

9. Diese Sekrettröpfchen stimmen in ihrem mikrochemischen Verhalten genau mit dem fertigen Sekret des Harzkanals überein.

LITERATUR-NACHWEISE.

De BARY, Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane, Leipzig 1877. - BECHERAZ, Über die Sekretbildung in den schizogenen Gängen. Diss. 1893. - CZAPEK, Biochemie der Pflanzen, 2. ed. Jena 1921. - FAHER, Über die Abscheidung von Harzbalsam auf den jungen Trieben unserer einheimischen Populus-Arten, in Beih. Bot. Zentralbl. XXXIX (1922) p. 81. - FRANCK, Über die Harzbildung in Holz und Rinde der Coniferen, in MEZ Archiv III (1923) p. 173. - HANNIG, Untersuchungen über die Harzbildung in Coniferennadeln, Zeitschr. f. Bot. XIV (1922) p. 385. - HANSTEIN, Über Organe der Harz- und Schleim-Absonderung in den Laubknospen. Bot. Ztg. XXVI (1868) p. 697. - MEYER, A., Morphologische u. physiologische Analyse der Zelle. Jena 1920. - MOLISCH, Mikrochemie der Pflanze, 2. ed. Jena 1921. - MÜLLER, N. J. C., Untersuchung über die Verteilung der Harze etc., in PRINGSH. Jahrb. V (1866) p. 385. - ROSENTHALER u. STADLER, Beitr. z. Anatomie von Cnicus benedictus, in Arch. der Pharmacie CCILVI (1908) p. 436. - SCHWABACH, Zur Kenntnis der Harzabscheidung in Coniferennadeln, in Ber. D. bot. Ges. XVII (1899) p. 291. - SCHWABACH, Bemerkungen zu den Angaben von TSCHIRCH etc. in Ber. D. Bot. Ges. XVIII (1900) p. 417. - TSCHIRCH, Über die Bildung von Harzen und ätherischen Ölen im Pflanzenkörper, PRINGSHEIMS Jahrb. XXV (1893) p. 370. - TSCHIRCH, Angewandte Anatomie I, Wien 1899. - TSCHIRCH, Die Harze u. Harzbehälter, 1. ed. 1900. - TSCHIRCH, Die Harze u. Harzbehälter, 2. ed. 1906. - TSCHIRCH, Die Einwände der Frau SCHWABACH etc. in Ber. D. Bot. Ges. XIX (1901) p. 25. - TSCHIRCH, Pektin und Protopectin, in Ber. D. Pharmac. Ges. XVII (1907). - TSCHIRCH, die Lokalisation der chemischen Arbeit in der Pflanze, in Mitt. Bern. Naturf. Ges. 1914. - TSCHIRCH, Die Membran als Sitz chemischer Arbeit, in Verh. Schweiz. Naturf. Ges. 1914, p. 178. - TSCHIRCH, Die biochemische Arbeit der Zelle der höheren Pflanze und ihr Rhythmus, Bern 1921. - TSCHIRCH, Die Wachs-, Harz- und Farbstoffbildung bei den Cocciden, in Chem. Umschau 1922, p. 349. - TRIEBEL, Über Bau und Entwicklung der Ölbehälter in den Wurzeln der Compositen. Diss. 1885. - TUNMANN, Über die Sekretdrüsen. Diss. 1900. - TUNMANN, Über die resinogene Schicht der Sekretbehälter der Umbelliferen, in Ber. D. pharmac. Ges. XVII (1907). - TUNMANN, Pflanzenchemie, Berlin 1913.

Bemerkungen zur Phylogenie der Algen und Pilze.

Von CARL MEZ (Königsberg Pr.).

Gegenüber den Versuchen von WILLE, BLACKMAN, OLTMANN'S, PASCHER u. a., die Familien der Algen derart phylogenetisch zu verknüpfen, dass die einzelnen Reihen auf Flagellaten-Formenkreise zurückgeführt werden, habe ich (1) die Flagellaten als von den Zoosporen der Algen abzuleitende Formen dargestellt.

Ich habe die Urformen der Flagellaten als konstant gewordene "Larvenstadien" von Algen bezeichnet in ähnlichem Sinn, in welchem auf zoologischem Gebiet und unter Berücksichtigung der (bei unsern niedrigsten Formen nicht vorhandenen) Sexualität GIARD von "Progenese" und KOLLMANN von "Neotenie" spricht.

Insbesondere für die Chlorophyceen sehe ich demnach mit CHODAT (2), um nur den neuesten gewichtigen Vertreter dieser Ansicht zu zitieren, die primärsten und bekannten, an die Cyanophyceales anknüpfenden Formen in den Palmellaceen.

