

BOTANISCHES ARCHIV.

Zeitschrift für die gesamte Botanik.

Herausgegeben von Dr. CARL MEZ,
Professor d. Botanik a. d. Univers. Königsberg.

II. Band, Heft 6.

Ausgegeben am 15. Dezember 1922.

Verlag des Herausgebers, Königsberg Pr., Besselplatz 3 (an diese Adresse alle den Inhalt d. Zeitschrift betreffenden Zuschriften). - Kommission: Verlag d. Repertoriums, Berlin-Dahlem, Fabeckstr. 49 (Adresse für den Bezug d. Zeitschrift).
Alle Rechte vorbehalten. Copyright 1922 by Carl Mez in Königsberg.

Ueber den Kopulationsakt und die Geschlechts- verhältnisse der Zygnemales.

Von HANS HEMLEBEN (Erlangen).

(Fortsetzung von Seite 259.)

II. DIE GESCHLECHTSVERHÄLTNISSSE DER ZYGNEMALES.

Fast alle Arbeiten, die sich mit der Morphologie, Physiologie oder Cytologie der *Zygnemales* eingehender befassen, gehen - wenn auch meist kurz - auf deren Geschlechtsverhältnisse ein. Trotzdem wurde erst vor wenigen Jahren zum ersten mal durch CUNNINGHAM (9) in einer Arbeit über die Sexualität von *Spirogyra* der Versuch gemacht, durch Studium der ihm vorliegenden Literatur und durch Deutung eines von ihm gefundenen und bislang als normal nicht bekannten Kopulationsmodus die gesamten Geschlechtsverhältnisse der Spirogyren mit einheitlicher Fragestellung zu erörtern. Da er aber zur Lösung des Problems zum Teil die Resultate, welche durch die Forschung auf dem Gebiet der Geschlechterverteilung und Geschlechtsbestimmung (STRASBURGER, CORRENS) in den letzten Jahrzehnten erarbeitet sind, ausser acht lässt, kommt er zu keiner eigentlichen Klärung. Dies lässt ein erneutes Eingehen auf diesen Gegenstand notwendig erscheinen.

I. BEGRIFFSBESTIMMUNGEN.

Zunächst soll, gerade im Hinblick auf die Arbeit von CUNNINGHAM, dem speziellen Teil eine allgemeine Begriffsbestimmung vorausgeschickt werden. Nach den heutigen vorliegenden Untersuchungen und den aus ihnen gewonnenen Resultaten dürfte es keinem Zweifel unterliegen, dass das Geschlecht ebenso wie die Grundlagen für alle anderen Eigenschaften an die Chromosomen als Vererbungsträger gebunden ist und somit den Vererbungsgesetzen unterliegt. In der Sprache der Vererbungslehre nennen wir das, was bezüglich des Geschlechtes vererbt wird, die genotypische Grund-

lage der geschlechtlichen Eigenschaften. Durch sie sind die inneren Bedingungen für die Geschlechtsbestimmung gegeben, auf die nun die äusseren Verhältnisse einen mehr oder weniger starken Einfluss haben können (Geschlechtsbeeinflussung). Erfolgt durch die Vererbung die *G e s c h l e c h t s v e r t e i l u n g* (CORRENS) nun so, dass ein und dasselbe Individuum Keimzellen mit verschiedener geschlechtlicher Funktion auszubilden befähigt ist, die sich unter Umständen miteinander vereinigen können, so sprechen wir von *G e m i s c h t - G e s c h l e c h t i g k e i t*. In diesem Falle entstammen die Gameten also ein und demselben Keimling. Haben andererseits die Keimzellen eines Individuums alle die gleiche geschlechtliche Funktion, sodass zur Verschmelzung Gameten von zwei Organismen, die ihren Ursprung in zwei verschiedenen Keimlingen haben, notwendig sind, so haben wir es mit *G e t r e n n t - G e s c h l e c h t i g k e i t* zu tun. Hierbei ist aber stets mit der Tatsache zu rechnen, dass es sich bei getrenntgeschlechtigen Arten und bei den Geschlechtszellen von Zwittern nie um eine völlige Ausschaltung, ein Nichtvorhandensein, sondern nur um eine Unterdrückung des anderen Geschlechts handelt.

Das geschlechtliche Verhalten eines Organs oder einer Keimzelle wird also durch die vererbten Anlagen und die auf diese einwirkenden Aussenfaktoren bestimmt. In diesem Sinne lässt sich aber kein genauer Zeitpunkt der definitiven Geschlechtsbestimmung eines Organs oder einer Keimzelle angeben. Die Bestimmung der genotypischen Grundlage erfolgt wie bei jeder Vererbung zugleich mit der Tetradenteilung.

Hiervon ist aber die Bestimmung über das geschlechtsphysiologische Verhalten jeder einzelnen Geschlechtszelle von gemischt-geschlechtigen Arten scharf zu unterscheiden. Durch dieselbe erhält jede Pflanze nur die Fähigkeit, unter normalen Bedingungen entweder männliche oder weibliche oder beiderlei Geschlechtszellen zu bilden. Denn die Entscheidung, ob bei solchen Pflanzen eine Zelle männlich oder weiblich fungieren soll, fällt erst später.

II. DIE SEXUALITÄT DER SPIROGYREN.

a. Allgemeines und Fragestellung.

Bei der Betrachtung der Geschlechtsverhältnisse der *Zygnemales* können wir uns auf die Spirogyren beschränken, da bei ihnen alle Fortpflanzungsarten, die auch bei den übrigen *Zygnemales* bisher beobachtet wurden, vorkommen.

Da bei den Spirogyren, ebenso wie bei den Mucorineen und anderen Pflanzengruppen Grösseunterschiede der Geschlechtszellen meistens nicht wahrzunehmen sind, müssen wir unsere Geschlechtsbezeichnungen ausschliesslich nach dem geschlechtsphysiologischen Verhalten jeder Zelle wählen, durch das sich in der Regel die beiden Geschlechtszellen deutlich unterscheiden, indem der Inhalt der einen Zelle zu dem der anderen hinüberwandert. Dem bisherigen Gebrauche folgend werden wir bei untern Betrachtungen die ihren Inhalt abgebende Zelle als männlich, die aufnehmende, welche später auch die Zygote bildet, als weiblich bezeichnen.

Von den bei den Spirogyren vorkommenden Fortpflanzungsweisen können wir die für einzelne Arten beobachtete Partheno- bzw. Aplanosporenbildung übergehen. Wir wollen nur betonen, dass exakte Beobachtungen über ihr Zustandekommen und ihre Keimung sogar wie gar nicht vorliegen. Alle bisher bekannten Fälle von Partheno-Sporenbildung finden wir in dem Buche von ERNST (20) zusammengestellt. Das gleiche gilt auch für die wenigen bisher festgestellten Fälle von Kreuzungen zwischen zwei verschiedenen *Spirogyra*-Arten. Nur auf die Arbeit von TRANSEAU (24), die nach Herausgabe des Werkes von ERNST erschien, sei hier aufmerksam gemacht.

Bei den Spirogyren kommen zwei Formen der geschlechtlichen Fortpflanzung vor, die wir als seitliche und als leiterförmige Kopulation zu bezeichnen pflegen. Bei Arten, welche seitlich kopulieren, kann die Kopulation zwischen zwei Zellen desselben Fadens stattfinden. Es werden bei ihnen also auf ein und demselben Individuum sowohl männliche als auch weibliche Zellen gebildet, sodass es keinem Zweifel unterliegt, dass diese Arten gemischtgeschlechtig sind. Bei genauerer Untersuchung stellt sich aber eine Verschiedenheit in der Lagerung der Geschlechtszellen im

Faden heraus. Es wird unsere Aufgabe sein, diese einheitlich zu deuten. Anders liegen die Verhältnisse bei den Arten, die auf leiterförmige Kopulation, d.h. auf Befruchtung durch Zellen eines anderen Fadens, angewiesen sind. Bei ihnen gilt es zu entscheiden, ob wir es mit einer geschlechtlichen Differenzierung der Fäden zu tun haben, sodass wir berechtigt sind, von Getrenntgeschlechtigkeit zu sprechen. Sind die einen Fäden nur zur Abgabe, die andern nur zur Aufnahme befähigt, oder kann unter Umständen derselbe Faden in dem einen Fall männlich, im anderen weiblich fungieren? Sollte eine derartige Kopulationsform, die wir im folgenden als gekreuzte Kopulation bezeichnen werden, häufig auftreten, so wäre hierin ein Beweis für die Gemischtgeschlechtigkeit auch derjenigen Spirogyren zu erblicken, welche seitlich nicht zu kopulieren vermögen. Die Frage lautet also: Sind die nur zu leiterförmiger Kopulation befähigten Spirogyra-Fäden gemischt- oder getrenntgeschlechtig? - Schliesslich werden wir auf diejenigen Fälle einzugehen haben, in denen beide Formen der geschlechtlichen Fortpflanzung, die seitliche und die leiterförmige Kopulation, miteinander kombiniert sind.

b. Historisches.

Da diese Fragen von den einzelnen Forschern verschieden beantwortet wurden, mag auch hier zunächst ein Überblick über die bislang geäusserten Auffassungen gegeben werden. Einige der im folgenden zitierten Arbeiten waren mir nicht zugänglich. In diesen Fällen stützen sich meine Angaben auf die von CUNNINGHAM.

Als erster und entschiedenster Vertreter derjenigen älteren Autoren, welche sich für die Gemischtgeschlechtigkeit aller Zygnemales-Fäden einsetzen, ist VAUCHER (25) zu nennen. Er begründet seine Ansicht auf Beobachtungen, nach welchen zwar gewöhnlich der eine Faden in seiner ganzen Länge als abgebender, der andere als aufnehmender und Zygoten-bildender funktioniert, nach welchen es aber auch vorkommt dass jeder der Fäden nach der Kopulation teils leere, teils Zygoten enthaltende Zellen aufweist. - MEYEN (11) behauptet, Fälle beobachtet zu haben, bei denen die Glieder eines und desselben Fadens miteinander konjugierten, wenn die Enden desselben so gebogen waren, dass sie nebeneinander lagen. Deshalb hält er es für falsch von männlichen und weiblichen Fäden zu sprechen, zumal auch er ausserdem noch Fadenpaare gesehen haben will, von denen je ein Teil der Zellen seinen Inhalt abgibt, der andere Zygoten bildet. Morphologische Differenzierung der Fäden bzw. der Zellen wurde von ihm nicht beobachtet. Ihm schliesst sich v. MOHL an, wenn er nach Besprechung der Frage, ob in der Kopulation der Conjugaten überhaupt ein Befruchtungsprozess zu sehen sei, sagt, dass gekreuzte Kopulation gar nicht selten sei (26). Auch HASSALL hat Kopulationen abgebildet, bei denen sich in beiden kopulierenden Fäden Zygoten befinden, erwähnt sie aber merkwürdigerweise nicht in seinem Text (nach CUNNINGHAM), obgleich er dort eine allgemeine Beschreibung der Zygnemales gibt. Leider gibt er auch nicht an, welche Abbildung nach eigenen Beobachtungen gezeichnet und welche anderen Arbeiten entnommen sind. Diese Übergehung im Text ist umso verwunderlicher, als HASSALL behauptet, die seitliche Kopulation entdeckt zu haben und auf ihr seine Anschauung, dass die Spirogyren geschlechtlich überhaupt nicht differenziert seien, begründet. Das offensichtlich verschiedene physiologische Verhalten der beiden Zell-Inhalte sucht er mit dem Gesetz der allgemeinen Gravitation zu erklären! Weiter finden sich bei BESSEY (27) und WEST (28) Angaben und Abbildungen der oben definierten gekreuzten Kopulation, die nach den Angaben dieser Autoren spontan vereinzelt auftrat, sodass diese Fälle als Beweise gegen die Getrenntgeschlechtigkeit der betreffenden Spirogyren aufgefasst werden können. WEST selbst bezeichnet die 6 von ihm aufgefundenen Fälle allerdings als Abnormitäten. Von neueren Autoren sprechen sich noch OVERTON (18) und KLEBS (19) für die Gemischtgeschlechtigkeit sämtlicher Spirogyren aus. Sie sind der Ansicht, dass der geschlechtliche Charakter einer Zelle bzw. eines Fadens von äusseren Faktoren abhängig sei. Dabei gehen sie von Arten aus, welche sowohl zu seitlicher als auch leiterförmiger Kopulation befähigt sein sollen. Genaue Angaben bzw. Zeichnungen von diesen Arten liegen leider nicht vor.

