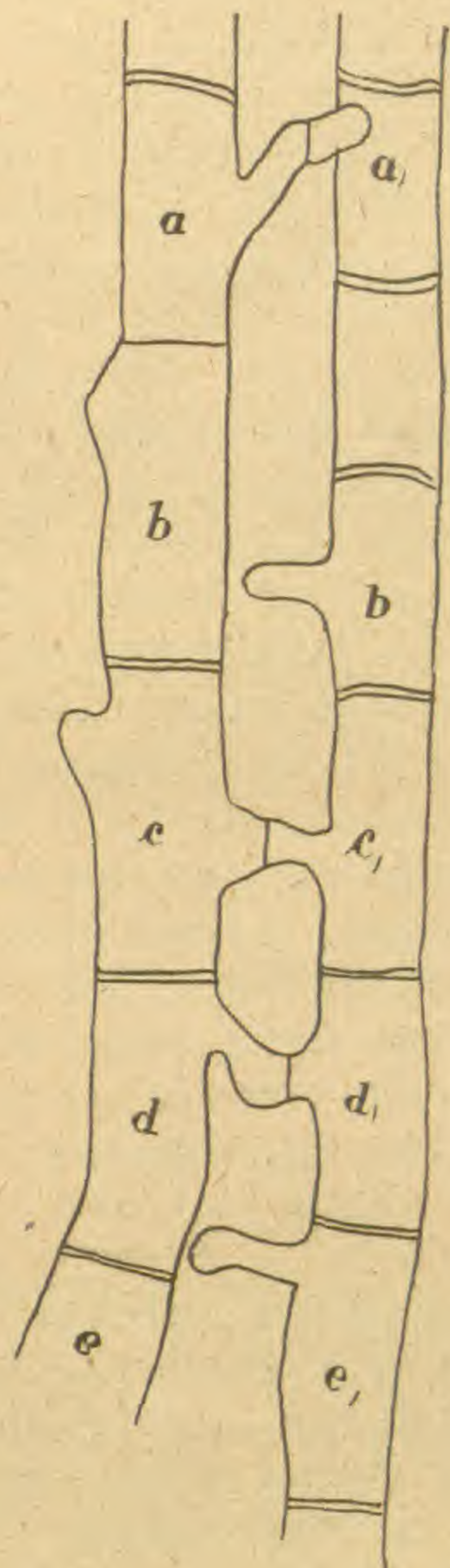


Fig. 8. Frei kopu-

lierende Fäden von *Spirogyra quinia*.

(Nach Haberlandt)

ich fand mehrfach ähnliche Verbindungen in meinem Untersuchungsmaterial. Doch waren dies, ebenso wie in der von HABERLANDT wiedergegebenen Abbildung, fast stets Kopulationsstadien, bei denen das Wachstum der Verbindungsschläuche bereits sein Ende gefunden hatte. Dass Reizkrümmungen zur Bildung jener doppelten Verbindung geführt haben, ist bei der schrägen Lage der Schläuche ein naheliegender, aber nicht bewiesener Rückschluss. Nur eine Beobachtung der Entstehung und Entwicklung des abnormen Gebildes kann zu einer richtigen Deutung führen. Eine solche Beobachtung war mir in einem Falle möglich. Figur 10 bringt ein frühes Entwicklungsstadium einer Kopulation von *Zygnema*, wo sich ebenfalls eine Zelle des einen Fadens mit zwei Zellen des anderen verbindet, und zwar waren die Zellen ursprünglich so zueinander gelagert, dass die Mitte der Zelle des einen Fadens gerade auf die Querwand zwischen zwei Zellen des anderen Fadens traf und beide Zellen berührte. Nun trat die oben erwähnte Erscheinung ein, da dadurch diese beiden Zellen so gereizt wurden, dass jede zur Bildung eines Fortsatzes schritt. Das Endstadium der Kopulation stimmt in diesem Falle im wesentlichen mit dem von HABERLANDT abgebildeten überein.

Zur Deutung der übrigen Unterschiede, die zwischen HABERLANDT's und meinen Beobachtungen bestehen, fehlen mir die notwendigen Unterlagen, die nur durch entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen zu gewinnen wären. Doch zeigen die ange-

Fälle, in denen die Fäden während der Kopulation gegeneinander verschoben sind, kann man fast in jedem kopulierenden Material beobachten.