Wird dieser Standpunkt, dass die unbeweglichen und nicht die beweglichen Stadien der Algen die Primärformen darstellen, festgehalten, so setzt sich die Entwicklung des Hauptstammes des Pflanzenreichs von den Palmellaceen über die Ulotrichaceen fortschreitend bis zu den Coleochaetaceen und von diesen zu den Archeogoniaten ohne wesentliche Lücken fort; die Flagellaten dagegen stellen pleiophyletische Annexe dieses Algen-Stammbaums dar. Die wesentlichen Ähnlichkeiten der

verschiedenen Stammformen der Flagellaten-Reihen gehen auf die Übereinstimmungen der bekanntlich für die phylogenetische Einteilung der Algen neuerdings mit besonderem Erfolg verwendeten bewegten Stadien ihrer Algen-Ahnen zurück, wie ihre Unterschiede gleichfalls bereits im Leben als Algen erworben sind. - Dass diese Stammformen der Flagellaten-Reihen dann selbständig, unabhängig von ihren Algen-Vorfahren, weiter entwickelt zu denken sind, ist selbstverständlich, wie auch das Überleben von ausgestorbenen Algen stammender Flagellaten (z.B. *Cryptomonadales*) angenommen werden kann.

"Phylogenetische Schmerzenskinder" nennt OLTMANIS (3) in der Verwandtschaftsgruppe der *Chlorophyceales* die auch in seiner Übersichtstabelle dieser Gruppe fortgelassenen und in eine besondere Übersicht verwiesenen Conjugaten. Diese "Acontae" widersprechen durch ihren Haupt-Charakter des Fehlens durch Geisseln beweglicher Stadien sosehr den Vorstellungen vom Flagellaten-Ursprung der einzelnen Algen-Reihen, dass die Verknüpfung *Cryptomonadales-Peridinales -- Bacillariales -- Desmidiaceae -- Zygnemataceae* in überaus künstlicher Weise konstruiert werden musste, um die Conjugaten in das jetzt meist beliebte von Flagellaten aufsteigende Schema einzugliedern (4). Diesen Meinungen zufolge sollen die *Zygnemales* das am weitesten abgeleitete Ende der "Acontae"-Reihe, nicht deren Anfang, darstellen.

Die entgegengesetzten Anschauungen werden unter den Neueren insbesondere durch BENNETT (5) vertreten: danach leiten sich die *Zygnemataceae* direkt von den *Confervoideae* ab und die Verbindung mit den *Desmidiaceae* erfolgt demnach in der Richtung der Vereinfachung der Formen. Wir würden also auch hier wieder nicht den allermeist angenommenen "Aufstieg" von den einfacheren Formen zu den komplizierteren, sondern das Reduktionsprinzip realisiert sehen.

Schon seit langer Zeit habe ich in meinen Vorlesungen mit den im folgenden darzustellenden Gründen denselben Standpunkt vertreten. Nachdem meine Anschauungen durch die neuesten Untersuchungen über die Befruchtung der *Zygnemales* eine erhebliche Unterstützung gefunden haben, halte ich es für gut, sie auch hier zu veröffentlichen.

Zunächst sei auf folgenden Umstand hingewiesen: Es erscheint mir einleuchtend, dass der wesentliche Charakter der "Acontae", die Geissellosigkeit der Fortpflanzungszellen, auf Entstehung dieser Gruppe nicht im Wasser, sondern in der Luft hindeutet. Wir sind ohne weiteres damit einverstanden, dass der Pollenschlauch der höheren Pflanzen einen der charakteristischsten Ausdrücke ihrer Land-Organisation darstellt. Genau das gleiche tritt uns aber auch bei den *Zygnemales* entgegen: die nackten Gameten werden auf ihrem Weg dauernd gegen die Aussenwelt dadurch geschützt, dass die Zellmembranen die bekannten Ausstülpungen bilden, den Kopulationskanal, in dem die Gameten wandern. Wie der Pollenschlauch auf dem Lande entstanden ist, so erscheint es überwiegend wahrscheinlich, dass die völlig analoge Bildung des Kopulationskanals der *Zygnemales* gleichfalls als Schutz der nackten Gameten gegen die Austrocknung durch die Luft gebildet wurde. - Sind die Wände des Kopulationskanals nur an der Luft als notwendig zu verstehen, so stellen sie andererseits bei wieder eintretendem Wasserleben keine oder jedenfalls keine erhebliche funktionelle Verschlechterung der Organismen dar, konnten demnach erhalten werden. Die Analogie der phanerogamen submersen Wasserpflanzen, welche gleichfalls die Pollenschläuche beibehalten haben, liegt auf der Hand.