Andererseits hält die grosse Mehrheit der Botaniker bestimmte *Spirogyra*-Arten für getrenntgeschlechtlich, doch weist CUNNINGHAM mit Recht darauf hin, dass die Vertreter der Getrenntgeschlechtlichkeit merkwürdigerweise das Vorhandensein von seitlicher Kopulation in diesem Zusammenhang meist unerwähnt lassen und fast stets nur die Getrenntgeschlechtlichkeit betonen. Das eigentliche Problem dürfte wohl häufig gar nicht gesehen sein. - De BARY (1), der in der Kopulation "einen der Befruchtung sich eng anschliessenden Vorgang" sieht, dessen Wesen ein Zusammenwirken von männlichen und weiblichen Formelementen zur Bildung eines entwickelungsfähigen Keimes infolge stofflicher Vermischung sei, beschäftigt sich nicht speziell mit der Möglichkeit gekreuzter Kopulation, doch geht aus seinen Darlegungen ohne weiteres hervor, dass er die leiterförmig kopulierenden *Zygnemales* als getrenntgeschlechtliche Formen ansieht. Ihm schliessen sich BENNETT (29) und MURRAY (30) an und auch WOOD (31), COOKE (32) und WOLLE (33) sprechen von getrenntgeschlechtigen *Spirogyren*. MOTTIER (34) sieht einen Beweis für diese Auffassung in der Beobachtung, dass Fäden nicht mit sich selbst zu kopulieren vermögen. - Entscheidend können solche negativen Beobachtungen natürlich nicht sein. DE TONI (35) übergeht wie andere die Möglichkeit gekreuzter Befruchtung ganz. LOTSY (36) weist sowohl auf das verschiedene physiologische Verhalten, als auch auf gewisse morphologische Unterschiede hin, welche für die männlichen und weiblichen Fäden zu beobachten sein sollen. Auch OLTMANN (2) tritt für eine Unterscheidung von männlichen und weiblichen Fäden ein und spricht ebenfalls von der verschiedenen Durchschnittsgrösse der männlichen und weiblichen Zellen. Das gleiche betont WILLE (37). ROBERTSON (38) hält gekreuzte Kopulation für eine ungewöhnliche Abnormität. YORK (39) fand trotz zahlreicher Untersuchungen niemals Fälle, bei denen in beiden Fäden Zygoten vorhanden waren. In der physiologischen und geringen morphologischen Verschiedenheit will er den Beweis für die Getrenntgeschlechtlichkeit der *Spirogyren* sehen. CLAUSSEN (40), HABERLANDT (8), TRÖNDLE (3, 4) und fast alle andern modernen Forscher entscheiden sich für die Getrenntgeschlechtlichkeit der nur zu leiterförmiger Kopulation befähigten Arten. - Trotz diesen zahlreichen Äusserungen ist doch noch bis vor kurzem von keiner Seite eine Klarstellung der gesamten Geschlechtsverhältnisse, wie sie etwa BLAKESLEE (41, 42) für die Mucorineen herbeigeführt hat, versucht worden. Erst CUNNINGHAM (9) bemüht sich zum ersten male, Klarheit auf diesem Gebiet zu schaffen. Wie weit ihm dies gelungen ist, soll erst dann untersucht werden, wenn wir uns selbst eine bestimmte Vorstellung von den Geschlechtsverhältnissen der *Zygnemales* gebildet haben.

c. Die sexuellen Verhältnisse der *Spirogyren*.

a. Die seitliche Kopulation.

Bei der seitlichen Kopulation, die man auch als "Kopulation über die Wand" bezeichnet hat, liegen die beiden kopulierenden Zellen in der Regel in demselben Faden nebeneinander, der Inhalt der einen wandert zu dem der anderen hinüber. Seit-

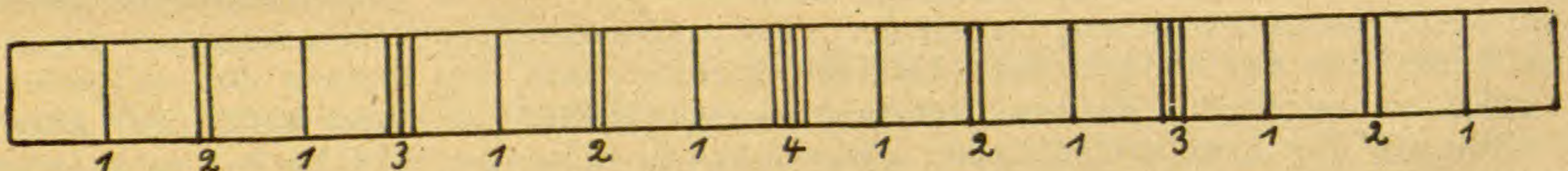


Fig. 12. Schema eines *Spirogyra*-Fadens. Bei 4 ist die älteste Querwand; die mit 1 gezeichneten Wände sind zuletzt gebildet.

lich von der Querwand wird eine Ausbuchtung der Aussenmembran geschaffen, durch die sich die Plasmamasse der männlichen Zelle hindurchzwängt. Wie wir bereits betonten, besteht kein Zweifel, dass wir es bei diesem Kopulationsmodus mit den wichtigsten Formen zutun haben, die zur Ausbildung von geschlechtsphysiologisch verschieden funktionierenden Zellen befähigt sind. Wir müssen annehmen, dass

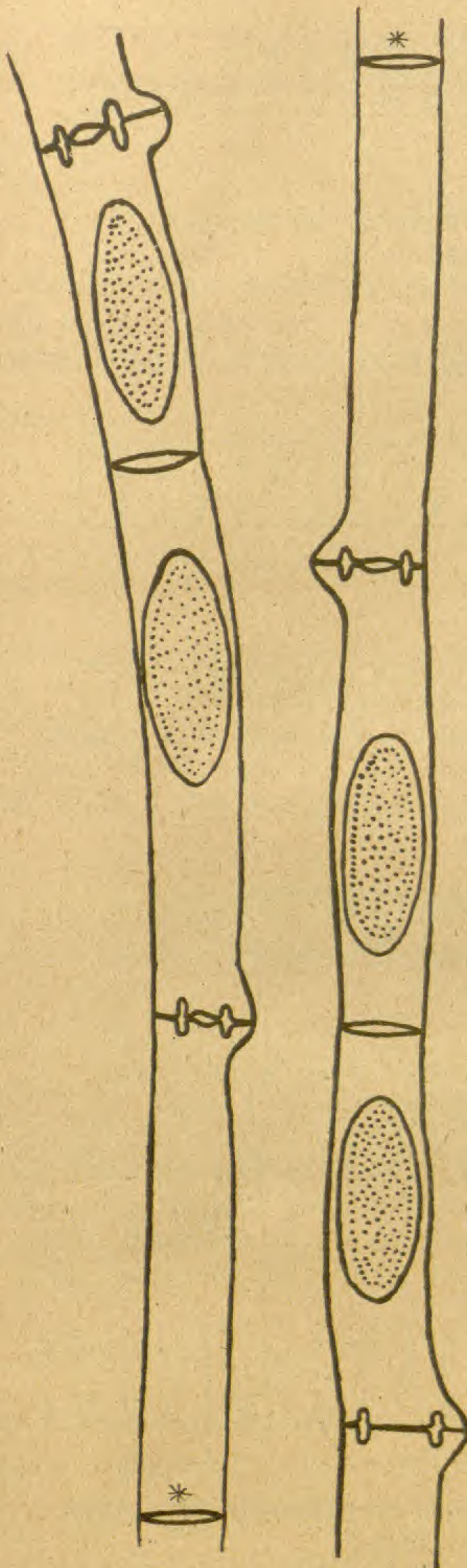
der Kern der Zygote sowohl die männlichen als auch die weiblichen Eigenschaften besitzt, und diese dann durch Teilung auf die andern später gebildeten Zellen überträgt. Unter normalen Bedingungen geht die Zellteilung durch regelmässige Zweiteilung der Zellen vor sich. Aus der Dicke bzw. der Faltung der Membranen, in welcher sich die zuerst angelegten von den späteren Querwänden deutlich unterscheiden, sind die Verwandtschaftsverhältnisse der Zellen untereinander leicht ersichtlich. Das soll Fig. 12, Seite 264 durch ein Schema eines vegetativen Fadens zum Ausdruck bringen. Soll nun geschlechtliche Fortpflanzung eintreten, so muss zu irgend einem Zeitpunkt über das geschlechtsphysiologische Verhalten jeder Zelle entschieden werden.

Findet die Kopulation statt, so sehen wir, dass in der Regel zwei männliche mit je zwei weiblichen Zellen abwechseln (Fig. 13). Untersuchen wir diese auf ihre Verwandtschaftsverhältnisse, so finden wir, dass immer die beiden gleichgeschlechtigen Zellen ein und derselben Mutterzelle entstammen, die Kopulation dagegen zwischen zwei Zellen stattfindet, die aus verschiedenen Teilungen hervorgegangen sind. Zeichnen wir dies in unser obiges Schema (Fig. 12) hinein, so erhalten wir eine Gliederung des Fadens, wie sie Fig. 14 zeigt. Über die geschlechtliche Funktion einer jeden Zelle muss demnach kurz vor der letzten Teilung entschieden worden sein. Die aus einer Mutterzelle entstehenden Schwesterzellen zeigen das gleiche geschlechtsphysiologische Verhalten.

Gewissen Beobachtungen (TRÖNDLE) zufolge scheint die Bestimmung über das geschlechtsphysiologische Verhalten jeder Zelle nicht simultan im ganzen Faden zu geschehen, sondern von bestimmten Punkten auszugehen, die in ihrer Entwicklung wahrscheinlich am weitesten vorgeschritten sind. Von diesen Stellen pflanzt sich die Bestimmung nach beiden Seiten hin in der Weise fort, dass immer abwechselnd eine Zelle männlichen, die nächste weiblichen Charakter erhält. Geschieht dies zugleich von mehreren Punkten eines Fadens aus, so können Komplikationen auftreten, durch welche die Regelmässigkeit, mit der nach der letzten Teilung immer zwei männliche und zwei weibliche Zellen miteinander abwechseln, unterbrochen wird. Nehmen wir z.B. an, dass in dem Schema Fig. 15 zwei Zellpaare - die Zellen a und a₁ und z und z₁ als weiblich - bestimmt werden. Wenn nun von ihnen aus seitlich fortschreitend die Bestimmung von je 2 Nachbarzellen in der Weise erfolgt, dass nacheinander immer je 2 Zellen verschiedenen geschlechtsphysiologischen Charakter erhalten, so werden an der Stelle x vier Zellen mit gleicher, und zwar männlicher Geschlechtsfunktion nebeneinander entstehen, von denen die beiden mittleren naturgemäss von der Kopulation ausgeschlossen sind.