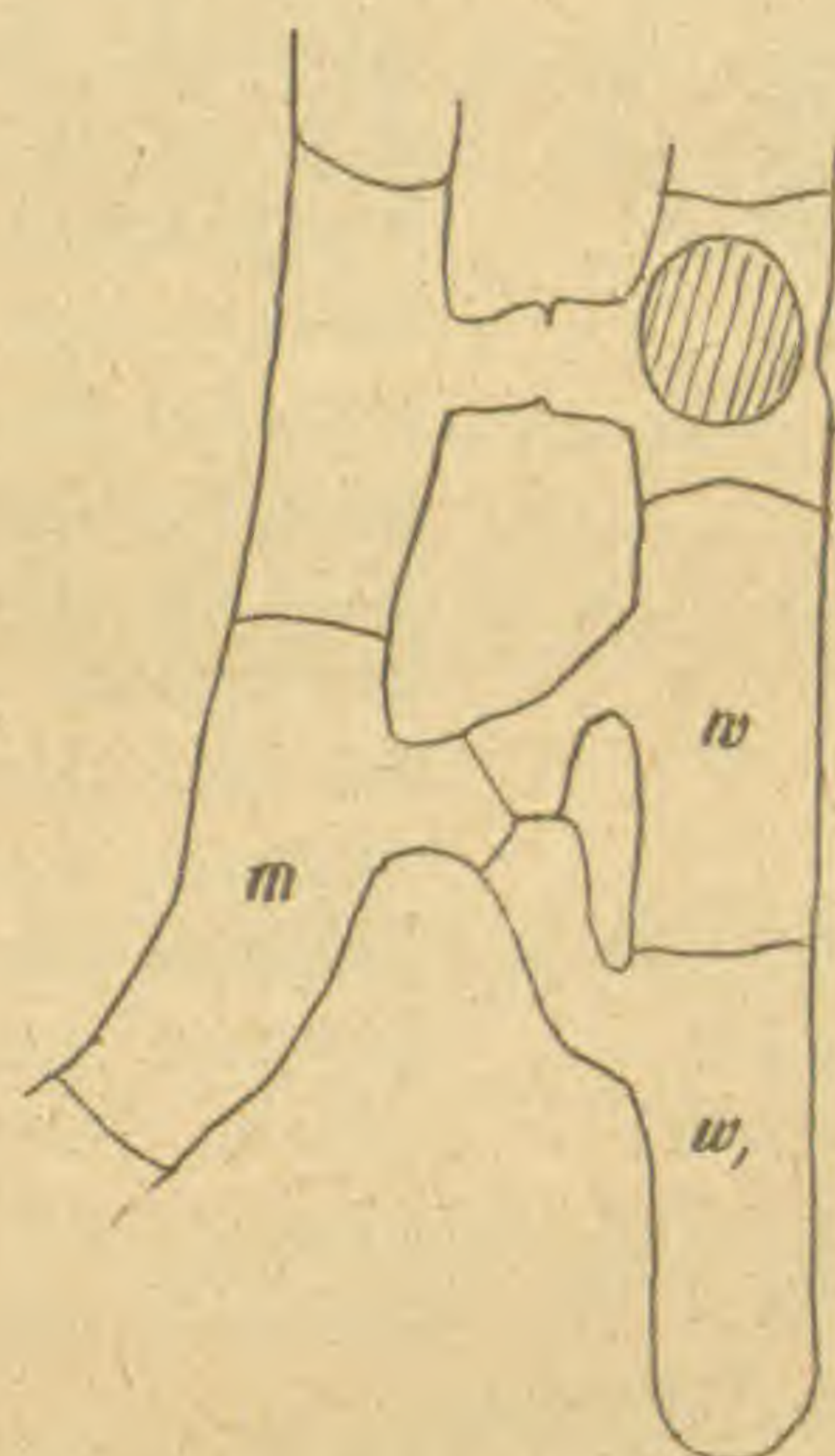


Fig. 9. Kopulation einer Zelle eines Fadens (m) mit 2 Zellen (w u. w_1) eines anderen Fadens. (Nach Haberlandt)