Fig. 13. Eine seitlich kopulierende Spirogyra, deren Geschlechtsbestimmung normal erfolgt ist.

Ähnliche Uregelmässigkeiten können durch Verletzungen oder Knickstellen des Fadens zustandekommen. Befindet sich zwischen gesunden Zellen eines Fadens eine



abgestorbene, so wird diese naturgemäss der successiv verlaufenden Bestimmung des geschlechtsphysiologischen Verhaltens ein starkes Hindernis entgegenetzen und eine Übertragung überhaupt unmöglich machen.



Fig. 14. Schema einer seitlich kopulierenden Spirogyra, deren Geschlechtszellen regelmässig angeordnet sind.

Doch auch hierdurch ist die Reihe der von der Norm abweichenden Fälle noch nicht erschöpft. Wir nahmen an, dass nach der Bestimmung über das sexualphysiologische Verhalten jeder Zelle noch eine Zellteilung stattfindet, sodass immer

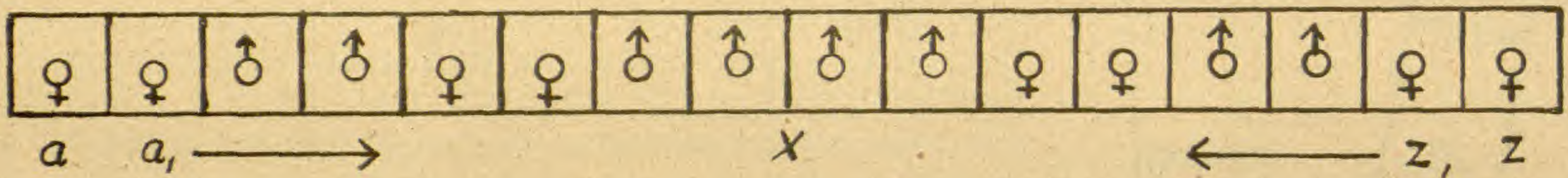


Fig. 15. Schema eines Fadens, bei dem die Bestimmung des geschlechtsphysiologischen Verhaltens von zwei Zellen ausgieng.

je zwei Schwesterzellen das gleiche Geschlecht besitzen. - Nun kann aus irgend einem Grunde die letzte Zellteilung unterbleiben, sodass nur je eine Zelle gleichen Geschlechts entsteht (Fig. 16), oder aber der Teilungsprozess setzt sich fort



Fig. 16. Ein Faden von Spirogyra Sréeiana, bei welcher die Zellteilung nach der Geschlechtsbestimmung unterblieben ist (schematisiert nach Tröndle).

und anstelle von 2 entstehen 4 (Fig. 17), 8, 16 Zellen, die alle das gleiche Geschlecht besitzen. Fälle, bei denen in einem Faden mehr als zwei Zellen gleichen Geschlechts aufeinander folgten, wurden mehrfach beobachtet (z.B. TRÖNDLE, CUNNINGHAM). Durch diese verschiedenen Abweichungen von der einfachen Teilung nach

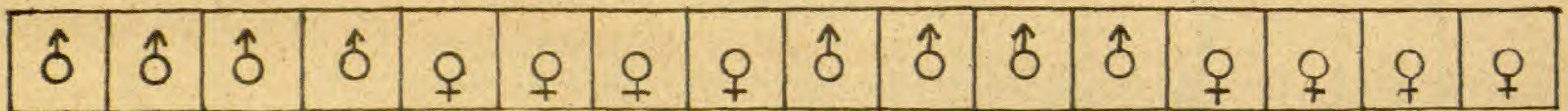


Fig. 17. Schema eines Fadens, bei dem nach der Geschlechtsbestimmung noch zweimal Zellteilungen stattgefunden haben.

der Bestimmung über das sexualphysiologische Verhalten jeder Zelle lassen sich alle übrigen theoretisch denkbaren Fälle verstehen, wenn es sich auch nicht feststellen lässt, welches die Ursache in jedem Einzelfall gewesen ist.

b. Die leiterförmige Kopulation.

Die zweite Kopulationsform der Spirogyren wird zumeist als leiterförmige bezeichnet. Zwei Fäden legen sich, wie im ersten Teil dieser Arbeit beschrieben wurde, mit ihren Längsseiten aneinander. Je zwei gegenüberliegende Zellen verbinden

sich durch einen Kopulationskanal, durch welchen der Zellinhalt der männlichen zu dem der weiblichen hinüberwandert. Diese Kanalverbindungen geben dann gleichsam wie die Sprossen einer Leiter den Fäden das leiterförmige Aussehen.

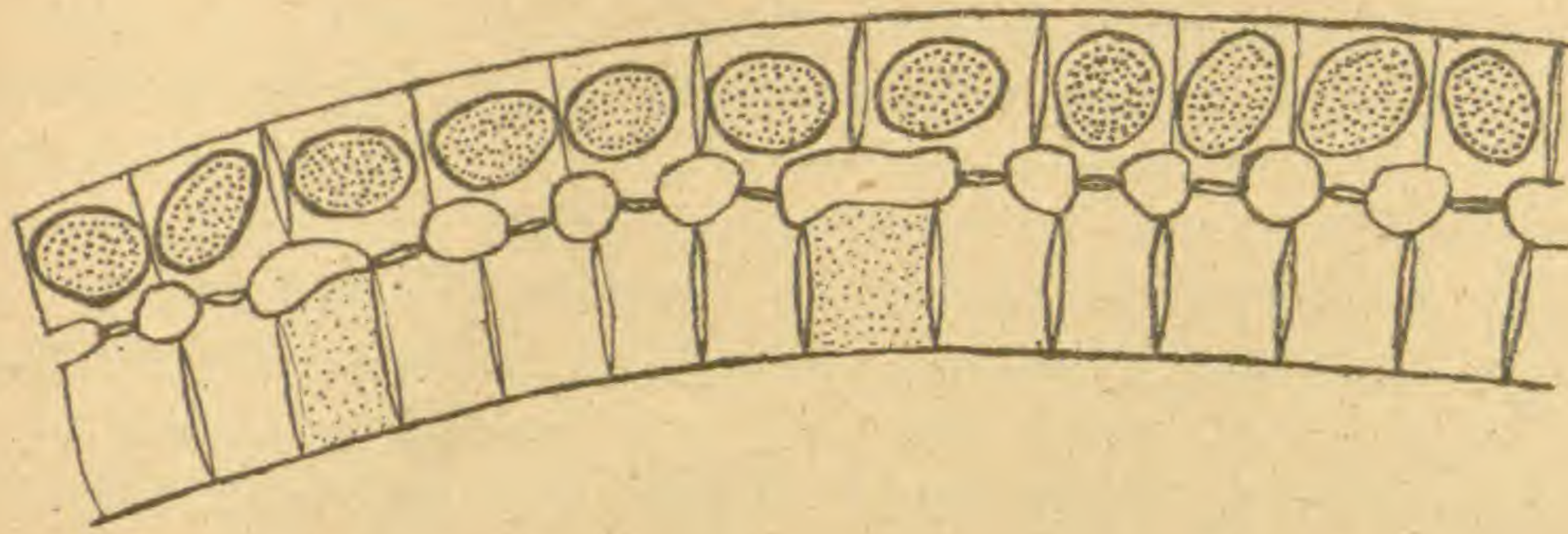


Fig. 18. Kopulation von zwei Fäden von *Spirogyra crassa*.

dieses Abschnittes, dass gerade gegen diese Anschauung sich verschiedene Autoren wenden. Weitere Klärung ist deshalb notwendig.

Um festzustellen, ob die Mycelien bestimmter Mucorineen geschlechtlich differenziert seien, züchtete sich BLAKESLEE aus zwei solchen Mycelien, die miteinander Zygoten gebildet hatten, Reinkulturen. Da morphologisch zunächst keine Unterschiede festzustellen waren, bezeichnete er willkürlich das eine als +Mycel, das andere als -Mycel. Die Abkömmlinge eines jeden Mycels bildeten unter sich keine Zygoten, wohl aber mit den Abkömmlingen des anderen Mycels. BLAKESLEE schloss daraus, dass die Mycelien geschlechtlich differenziert seien. Brachte er nun weitere Mycelien der gleichen Art, die nicht aus den gleichen Reinkulturen hervorgegangen waren, mit seinen + und - Mycelien zusammen, so war nach der Annahme einer geschlechtlichen Differenzierung zu fordern, dass diese andern Mycelien entweder mit den + oder mit den - Stämmen zur Zygotenbildung schreiten, nie aber mit beiden. Dies war auch der Fall. Dadurch hatte er einen exakten Beweis für die geschlechtliche Differenzierung der Mucorineen geliefert und sich gleichzeitig durch sein Ausgangsmaterial gewissermassen einen Probestein für die Prüfung des geschlechtsphysiologischen Verhaltens eines jeden Mycels dieser Art geschaffen.

An einem Beispiel mag dies kurz erläutert werden. Wir haben die Mycelien a, b, c und d. Wir stellen fest, dass a und b, c und d als auch c und b miteinander Zygoten bilden können. Liegt tatsächlich eine geschlechtliche Differenzierung vor, so muss es auch unbedingt zwischen a und d zum Geschlechtsakt kommen. Es besitzen also a und c das eine, b und d das andere Geschlecht. Sie können keine Zygoten miteinander bilden. - Diese Versuche lassen sich natürlich durch weitere Heranziehung von Mycelien beliebig ausdehnen.

Leider ist es, wenigstens einstweilen, nicht möglich, auf diese Weise den Beweis für die geschlechtliche Differenzierung der nur leiterförmig kolonierenden Spirogyren zu erbringen. Jedenfalls sind sämtliche Versuche, die in dieser Richtung unternommen wurden, gescheitert. Die Kultivierungs-Schwierigkeiten, die diesem Verfahren, das auf der Züchtung von Einzelfäden zu Watten beruhen müsste, sich entgegen setzen, sind ganz erhebliche. Für diese Versuche sind grosse Spirogyra-Arten (wie *Sp. crassa*) der leichteren Verfolgung des Geschlechtsaktes wegen besonders geeignet. Doch kann ich nur die Angaben zahlreicher Spirogyra-Forscher bestätigen, dass gerade diese Arten Kultivierungsbestrebungen ausserordentlichen Widerstand leisten. Auch Versuche mit Mischkulturen gelangen mir nicht.

Hier kommt uns nun die Natur gewissermassen zu Hilfe. Das was BLAKESLEE mit vieler Mühe durch seine Reinkulturen für die Mucorineen erreichte, können wir unter Umständen bei jeder Materialentnahme von am Standort kopulierenden Spirogyren vorfinden. Die leiterförmige Kopulation ist keineswegs auf zwei Fäden beschränkt. Fälle, in denen drei Fäden miteinander durch Kopulationskanäle verbunden sind, sind durchaus nicht selten. Theoretisch ist die Zahl der miteinander kopulierenden Fäden überhaupt nicht begrenzt, doch können wir feststellen, dass Fälle, in denen 5 oder 6 Fäden zugleich miteinander kopulieren, bereits sehr selten sind.

Fig. 18 gibt 2 Fäden (*Spirogyra crassa*) wieder, die in dieser Weise kopuliert haben. Wir sehen, dass bis auf zwei Zellen, die von der Kopulation ausgeschaltet wurden weil sie keinen Partner gefunden hatten, alle Zellen des einen Fadens leer, während sämtliche des andern mit Zygoten versehen sind. Diese Tatsache legt uns nahe, von männlichen und weiblichen Fäden zu sprechen. Wir sahen aber in dem geschichtlichen Teil

Analog den Versuchen mit den Mucorineen müssen wir, wenn tatsächlich geschlechtliche Differenzierung der Fäden vorliegt, fordern, dass alle Zellen ein und desselben Fadens bei der Kopulation mit verschiedenen anderen Fäden stets gleich geschlechtlich funktionieren. Wenn also sich ein Faden a einem Faden b gegenüber als weiblich erwiesen hat, so muss er sich auch den Fäden c und d gegenüber weiblich verhalten, falls es mit diesen zur Kopulation kommt. Tritt dies ein, so ist weiter zu fordern, dass andererseits b, c und d nicht miteinander kopulieren können. Sehen wir uns daraufhin solche Kopulationen zwischen mehreren Fäden an, so können

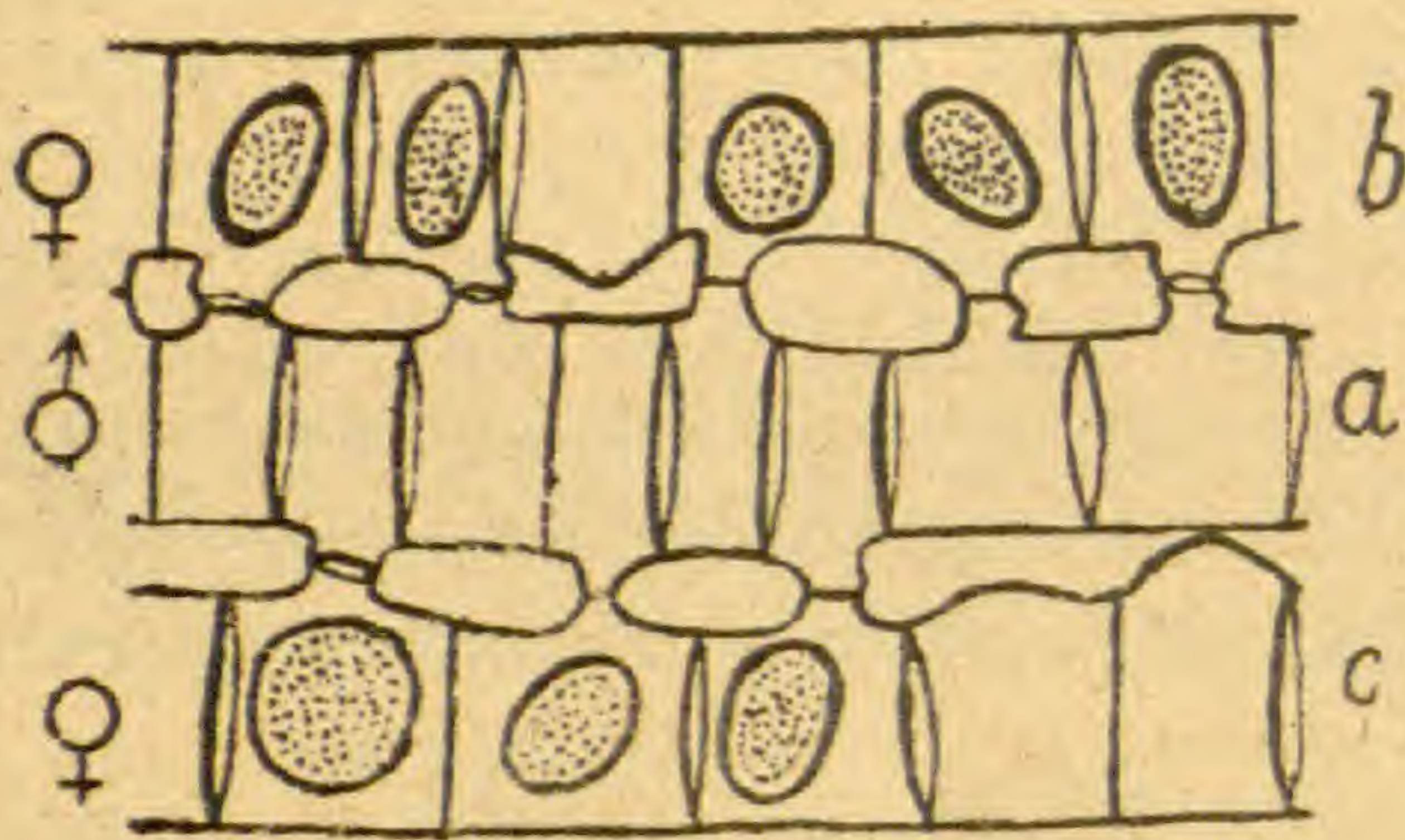


Fig. 19. Kopulation von 3 Fäden. a ist weiblich, b und c sind männlich.

wir tatsächlich feststellen, dass **s t e t s** diese Forderungen erfüllt werden. Figur 19 zeigt eine Kopulation, an welcher drei Fäden beteiligt sind. Acht Zellen des Fadens a haben so kopuliert, dass fünf ihren Inhalt nach dem Faden b und drei nach dem Faden c abgegeben haben, d.h. in allen Fällen männlich funktionierten. Das Fadenstück a ist also männlich, die Fäden b und c sind weiblich. Noch instruktiver ist die Kopulation in Figur 20. Sieben Fäden sind durch Kopulationskanäle miteinander verbunden. Der Faden a hat mit den Fäden b, c, d und e kopuliert und an allen Stellen, wo die Kopulation normal beendet werden konnte, Zygotten gebildet. er ist also weiblich. Das gleiche gilt für die Fäden f und g. - a, f und g konnten darum nicht miteinander kopulieren. Der Faden b hat ausser mit a auch noch mit f kopuliert und sich stets als männlich erwiesen. Gleiches Geschlecht besitzen die Fäden d und e, eine Kopulation zwischen ihnen fand nicht statt.

Diese gleiche geschlechtliche Reaktion sämtlicher Zellen eines Fadens zeigte sich bei allen von mir beobachteten Arten, die zu seitlicher Kopulation nicht befähigt waren. Ausnahmen waren nicht festzustellen. Somit komme ich zu dem Schluss, dass alle Arten, die nur leiterförmig kopulieren können, getrenntgeschlechtlich sind.

Obwohl ich keinen Fall von gekreuzter Conjugation für eine nur zu leiterförmiger Kopulation befähigte Spirogyra beobachtet habe, sei dennoch hierfür eine Erklärungsmöglichkeit erwähnt. Es ist von CHEMIELEWSKY (43) angegeben worden, dass von den anfänglich vorhandenen 4 Kernen ausnahmsweise nicht 3, sondern nur 2 zugrunde gehen, die beiden andern aber in dem Keimling erhalten bleiben. Man darf annehmen, dass von den 4 gebildeten Kernen zwei männlich und zwei weiblich sind. Es besteht also die Möglichkeit, dass sowohl ein männlicher, als auch ein weiblicher Kern erhalten bleibt. Dadurch würden Fäden entstehen, deren eine Hälfte männlich, deren andere weiblich funktionieren müsste. Wir hätten dann den Fall, in dem eine echte gekreuzte Conjugation möglich wäre, der aber trotzdem kein Gegenbeweis gegen die normalerweise vorhandene Getrenntgeschlechtlichkeit der betreffenden Art wäre.

c. Die Grössenverhältnisse der männlichen und weiblichen

Zellen von Spirogyra crassa.

Wie ich erwähnt habe, ist schon mehrfach die Frage aufgeworfen worden, ob zu dem verschiedenen physiologischen Verhalten der beiden kopulierenden Zellen, das uns zu der Unterscheidung von männlichen und weiblichen Zellen führte, auch noch morphologische Unterschiede hinzukommen. Wir sahen, dass diese Frage von Autoren wie OLTMANN'S, gestützt auf die Beobachtungen GRUBER'S, und von LOTSY in bejahendem Sinne beantwortet wurden. In gleicher Weise äussern sich WILLE, YORK, KARSTEN und TRÖNDLE. Letzterem unterläuft dabei ein kleiner Fehler, indem er davon spricht (3, p. 189), dass bei *Spirogyra neglecta* die weibliche Zelle nie kleiner als die männliche sei, wohl aber doppelt so gross werden kann. Gleichzeitig gibt er aber auf derselben Seite durch eine Abbildung 2 kopulierende Fäden wieder, bei de-

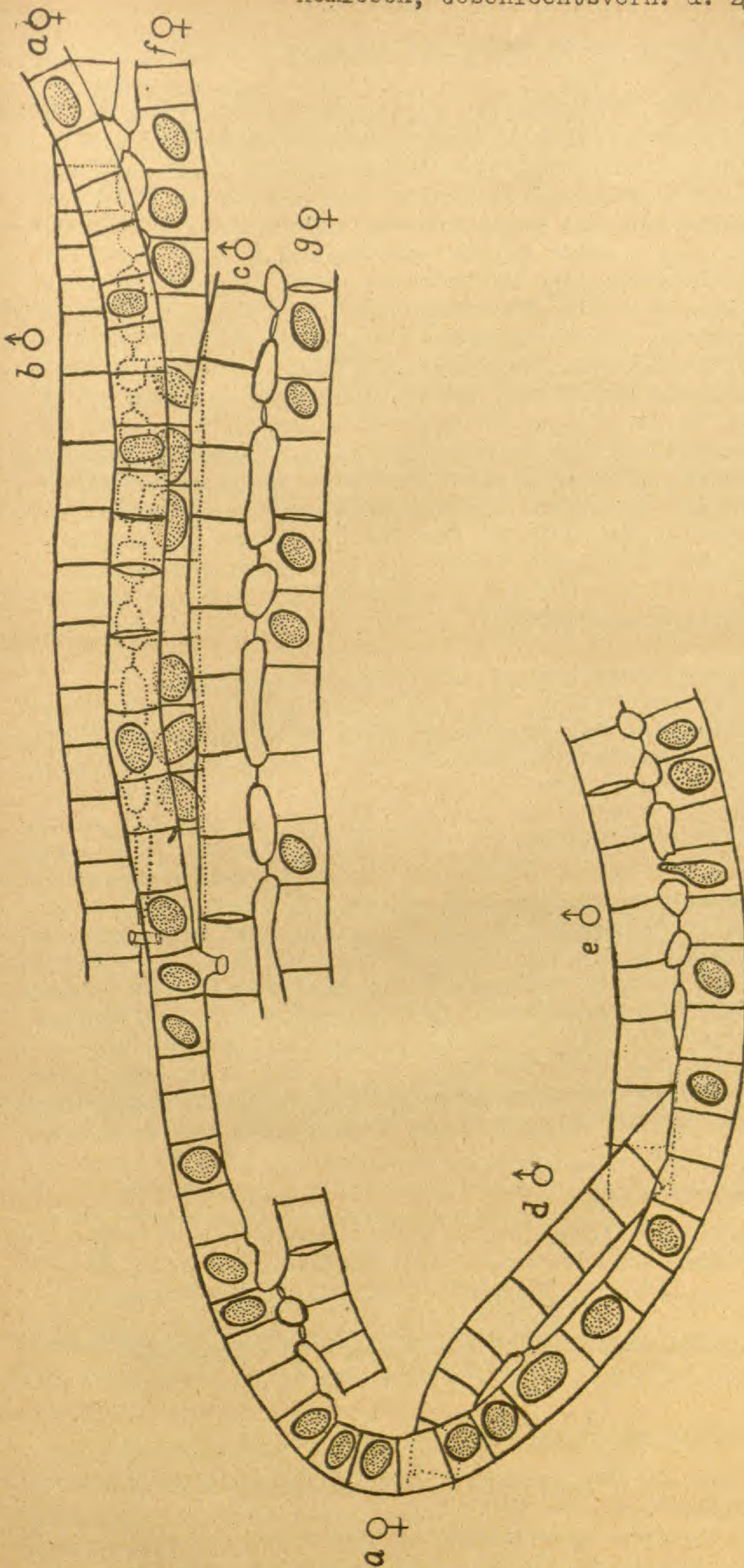


Fig. 20. Kopulation von 7 Fäden. a, f, g sind weiblich, b, c, d und e männlich.

nen die männlichen Zellen die weiblichen an Grösse übertreffen, wodurch weibliche Zellen von der Kopulation ausgeschlossen werden. Dieser Widerspruch kommt auch in der Zusammenfassung seiner Resultate (2 und 3) zum Ausdruck.