Weiter bringt HABERLANDT unter seinen Abbildungen (Fig. 9) eine Zeichnung, in der die Kopulation einer ihren Inhalt abgebenden Zelle mit zwei Zellen, die (wie aus einer in demselben Faden gebildeten Zygote ersichtlich ist) als aufnehmende funktionieren, dargestellt ist. Er fügt in der Erklärung hinzu, dass die Kopulationsschläuche der letzteren Reizkrümmungen ausgeführt haben. Auf den ersten Blick mag das einleuchten, und diese Tatsache der hier vorgetragenen Auffassung zu widersprechen scheinen. Doch auch in Fällen wie diesen lässt sich ohne Schwierigkeit nachweisen, dass eine Berührung die Ursache für das Zustandekommen dieser abnormen Bildung gewesen ist. Auch

fürten Beispiele genügend, dass sich auch die von HABERLANDT veröffentlichten Abbildungen zwanglos aus meiner durch entwicklungsgeschichtliche Untersuchung gewonnenen Auffassung erklären lassen.

5. PHYSIOLOGISCHE UND ÖKOLOGISCHE DEUTUNG.

Zum Schluss dieses Abschnittes sei noch der Versuch gemacht, zu einem Verständnis der physiologischen und ökologischen Bedeutung des beschriebenen Vorganges zu gelangen. HABERLANDT und KLEBS suchen die hier besprochene Erscheinung in die Reihe der Tropismen einzuordnen und glauben mit Chemotropismus ihr Wesen gekennzeichnet zu haben. Da nun aber eine Gestaltänderung und keine chemotropischen Krümmungen vorliegen, ist die richtige Bezeichnung nicht Tropismus, sondern Morphose. Wir haben nun zwar auf den vorhergehenden Seiten von Berührungsreiz gesprochen, doch ist klar, dass wir es nicht mit einer Thigmomorphose zutun haben, wie sie etwa bei der Ausbildung der Haftorgane von Vitaceen, Algen oder Pilzen zu beobachten ist. Bei diesen genügt eine Berührung mit einem festen Gegenstand als organbildender Reiz. Ein solcher mechanischer Kontakt ruft bei den *Zygnemales* aber keinerlei Kopulationsfortsätze hervor. Es handelt sich bei ihnen und den Mucorineen um einen weit komplizierteren Vorgang.

Damit es zur Ausbildung von Kopulationsfortsätzen kommt, genügt es keineswegs, dass man zwei *Zygnemales*-Fäden so nebeneinander legt, dass sie sich eng berühren. Erst wenn ein gewisser geschlechtlicher Reifezustand erreicht ist, können

zwei Fäden miteinander in Verbindung treten. Eine wesentliche Vorbedingung dieser Reife scheint der Ernährungszustand zu sein. Werden *Spirogyren* längere Zeit unter ungünstigen Lebensbedingungen gehalten, so wird offenbar die Kopulationsmöglichkeit ausserordentlich verringert. In solchen Fällen können wir sehen, dass nur ganz wenige Zellen eines Fadens trotz gleichmässiger Berührung sämtlicher Zellen zur Ausbildung von Fortsätzen befähigt sind.