Um diese Beobachtungen auf eine exakte Grundlage zu stellen, unternahm ich eine Reihe von Auszählungen. Das Untersuchungsobjekt war wieder *Spirogyra crassa*. Bei oberflächlicher Betrachtung konnte man nicht genau entscheiden, ob die männlichen oder die weiblichen Zellen in ihrer Durchschnittsgrösse einander übertrafen, da sich sowohl Fadenpaare, bei denen mehr männliche als weibliche Zellen, wie auch umgekehrt (dies allerdings relativ selten) fanden. Diese Zählung wurde in der Weise vorgenommen, dass immer auf eine annähernd gleiche Strecke die Anzahl der Zellen jedes Fadens festgestellt wurde. So ergibt sich z.B. in der Figur 18 (p. 267) das Verhältnis 13 männliche zu 11 weiblichen Zellen in Fadenstücken von der gleichen Länge. Insgesamt wurden 91 Fadenpaare von gleicher Länge mit zusammen 18655 Zellen, von denen sich 10197 als männliche und 8458 als weibliche ergaben, ausgezählt.

In Prozenten erhalten wir 54,7% männlich zu 45,3% weiblich.

Aus folgender Berechnung ergibt sich, dass die Grenzen, welche für zufällige Schwankungen um den Mittelwert zulässig wären, bei weitem überschritten sind.

Der unter Voraussetzung des Zahlenverhältnisses 50 : 50% zulässige Fehler berechnet sich nach der Formel

$$f = \frac{+3 \sqrt{-p(100-p)}}{\sqrt{n}} \quad \text{worin}$$

n = die Summe der gezählten Zellen, $p = 50\%$ bedeutet. Es wäre also:

$$f = \pm \frac{3 \sqrt{50(100-50)}}{\sqrt{18655}} = + \frac{150}{\sqrt{18655}} = \pm 1,1 \text{ als zulässige Abweichung.}$$

Unsere Abweichung beträgt $\pm 4,7$, übertrifft also die zulässige um $\pm 3,6$. - Wir können also feststellen, dass bei *Spirogyra crassa* die männliche Zelle im Durchschnitt etwas kleiner ist als die weibliche, dass also die abgebenden Fäden im Durchschnitt mehr Zellen enthalten als die aufnehmenden, wodurch bei der Kopulation zweier Fäden eine Reihe von männlichen Zellen vom Sexualakt ausgeschaltet bleiben. Diese Tatsache wird noch durch eine Beobachtung gestützt, die bereits von BENNETT, MURRAY und WEST gemacht wurde. Wir haben oben davon gesprochen, dass häufig Kopulationen zustande kommen, bei denen mehr als zwei Fäden beteiligt sind. Die eben genannten Autoren konnten feststellen, dass der Fall, in dem ein männlicher Faden mit mehreren weiblichen kopuliert, weitaus häufiger ist als der umgekehrte. Hiermit stimmen meine Beobachtungen weitgehend überein. Unter reichlichem Material von *Spirogyra crassa* fand ich zahlreiche Fälle, in denen mehr als zwei Fäden miteinander kopulierten. Aber fast stets überwog in jedem einzelnen Fall die Zahl der weiblichen Fäden. Ausnahmen hiervon kamen nur ganz selten vor. Es kann also keinem Zweifel unterliegen, dass zu dem verschiedenen physiologischen Verhalten der männlichen und weiblichen Fäden von *Spirogyra crassa* auch noch ein wenn auch geringer morphologischer Unterschied in der durchschnittlichen Zellgrösse hinzutritt.

d. Kombination von seitlicher und leiterförmiger Kopulation.

Mit den beiden Grundtypen der Kopulation, der einfachen und der leiterförmigen, sind die Kopulationsmöglichkeiten der Spirogyren aber noch nicht erschöpft.

Es gelang BLAKESLEE nicht nur, Kreuzungen zwischen getrenntgeschlechtigen, sondern auch zwischen getrenntgeschlechtigen und gemischtgeschlechtigen Mucorineen herzustellen. Die männlichen Zellen einer zwitterigen Art bilden mit einem weiblichen Mycel Zygoten und umgekehrt die weiblichen mit einem männlichen Mycel.

Ob in gleicher Weise bei den Spirogyren Kreuzungen zwischen gemischtgeschlechtigen und getrenntgeschlechtigen Arten möglich ist, weiss ich nicht. Wohl aber haben bei gewissen gemischtgeschlechtigen Arten (ob bei allen bleibt zu untersuchen) die Fäden auch die Fähigkeit, sich untereinander zu verbinden. Ihre Zellen vermögen nicht nur mit Zellen des anderen Geschlechts im gleichen Faden, sondern auch mit solchen von anderen Fäden zu kopulieren. Denn geschlechtlich differenziert sind ja bei diesen Arten nur die Zellen in ihrem geschlechtsphysiologischen Verhalten, nicht aber die Fäden als solche. Die Kopulation geht in diesen Fäden in der Weise vor sich, wie wir es für die leiterförmige Kopulation kennengelernt haben. Je zwei gegenüberliegende Zellen verschiedenen Geschlechts treten durch

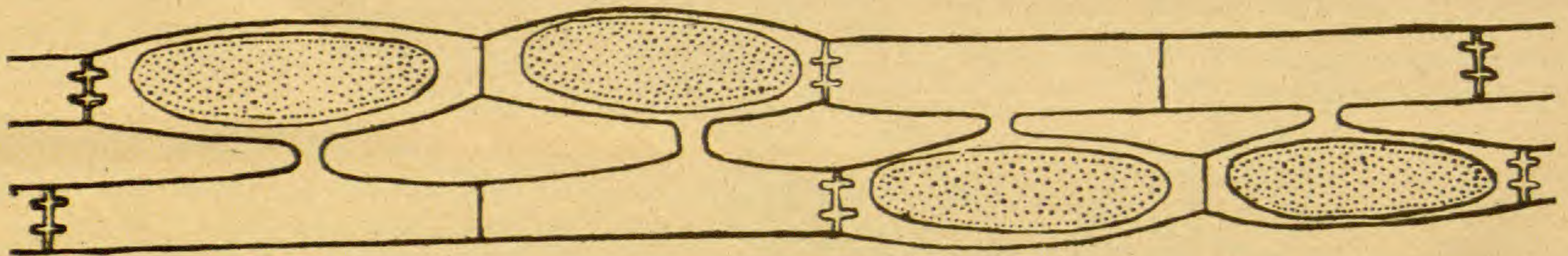


Fig. 21. Normale Kombination von seitlicher und leiterförmiger Kopulation.

einen Kopulationskanal miteinander in Verbindung. Haben in beiden Fällen die Bestimmung über das geschlechtsphysiologische Verhalten und die Zellteilung normal stattgefunden, so werden je zwei Zygoten abwechselnd in dem einen und dem andern Faden gebildet, Figur 21. - Man vergleiche TRÖNDLE (3) Seite 192, Fig. 8. -

Ebenso wie bei den nur leiterförmig kopulierenden Arten braucht auch hier die Zahl der an der Kopulation beteiligten Fäden nicht auf 2 beschränkt zu sein. So bringt ERNST (20, Seite 172, fig. 50 b) nach ANDREWS eine Abbildung, bei welcher

drei Fäden so miteinander verbunden sind, dass von jedem Faden je eine Zelle männlich, und je eine weiblich funktionierte.

Wenn die normal seitlich kopulierenden Fäden auch zu leiterförmiger Kopulation mit anderen Fäden befähigt sind, steht der Annahme nichts im Wege, dass leiterförmige Kopulation auch zwischen den Zellen ein und desselben Fadens vor sich gehen kann, wenn seine Enden so gebogen sind, dass sie einander berühren. Einen

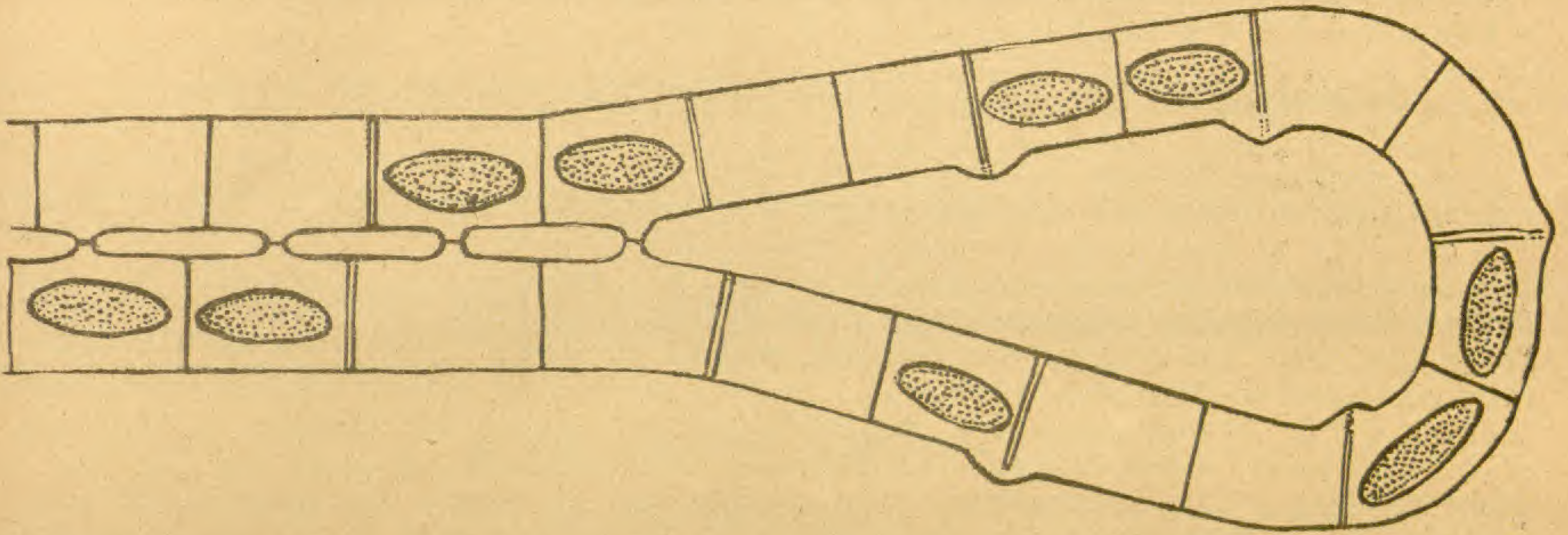


Fig. 22. Schema eines Fadens, dessen Enden mit einander kopulieren.

solchen Fall habe ich zwar nicht beobachtet, bringe ihn aber als Schema in Fig. 22 zur Darstellung.

Es können nun in diesen Fällen, in denen seitliche und leiterförmige Kopulation miteinander verbunden sind, die oben besprochenen Abweichungen von der normalen Bestimmung über das geschlechtsphysiologische Verhalten und der folgenden

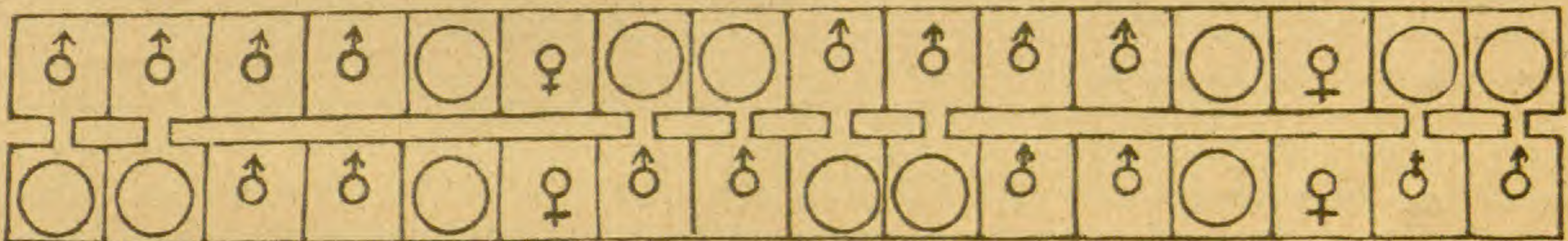


Fig. 23. Schema von zwei kopulierenden Fäden, von denen in dem einen nach der Geschlechtsbestimmung noch je zwei Zellteilungen stattgefunden haben.

Zellteilung eintreten. Die Zahl der möglichen Kombinationen wird noch dadurch erheblich vergrößert, dass diese Abweichungen sowohl in einem als in beiden Fäden eintreten können. Figur 23 bringt ein Schema, in dem im Faden a die Geschlechtsbestimmung normal stattgefunden hat, während im Faden b jede Zelle sich nach der ersten Teilung abermals geteilt hat, sodass immer 4 Zellen nebeneinander das gleiche Geschlecht besitzen. Durch diese Ungleichheit in der Anordnung der Geschlechts-

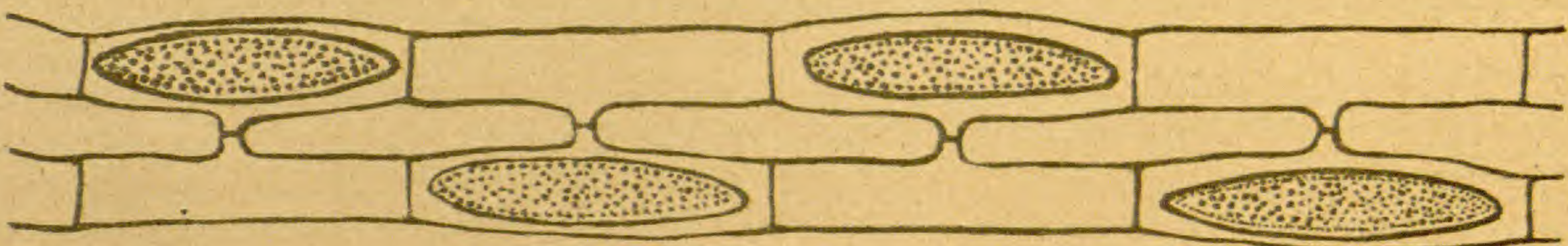


Fig. 24. Schema von zwei kopulierenden Fäden. In beiden Fäden ist nach der Geschlechtsbestimmung die Zellteilung unterblieben.

zellen sind beiderseitig eine Reihe von Zellen von der Kopulation ausgeschaltet. Ein weiteres Beispiel ist gleichfalls schematisch in Fig. 24 gegeben. Hier ist in beiden Fäden die Zellteilung nach der Geschlechtsbestimmung ausgefallen, sodass bei beiden auf eine männliche gleich eine weibliche Zelle folgt.

Diese Beispiele zeigen, dass unsere gemachten Voraussetzungen genügen, um stets ohne Schwierigkeiten die Beziehungen zum Normalfall der seitlichen Kopulation herzustellen. Immer handelt es sich hier um Formen, die ihrer Natur nach gemischtgeschlechtlich sind.

d. Prüfung der von der gegebenen Darstellung abweichenden Angaben.

Als Resultat unserer Untersuchungen über die vorkommenden Kopulationsformen der Spirogyren haben wir die Anschauung gewonnen, dass sämtliche *Spirogyra*-Arten die seitlich zu kopulieren vermögen, gemischtgeschlechtlich und die nur leiterförmig kopulierenden getrenntgeschlechtlich sind. Wir sahen weiter, dass alle von uns beobachteten Kopulationsformen auf diese beiden Grundtypen zurückzuführen sind. Indem wir jetzt die Angabe von Autoren, welche in ihren Formulierungen von der hier geäußerten Anschauung abweichen, prüfen, wird sich zeigen müssen, ob tatsächlich alle bisher gemachten Beobachtungen mit unsern Darlegungen in Einklang zu bringen sind. - Wir können ohne Bedenken davon absehen, genauer auf die Ansicht HASSALL's (13) einzugehen, nach welcher bei *Spirogyra* überhaupt keine geschlechtliche Differenzierung vorliegen soll. Schon ein ganz oberflächliches Studium der Fortpflanzungsverhältnisse zwingt uns, eine geschlechtliche Differenzierung der Zellen anzuerkennen. Ausser HASSALL bezweifelt niemand, dass die seitlich kopulierenden Spirogyren gemischtgeschlechtlich sind. Liegen von unserer Darstellung abweichende Ansichten vor, so beziehen sie sich auf die nur zu leiterförmiger Kopulation befähigten Arten.

Vor allem von den im geschichtlichen Teil genannten älteren Autoren wird die Getrenntgeschlechtlichkeit dieser Formen bezweifelt. Sie begründen dies damit, dass die gleichen Fäden häufig sowohl männlich als auch weiblich funktionieren. Zum Verständnis dieser Angaben ist wesentlich, dass den betreffenden Autoren zumeist die seitliche Kopulation überhaupt nicht bekannt war. Jedenfalls bezeichnet HASSALL sich als den Entdecker der seitlichen Kopulation, während VAUCHER, MEYEN und v. MOHL sie gar nicht erwähnen. Daher können wir mit grosser Wahrscheinlichkeit annehmen, dass die Fälle, von denen diese Forscher ausgehen, normale Kombinationen von seitlicher und leiterförmiger Kopulation darstellen. Hiermit wollen wir nur die Deutung, keineswegs aber die Richtigkeit ihrer Beobachtungen selbst bestreiten. Vielmehr stimmt z.B. die Beobachtung MEYEN's, dass Glieder ein und desselben Fadens miteinander leiterförmig kopulierten, wenn die Enden desselben so gebogen waren, dass sie dicht nebeneinander lagen, durchaus mit unserer Darstellung (Fig. 22) überein. Das gleiche gilt für die Fälle, in denen MEYEN Zygoten in beiden Fäden sah und für ähnliche Angaben von VAUCHER und MOHL. - Es kommt nicht darauf an, dass irgend ein *Spirogyra*-Faden mit sich selbst kopulieren kann oder dass zwei Fäden so miteinander kopulieren, dass sich hienach in beiden Fäden Zygoten befinden, sondern für uns ist wesentlich, ob diese Fälle für solche Arten beobachtet wurden, bei denen uns nur leiterförmige Kopulation bekannt ist. -

Auch in den erwähnten Abbildungen HASSALL's vermag ich keinerlei Beweis gegen die Getrenntgeschlechtlichkeit der nur leiterförmig kopulierenden Fäden zu erblicken. Die fraglichen Abbildungen werden wie viele andere nicht von HASSALL, sondern (nach CUNNINGHAM) von Autoren stammen, die gleichfalls die seitliche Kopulation nicht kannten. Sie zeigen Formen, wie sie bei der Kombination von seitlicher und leiterförmiger Kopulation durchaus nicht selten sind. - BESSEY (27) und WEST (44) sprechen davon, dass ganz vereinzelt unter tausenden von normal leiterförmig kopulierenden Fäden Zellen auftreten, die geschlechtlich anders als die gesamten Zellen des gleichen Fadens funktioniert hatten. Wie wir schon oben bei der Begriffsbestimmung andeuteten, ist mit solchen Fällen stets zu rechnen.

Die Versuche von CORRENS (45) haben für die Angiospermen experimentell bewiesen, dass jedes Geschlecht des einen und somit auch seine sämtlichen Keimzellen

die Anlagen des entgegengesetzten Geschlechts enthalten. Es seien nur die bekannten spontanen Geschlechtsänderungen im Sporophyten von *Salix*-Arten und der Einfluss gewisser Parasiten (*Ustilago* auf *Melandryum album*) erwähnt. Das gleiche wurde für den Gametophyten einzelner getrenntgeschlechtiger Kryptogamen beobachtet, so von ERNST (46) für *Dumortiera*, von LEITGEB (47), TOWNSEND (48), TAYLOR (49) u. a. für *Preiszia*.

Wollen wir die Verhältnisse von *Spirogyra* aufgrund unserer heutigen Kenntnis zu erklären versuchen, so müssen wir auch hier annehmen, dass bei den getrenntgeschlechtigen Arten jeweilig das andere Geschlecht wohl unterdrückt wurde, in seinen Anlagen aber vorhanden ist. Sollte man also unter einigen Tausend kopulierenden Spirogyren einige Zellpaare finden, welche geschlechtlich anders als ihre Nachbarzellen reagiert haben, so wird man diese mit Recht als die Regel bestätigende Ausnahme bezeichnen können. - OVERTON (18) und KLEBS (19), welche die Gemischtgeschlechtigkeit sämtlicher Spirogyren betonen, gehen, wie erwähnt, von Arten aus, die sowohl seitlich als auch leiterförmig zu kopulieren vermögen. Da keine genauen Beschreibungen oder Abbildungen vorliegen, ist leider eine Auseinandersetzung mit ihren Ansichten nicht möglich.

e. Die Arbeit von Cunningham.