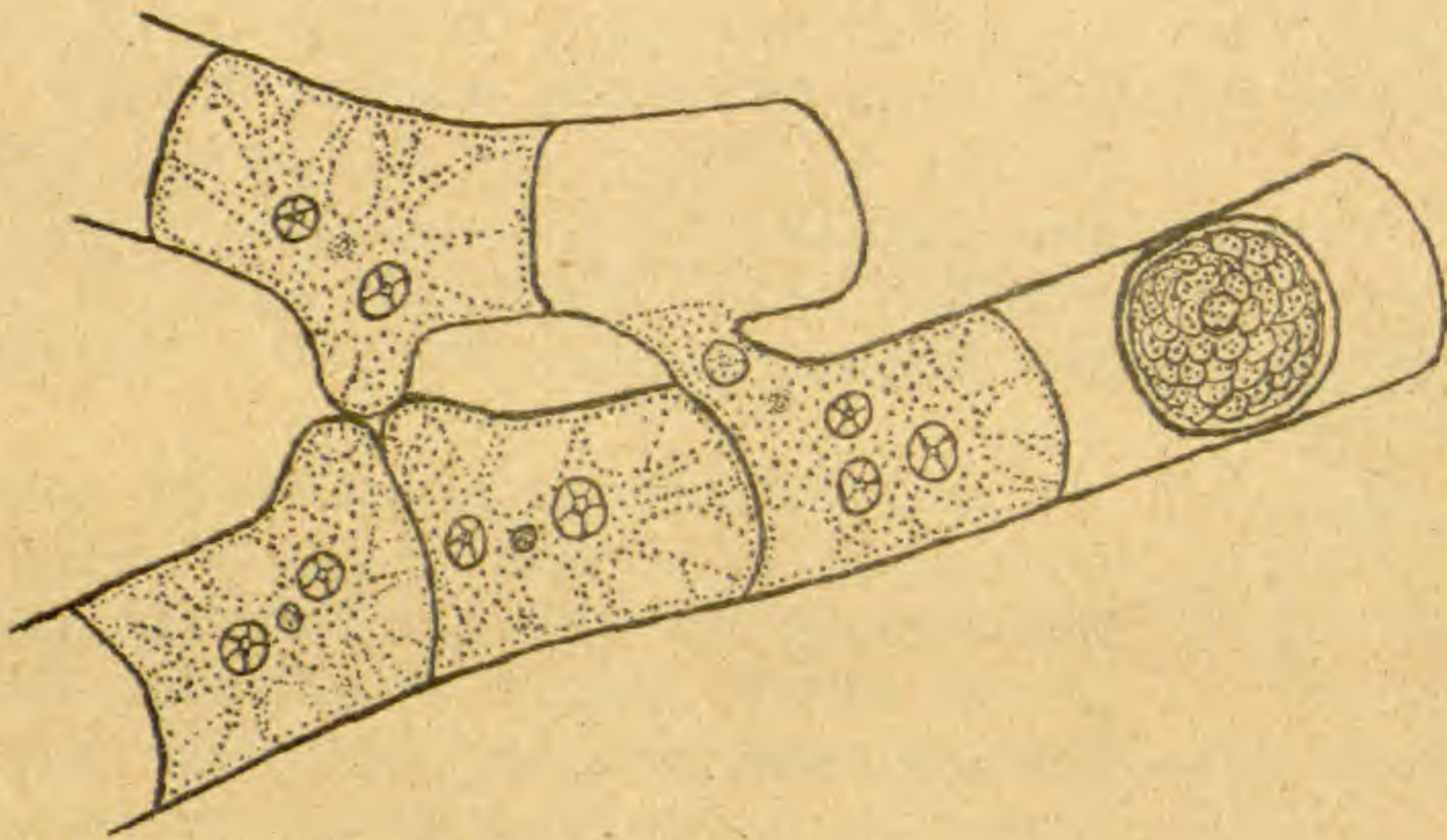


Fig. 10. Fröhles Kopulationsstadium von drei kopulierenden Zellen eines Zygnema. Ein solcher mechanischer Kontakt ruft bei den *Zygnemales* aber keinerlei Kopulationsfortsätze hervor. Es handelt sich bei ihnen und den Mucorineen um einen weit komplizierteren Vorgang.