1. Inhaltsangabe.

Neuerdings ist die Geschlechtsfrage der Spirogyren wieder von CUNNINGHAM (9) aufgegriffen worden. Dieser fand eine Art, bei welcher die Zygoten häufig auf beide Fäden verteilt waren, doch so, dass gewöhnlich mehr als zwei in jedem Faden nebeneinander lagen. Dabei scheint diese Kopulationsform bei der betreffenden Art nicht selten zu sein. Hat doch CUNNINGHAM in einer Probe (durch Überschwemmungen wurde weitere Sammlung in demselben Jahre verhindert) mehr als 70 Einzelfälle dieser Kopulationsart vorgefunden. Die Ergebnisse wurden im folgenden Jahre durch neue Funde bestätigt. Wesentlich zur Erklärung dieses Falles sind die Angaben, die CUNNINGHAM zur Beschreibung seiner Art macht. Sämtliche Vermehrungsweisen, die uns bei Spirogyren überhaupt bekannt sind, sollen sich bei dieser Art finden. - Aplanosporen kamen, wenn auch selten, vor; ihre Feststellung war schwierig. Die normalen Zygoten werden auf dreierlei Weise gebildet:

- A. Durch typische leiterförmige Kopulation. - Die Gameten wandern in einer Richtung, sodass ein Faden alle Zygoten enthält. Dies wurde für 20 - 25 Paare verfolgt.
B. Durch seitliche Kopulation. - Der Zellinhalt wandert in die Nachbarzelle

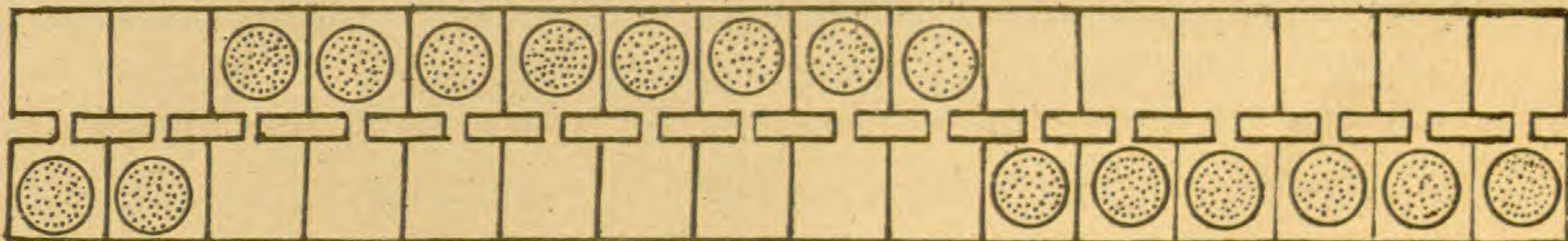


Fig. 25. Schema der Zygotenverteilung nach einer Kopulation von *Spirogyra inflata* (nach Cunningham).

b, die anschwillt. Es wechseln in der Regel zwei männliche und zwei weibliche Zellen miteinander ab. Häufig ist diese Kopulationsform von knieförmigen Biegungen begleitet.

C. Durch cross-conjugation. - Es werden in jedem der beiden Fäden vollkommen normale Zygoten gebildet, wobei eine durchgehende Regelmässigkeit in der Anordnung der Geschlechtszellen nicht festzustellen ist. In einem Falle konnte dies für 16 Paare konjugierender Zellen verfolgt werden; es fanden sich von den 16 gebildeten Zygoten 8 in jedem Faden, deren Anordnung schematisch dargestellt Figur 25 wiedergibt. Doch ist dieses Fadenpaar das einzige, bei dem eine einigermaßen beträchtliche Zygotenzahl festgestellt werden konnte und bei dem in beiden Fällen die gleiche Anzahl vorhanden ist. - Die weiteren Abbildungen CUNNINGHAM's, die aus techni-

schen Gründen ebenfalls fast alle schematisch gehalten sind, lassen selbst diese geringe Regelmässigkeit in der Verteilung der Zygoten vermissen. Vielmehr finden wir die Zygoten, man möchte sagen, willkürlich auf beide Fäden verteilt. Die Einordnung in ein gesetzmässiges Schema wird überhaupt schliesslich unmöglich gemacht indem zahlreiche Zellen nicht kopuliert haben, sodass ihr Geschlecht nicht erichtlich ist.

CUNNINGHAM fügt noch hinzu, dass die letzte Kopulationsart häufig mit seitlicher Kopulation zusammen vorkommt. Nach genauer Bestimmung glaubt CUNNINGHAM auf *Spirogyra inflata* schliessen zu müssen, von welcher eine Abweichung nur durch das Vorhandensein der cross-conjugation gegeben ist. Er hält diesen Unterschied für so bedeutend, dass er seine *Spirogyra* als eigene Art aufgeführt wissen möchte, doch will er die endgiltige Entscheidung weiteren Forschungen vorbehalten.

CUNNINGHAM versucht, sich seinen Fund etwa folgendermassen zu erklären: Augenscheinlich sind ursprünglich in der Zygote einer nur leiterförmig kopulierenden *Spirogyra* Kerne beiderlei Geschlechts vorhanden. Im Verlauf der Reduktion soll das eine Geschlecht ausgestossen werden, sodass sich ein eingeschlechtiger Faden ergibt. Da nun aber nach seiner Ansicht mit der Reduktionsteilung zugleich die Entscheidung über das geschlechtsphysiologische Verhalten jeder einzelnen Zelle erfolgt, muss bei den Arten mit seitlicher Kopulation die Reduktion viel später stattfinden. Er nimmt an, dass dies vor der letzten Zellteilung geschieht. Hiervon ausgehend sucht CUNNINGHAM eine Ableitung der von ihm gefundenen ungewöhnlichen Kopulation von der normalen seitlichen zu geben, indem er sich den Zellteilungsprozess nach der Geschlechtsbestimmung in der Weise vervielfacht denkt, wie wir ihn oben bei der Beschreibung der Abweichungen vom Normaltyp bei dem zwei männliche und je zwei weibliche Zellen miteinander abwechseln, dargestellt haben.

Nach dieser Erklärung seines Fundes kommt CUNNINGHAM zu folgenden Schlüssen: I. Gemischtgeschlechtigkeit kommt bei gewissen *Spirogyra*-Arten vor, aber nicht notwendig bei allen. II. Die Reduktion kann in der Zygote stattfinden; in diesem Falle entsteht ein eingeschlechtiger Faden. Oder die Reduktion findet kurz vor der Fortpflanzung statt; in diesem Falle geht keiner der 4 Kerne ein. Es werden Fäden von gemischtgeschlechtiger Natur hervorgebracht, die entweder über die Wand oder leiterförmig oder durch cross-conjugation kopulieren. III. Nach der Reduktionsteilung kann Zellteilung stattfinden, wobei in einzelnen Fällen drei Teilungen eintreten. Dies ist ein wesentlicher Unterschied zwischen seitlicher und cross-conjugation, weil bei letzterer die Zellteilung nach der vollendeten Reduktion fortgesetzt werden kann, während dies bei ersterer anscheinend nicht geschieht. IV. Der *Spirogyra*-Faden ist bei diesen Arten und den-en, die nur seitlich kopulieren, dem Sporophyten höherer Pflanzen homolog.

2. Kritik der Arbeit von Cunningham.

Wenn auch die von CUNNINGHAM beschriebene Art auffallende Abweichungen von dem Normaltyp der seitlichen Kopulation aufweist, so ist doch in diesem Fund kein wesentlicher Beitrag zur Klärung der sexuellen Verhältnisse der Spirogyren gegeben. Dass viele *Spirogyra*-Arten gemischtgeschlechtig sind, wissen wir. Der von CUNNINGHAM geschilderte Fall ist keine echte gekreuzte Kopulation, sondern eine solche, die aus der Verbindung von seitlicher und leiterförmiger Kopulation ableitbar ist. Es hätte der Auffindung der vermeintlichen gekreuzten Kopulation (cross-conjugation) gar nicht bedurft, um den Beweis für die Gemischtgeschlechtigkeit dieser Spezies zu erbringen. Sobald man bei einer Art seitliche Kopulation festgestellt hat, ist eben auch ihre Gemischtgeschlechtigkeit erwiesen. Wichtiger scheint mir zu sein ob überhaupt die betreffende Art zu ausschliesslicher leiterförmiger Kopulation, bei der also die Zellinhalte alle in einer Richtung wandern, befähigt ist. Ein solcher Fall, wo dieses neben seitlicher Kopulation vorkommt, wurde von mir nie beobachtet. Da CUNNINGHAM an einer Stelle sagt, dass sich lange Fadenpaare aus dem verwickelten Material nicht hätten herauspraeparieren lassen, kann ich aber dieser Angabe einstweilen kein volles Vertrauen schenken.

Völlig unbegründet ist aber die Annahme von CUNNINGHAM, dass bei den zwittrigen Spirogyren die Reduktionsteilung an einer anderen Stelle des Entwicklungs-

ganges als bei den getrenntgeschlechtigen Arten vor sich gehen soll. Man denke nur an Verhältnisse, wie z.B. bei gemischtgeschlechtigen Moosen, so etwa *Funaria hygrometrica*, vorliegen. Die Geschlechtsorgane dieser Pflanze, nämlich die Antheridien und Archegonien, entstehen auf demselben Individuum, aber an verschiedenen Stellen. Die Entscheidung, dass die betreffende Pflanze gemischtgeschlechtig ist, wurde zugleich mit der Reduktionsteilung gefällt. Die Bestimmung über das geschlechtsphysiologische Verhalten eines jeden Organs, ob nämlich ein Stämmchen Antheridien oder Archegonien tragen wird, ist ein Akt, der völlig unabhängig von dieser Reduktionsteilung erfolgt. Man wird nicht auf den Gedanken kommen, dass bei solchen gemischtgeschlechtigen Moosen die Reduktionsteilung an einer anderen Stelle des Entwicklungsganges vor sich geht, als wie bei den getrenntgeschlechtigen Moosen wie *Marchantia polymorpha* oder *Bryum argenteum* der Fall ist.

Bei allen Spirogyren, sowohl den gemischt- als auch den getrenntgeschlechtigen Arten, stellt der Faden den Gametophyten dar. Beide Formen unterscheiden sich dadurch, dass bei den gemischtgeschlechtigen Arten in der Regel vor der letzten Teilung eine Bestimmung der einzelnen Zellen bezüglich ihres geschlechtsphysiologischen Verhaltens eintritt, während schon die erste vegetative Zelle der getrenntgeschlechtigen Arten denselben geschlechtlichen Charakter besitzt, den sie später durch ihr physiologisches Verhalten zum Ausdruck bringt. - Die Annahme CUNNINGHAM's, dass die von ihm aufgefundene, von der Norm in der Lagerung der Geschlechtszellen zueinander abweichende Kopulation durch Fortsetzung des nach der Geschlechtsbestimmung bei der seitlichen Kopulation sonst nur einmal stattfindenden Zellteilungsprozesses zu erklären sei, stimmt mit meiner Deutung überein. Nur ist, wie gesagt, gerade aus diesem Grunde in seinem Funde kein Gegenbeweis gegen die Auffassung von der Getrenntgeschlechtigkeit der nur zu leiterförmiger Kopulation befähigten Spirogyren zu erblicken.

f. Übersicht der für die Spirogyren möglichen Kopulationsformen und deren Geschlechterverteilung.

Nachdem sich aus der Prüfung der uns vorliegenden Angaben über die Geschlechtsverhältnisse der Spirogyren keine stichhaltigen Gründe gegen unsere Darstellung ergeben haben, sei im folgenden eine Übersicht von allen bislang beobachteten und theoretisch möglichen Kopulationsformen der Spirogyren zusammengestellt. Wir können unterscheiden:

A. Die einfache seitliche Kopulation. - Beide Geschlechtszellen werden in demselben Faden gebildet. Der Zellinhalt der männlichen Zelle wandert durch eine Ausbuchtung der Seitenmembran zu dem Zellinhalt der weiblichen Zelle hinüber. **S ä m t l i c h e A r t e n s i n d g e m i s c h t g e s c h l e c h t i g .**

a. **Der Normaltypus** (Fig. 13). - Nach der phänotypischen Geschlechtsbestimmung hat nur eine Zellteilung stattgefunden. Je zwei Zellen des gleichen Geschlechts wechseln miteinander ab.

b. **Abweichungen vom Normaltyp.** - I. Durch von zwei Punkten ausgehende Geschlechtsbestimmung stoßen an einer Stelle vier Zellen gleichen Geschlechts aufeinander. Die mittleren sind vom Geschlechtsakt über die Wand ausgeschlossen (Fig. 15).