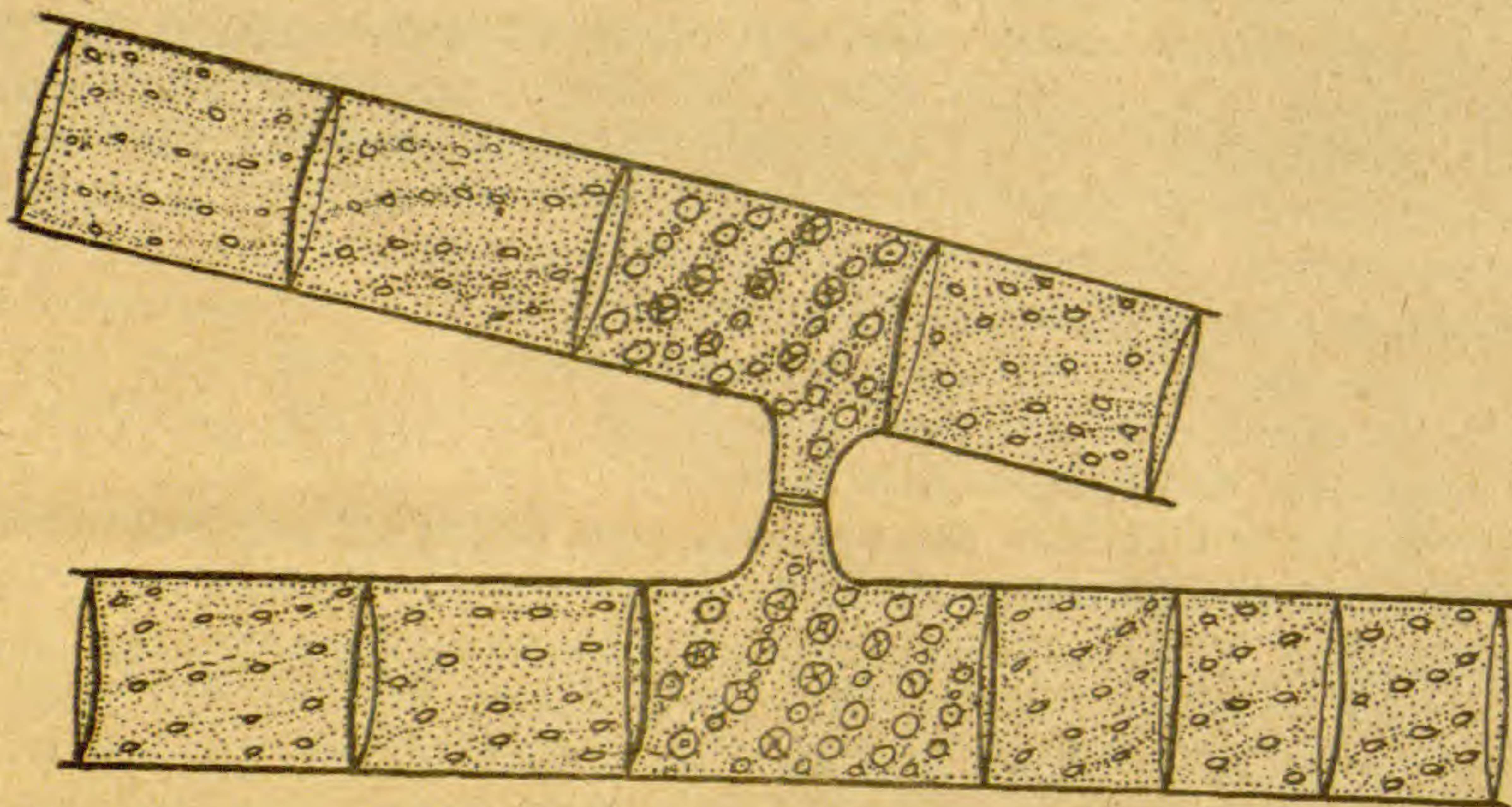


Fig. 11. Kopulation von *Spirogyra crassa*. Die kopulierenden Zellen zeigen grössere und zahlreichere Pyrenoide als die übrigen Zellen.

Diese wenigen Zellen vermögen dies auch nur mit Hilfe der Nachbarzellen zu bewirken, indem sie diesen die zur Kopulation notwendigen Nährstoffe entziehen, wie man deutlich an der stärkeren Grünfärbung, grösseren Chromatophoren

und Pyrenoiden der kopulierenden Zellen erkennen kann (Fig. 11).

Trotzdem der Ernährungszustand der Fäden für die geschlechtliche Fortpflanzung der *Zygnemales* grosse Bedeutung zu haben scheint, gelang es mir nicht, durch bestimmte Versuchsanordnungen, so u.a. durch Verbesserung der Ernährungsbedingungen, Kopulationen auszulösen. Ich schliesse mich hier der Ansicht von COPELAND (22) und BENECKE (23) an, nach welcher der Zeitpunkt der geschlechtlichen Reife der Spirogyren in erster Linie durch eine auf innern Ursachen beruhende Periodizität bedingt ist.