II. Die Zellteilung nach der Geschlechtsbestimmung ist unterblieben. Auf nur eine Zelle des einen folgt eine Zelle des andern Geschlechts (Fig. 16).

III. Nach der Geschlechtsbestimmung haben an Stelle der einen Zellteilung zwei oder mehr Teilungen stattgefunden. Es sind drei bis zahlreiche Zellen des gleichen Geschlechts einander benachbart. Die mittleren sind vom Geschlechtsakt über die Wand ausgeschaltet (Fig. 17).

B. Die einfache leiterförmige Kopulation. - Der eine Faden enthält nur männliche, der andere nur weibliche Geschlechtszellen, sodass an jeder Kopulation mindestens zwei Fäden beteiligt sind. Nach gegenseitiger Berührung wird ein Kopulationskanal ausgebildet, durch den der Zellinhalt der männlichen zu dem der weiblichen Zelle hinüberwandert. **D i e s o k o p u l i e r e n d e n A r t e n s i n d g e t r e n n t g e s c h l e c h t i g .**

a. Es kopulieren zwei Fäden miteinander (Fig. 18).

b.. An der Kopulation nehmen drei oder mehr Fäden teil (Fig. 19, 20).

C. Die Kombination von seitlicher und leiterförmiger Kopulation. - Jeder Faden enthält beide Geschlechtszellen, die durch einen Kopulationskanal miteinander in Verbindung treten. S ä m t l i c h e A r t e n s i n d g e m i s c h t g e - s c h l e c h t i g .

a. Die Geschlechtsbestimmung und die darauf folgende Zellteilung haben normal stattgefunden. - I. Es kopulieren die Enden desselben Fadens (Fig. 22). - II. Es kopulieren die Zellen von zwei oder mehr Fäden (Fig. 21). -

b. Es können die unter A. b. I - III genannten Abweichungen eintreten: I. in einem Faden. - II. In beiden Fäden (Fig. 23, 24, 25).

ZUSAMMENFASSUNG.

I. a. Ebenso wie bei der Zygotenbildung der Mucorineen ist Vorbedingung jeder leiterförmigen Kopulation bei den Zygnemales, dass zwei Fäden sich an den Stellen, an welchen später die Verbindung der Geschlechtszellen vor sich geht, berühren. Erst durch diese Berührung wird an der Berührungsstelle die Bildung der Kopulationsfortsätze veranlasst. Durch das Wachstum dieser Fortsätze wird eine Entfernung der beiden Fäden voneinander bewirkt, sodass sie im Endstadium der Kopulation um die Länge der Kopulationskanäle voneinander entfernt sind.

b. Die Anschauung von OVERTON und HABERLANDT, nach welcher zwei Fäden sich aus der Entfernung so beeinflussen, dass sie aufeinandertreffende Kopulationsfortsätze bilden, beruht anscheinend auf falscher Deutung von ihnen beobachteter älterer Kopulationsstadien. Die Abbildungen HABERLANDT's lassen sich zwanglos auf Grund der in dieser Arbeit gegebenen Darstellung verstehen.

II. a. Sämtliche bislang beobachtete Kopulationsformen der Spirogyren lassen sich auf zwei Grundtypen: die seitliche und die leiterförmige Kopulation zurückführen. Entgegengesetzte Angaben sind durch falsche Deutung richtiger Beobachtungen entstanden. Kombinationen von seitlicher und leiterförmiger Kopulation kommen vor.

b. Bei *Spirogyra crassa* sind die männlichen Zellen im Durchschnitt etwas kleiner als die weiblichen. Von 18655 Zellen kamen auf die gleiche Fadenlänge 10197 männliche und 8458 weibliche (54,7% : 54,3%).

c. Alle Arten, die über die Querwand kopulieren können und alle Arten, bei denen eine Kombination von seitlicher und leiterförmiger Kopulation vorkommt, sind gemischtgeschlechtlich, dagegen die nur zu leiterförmiger Kopulation befähigten Spirogyren getrenntgeschlechtlich.

d. Die Annahme CUNNINGHAM's, dass bei den gemischtgeschlechtigen Spirogyren die Reduktionsteilung an einer anderen Stelle des Entwicklungsganges vor sich gehen soll, als bei den getrenntgeschlechtigen Arten, ist unwahrscheinlich und unnötig. Die Bestimmung der genotypischen Grundlage der geschlechtlichen Eigenschaften ist scharf von der Bestimmung über das geschlechtsphysiologische Verhalten jeder einzelnen Zelle zu scheiden.

Literatur-Verweise und Anmerkungen.

- (1) DE BARY, Untersuchungen über die Familie der Conjugaten. Leipzig 1858. - (2) OLTMANN'S, Morphologie und Biologie der Algen. Jena, I. 1904, II. 1905. - (3) TRÖNDLE, Über die Kopulation und Keimung von *Spirogyra*, in Bot. Ztg. LXV (1907) p. 187. - (4) TRÖNDLE, Über die Reduktionsteilung in den Zygoten von *Spirogyra* und über die Bedeutung der Synapsis. Zeitschr. f. Bot. III (1911) p. 593. - (5) KARSTEN, Die Entwicklung von *Spirogyra jugalis*, in Flora IC (1909) p. 1. - (6) KURSANOW, Über Befruchtung, Reifung und Keimung bei *Zygnema*, in Flora N.F. IV (1912) p. 65. - (7) KAUFFMANN, Über den Entwicklungsgang von *Cylindrocystis*, in Zeitschr. f. Bot. VI (1914) p. 721. - (8) HABERLANDT in Sitzungsber. Akad. Wien 1890/1, Math.-Naturw. Klasse, I. Abt. IC. - (9) CUNNINGHAM, Sexuality of filament of *Spirogyra*, in Bot. Gaz. LIII (1917) p. 486 - 500. - (10) ROTH in Schrader's Journ. f. d. Bot. 1800, p. 70. - (11) MEYEN, Neues System d. Pflanzenphysiologie III (1839) p. 414. - (12)

KÜTZING, *Phycologia generalis* 1843, p. 277. - (13) HASSALL, *History of the British freshwater Algae* 1845, p. 130 - 133. - (14) SCHLEIDEN, *Grundzüge d. Botanik* 2. ed. (1845) II, p. 30. - (15) NÄGELI, *Die neueren Algensysteme*, 1847. - (16) A. BRAUN, *Betrachtungen über die Erscheinung der Verjüngung in der Natur*, 1851. - (17) H. v. MOHL, *Die vegetabilische Zelle*, in Wagner, *Handwörterb. d. Physiol.* IV (1853) p. 269. - (18) OVERTON, *Über den Konjugationsvorgang bei Spirogyra*, in *Ber. D. bot. Gesellsch.* VI (1888) p. 68. - (19) KLEBS, *Die Bedingung der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen*. Jena 1896. - (20) ERNST, *Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreich*. Jena 1918, II. Kapitel. - (21) BROWN, *Abnormal conjugation in Spirogyra*, in *Bot. Gaz.* LXVI (1918) p. 269 - 271. - (22) COPELAND, *Periodicity in Spirogyra*, in *Bot. Gaz.* XLVII (1909) p. 9 - 25. - (23) BENECKE, *Über die Ursachen der Periodizität im Auftreten der Algen etc.*, in *Internat. Rev. ges. Hydrobiol. u. Hydrograph.* I (1908) p. 533 - 552. - (24) TRANSEAU, *Hybrides among species of Spirogyra*, in *Ann. Nat.* LIII (1919). - (25) VAUCHER, *Histoire des Conferves d'eau douce*, 1803. - (26) Nach der Entdeckung der Kopulation bei den Conjugaten durch O. F. MÜLLER (1779) erkannte man anfangs die Bedeutung der Kopulation als Geschlechtsakt nicht an, wollte vielmehr in ihr höchstens eine vegetative Vermehrung oder komplizierte Gewebebildung (KÜTZING) sehen. Dieser Streit wurde erst durch die Arbeit von PRINGSHEIM, *Zur Kritik etc. der Untersuchungen über d. Algengeschlecht*, 1856, beendet. - (27) BESSEY, *Note on cross-conjugation*, in *Journ. Bot.* XXIX, p. 173. - (28) WEST, *A treatise on the British freshwater Algae*, Cambridge 1904, p. 114. - (29) BENNETT, *Reproduktion of the Zygnemaceae*, in *Journ. Linn. Soc. Bot.* XX (1883) p. 430 - 439. - (30) BENNETT and MURRAY, *Cryptogamic Botany*, London 1889. - (31) WOOD, *Contribution to the history of the freshwater Algae of North-America*, in *Smithson. Contrib.* 1874. - (32) COOKE, *British freshwater Algae*, London 1882. - (33) WOLLE, *Freshwater Algae of the United States II*, Bethlehem 1887. - (34) MOTTIER, *Fecundation of plants*, in *Carnegie Publ.* nr. 15, 1904. - (35) De TONI, *Sylloge Algarum I* (1889) p. 725 - 777. - (36) LOTSY, *Vortrag über bot. Stammesgesch. I*, Jena 1907. - (37) WILLE in Engler-Prantl, *Nat. Pflanzenfam.* I.2. (1897). - (38) ROBERTSON, *On abnormal conjugation in Spirogyra*, in *Trans. and Proc. Bot. Soc. Edinb.* XXI (1899) p. 185 - 191. - (39) YORK, *Sexuality of Spirogyra*, in *Science n.s.* XXXVIII (1913) p. 368. - (40) CLAUSSEN, *Fortpflanzung im Pflanzenr.*, in *Kultur d. Gegenw.* III.4. (1915) p. 479 - 518. - (41) BLAKESLEE, *Differentiation of sexe in Thalles gametophyte and sporophyte*, in *Bot. Gaz.* XLII (1906) p. 161 - 178. - (42) BLAKESLEE, *Sexual reproduction in the Mucorineae*, in *Proc. Am. Acad.* XL (1904) nr. 4. - (43) CHEMIELEWSKY, *Materialien z. Morphologie und Physiologie d. Sexualproz. bei niederen Pflanzen*, in *Arb. Ges. Naturf. Charkow Univ.* 1880, p. 25. - (44) WEST, *Observations on the Conjugatae*, in *Ann. Bot.* XII (1898) p. 29. - (45) CORRENS, *Die geschlechtliche Tendenz der Keimzellen gemischtgeschlechtiger Pflanzen*, in *Ztschr. f. Bot.* XII (1920), p. 49. - (46) ERNST, *Über androgyne Infloreszenzen bei Dumortiera*, in *Ber. D. Bot. Ges.* XXV (1907) p. 455 - 464. - (47) LEITGEB, *Unters. über Lebermoose*, Heft 6, 1881. - (48) TOWNSEND, *An hermaphrodite gametophore in *Preisia commutata**, in *Bot. Gaz.* Dez. 1899. - (49) TAYLOR, *De Marchanticis*, in *Trans. Linn. Soc.* XVII (1834), p. 375.

MITTEILUNG DES HERAUSGEBERS.

Die Beiträge für das Botanische Archiv gehen nun so reichlich ein, dass das regelmässige Erscheinen der Zeitschrift vollkommen gesichert ist. Da aber eine Verstärkung der Bände in Aussicht genommen ist, finden eingehende geeignete Manuskripte auch in Zukunft rasche Veröffentlichung.

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 Zygnemales.
\(Fortsetzung von Seite 259.\) 261-277](#)