Wenn man den Kopulationsvorgang der *Zygnemales* mit dem Sexualakt von Algen wie *Chlamydomonas*, *Pandorina*, *Ulothrix*, *Aphanochaete* u.a. vergleicht, die im Wasser frei schwärmende Gameten ausbilden, sodass der Geschlechtsakt ausserhalb des Gametangiums stattfindet, sieht man, dass die *Zygnemales* mit ihren Geschlechtszellen sehr sparsam arbeiten. Denn bei jenen Algen geht stets eine gross Anzahl von Gameten, weil sie keinen Partner treffen, zugrunde. Um dennoch die geschlechtliche Fortpflanzung zu sichern, wird für die betreffenden Organismen eine erhöhte Produktion von Geschlechtszellen notwendig. Bei den *Zygnemales* dagegen werden erst, wenn durch die Berührung die Anwesenheit des Partners sich angezeigt hat, Geschlechtszellen gebildet. Dies gilt in gleicher Weise für die Mucorineen und wir dürfen annehmen, dass die hier bestehende Convergenzerscheinung sich nicht zufällig, sondern als eine sparsamen Materialverbrauch gewährleistende vorteilhafte Eigenschaft herausgebildet hat.

(Fortsetzung des II. Teils im folgenden Heft.)

Additamenta monographica 1922.

Auctore CARL MEZ.

(Fortsetzung von Seite 212.)

Rapanea acrosticta Mez nov. spec. - Arbor usque ad 20-metralis ramulis crassiusculis, cum gemmis glaberrimis; cortice brunneo. Folia petiolis ad 10 mm longis, canaliculatis stipitata, oblonga, basi sensim acuta, apice plus minus anguste rotundata vel nonnunquam valde obscure latissimeque acuminata, rigida, integerrima, glaberrima, opaca, utrinque prominulo-costata, punctulis atris permultis praesertim in apice creberrimis picta, ad 75 mm longa et 25 mm lata. Inflorescentiae breviter cylindrico-strobiliformes, permultiflorae, petiolos subaequant; pedicellis gracilibus, ad 4 mm longis. Flores glabri, ad 2 mm longi, stricte 4-meri; sepalis medium usque connatis, lobis latissime ovatis semiorbicularibus, latissime rotundatis, margine densiuscule ciliolatis, haud punctatis. Petala non nisi florum masculorum cognita basi brevissime vel vix connata, elliptica, dorso margineque densissime papillosa, acutiuscula, haud punctata. Antherae floris masculi maximae, ellipticae, apice rotundatae, totae brevissime papillosae. Ovarium floris masculi satis reductum, ovoideum, stigmatate conico; florum foemineorum fecundatorum glaberrimum stigmatate maximo, insigniter farcimiformi. Bacca parva, laevis, dense punctato-picta.

Neu-Guinea, Kaiserin-Augusta-Fluss-Expedition, Hunsteingebirge (Ledermann nr. 8510, 8511), Hunsteinspitze (Ledermann nr. 10953), Felsspitze (Ledermann nr. 12506 e.p.). - Et haec *Rapanae Hasseltii* Mez accedit.

Rapanea laccata Mez nov. spec. - Arbor usque ad 20-metralis ramulis validis, cum gemmis glaberrimis. Folia petiolis usque ad 10 mm longis sueto satis brevioribus, inciso-canaliculatis stipitata, oblongo-lanceolata, basin versus sensim acuta, apice anguste rotundata, haud manifestius acuminata, rigidula, integerrima, glabra, supra laccato-nitida subtus opaca, utrinque costis lineato-prominulis praedita cet. supra nunc laevia nunc minutissime scrobiculata, punctis multis atris praesertim ad apicem subtus permanifestis picta, ad 70 mm longa et 25 mm lata. Inflorescentiae non nisi defloratae et fructiferae cognitae breviter cylindrico-strobilaceae, flores 4-meros multos (ad 10) pedicellis gracilibus usque ad 4 mm

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Botanisches Archiv. Zeitschrift für die gesamte Botanik](#)

Jahr/Year: 1922

Band/Volume: [2](#)

Autor(en)/Author(s): Hemleben Hans

Artikel/Article: [Ueber den Kopulationsakt und die Geschlechtsverhältnisse der Zygnetales.
249-259](#)