Schwierigkeiten für diese Erklärung sind nicht vorhanden. Wir kennen Algen ausserhalb des Wassers in reicher Zahl (6) und auch unter den *Zygnemales* ist z.B. *Zyogonium ericoetorum* (um nur eine Art zu nennen) auf unsern Hochmooren eine hauptsächlich an der Luft lebende Form (7). - Neuestens hat PUYMALLY (8) auch *Zygnema peliosporum* als typisch terrestrische Art bekannt gemacht. Das für uns wichtigste an dieser Publikation ist die Feststellung, dass die Kopulation tatsächlich in der Luft erfolgt. Auch wird die gleichartige Beobachtung HODGETTS' bezüglich *Zyogonium ericoetorum* hier zitiert.

Wie der Charakter der Geissellosigkeit der Gameten bei den höheren Pflanzen allgemein auf das Vorhandensein der schützenden Hülle des Pollenschlauches zurückgeführt wird, so dürfte auch der Schwund der Geisseln bei den *Zygnemales* wohl keinen andern Grund haben. Die parallele Entwicklung der Geissel-Reduktion innerhalb des Bruchsackes bei der Fortpflanzung mehrerer Protococcoideen-Gattungen wie auch

die Unterdrückung der Geisseln bei behüteten Peronosporeen-Schwärmern ist wohl bekannt. Dass die Geisseln für den Fall ihrer Funktionslosigkeit besonders leicht verloren gehen, zeigen die weiblichen Gameten der gesamten oogamen Algen. Die Unbeweglichkeit der Vermehrungszellen aller an der Luft lebender Stadien von Algen wird besonders betont (6).

Die bei den *Zygnemales* so auffällige bedeutende Grösse der Gameten, welche für BENNETT (9) wohl die hauptsächlichste Veranlassung dafür war, die Basis der *Conjugatae*, nämlich die *Zygnemataceae*, mit den oogamen Formen der *Chlorophyceae* und *Phaeophyceae* zu parallelisieren, resultiert ferner gleichfalls aus dem Modus der Befruchtung durch den Befruchtungskanal hindurch. Veranlassung für eine Verminderung der am Wasser adhärierenden Oberfläche der Gameten ist mangels freier Beweglichkeit derselben nicht vorhanden. Es braucht die mit jeder Grössen-Vermin- derung verbundene Reduktion der plastischen Substanz nicht einzutreten. Die Kopulation ist deshalb trotz scharf durchgeführter Geschlechts-Trennung (11) typisch isogam, genau wie bei den *Ulotrichales isogamae*, in denen wir wohl die Basis der *Zygnemataceae* zu sehen haben.

Die bei der Zygotenkeimung auftretende, allen *Zygnemataceen* gemeinsame Bildung von Rhizoiden (10) verliert ihre bisher unerklärte Absonderlichkeit, wenn wir die Abstammung der *Zygnemales* von mit Rhizoiden versehenen Algen, also z.B. den *Ulotrichales*, annehmen. Besonders dieser Umstand spricht sehr dagegen, dass die *Zygnemales* die am weitesten abgeleiteten Endformen der Conjugaten-Reihe sind. Wie sollen die *Zygnemataceen* von den Desmidiaceen Rhizoide, "deren physiologische Rolle bei den *Zygnemales* ganz unbedeutend ist" geerbt haben, wo solche den Desmidiaceen und allen ihren von OLTMANN'S angenommenen "Aszendenten" doch in allen Entwicklungs-Stadien vollkommen fehlen?

Auf terrestrische Entstehung des Charakters der Conjugaten deutet ferner auch der Kopulationsakt als solcher, wie er neuestens aufgeklärt wurde, hin. Die besonders durch HABERLANDT und KLEBS vertretene Deutung, dass die Bildung der Kopulationsfortsätze durch im Wasser diffusible chemische Stoffe unbekannter Art ange- regert werde, ist durch HEDLEBEN (11) gründlich widerlegt worden. Es ist durch das Luftleben bedingt, dass bei allen Land-Organismen direkte Berührung der Sexual- organe die Einleitung zum Sexualakt darstellt, wie dies bei den *Zygnemales* tat- sächlich der Fall ist. So würden die übereinstimmenden Verhältnisse der *Mucorace- ae* und *Conjugatae* als nun erklärte Convergenz-Erscheinung, nicht aber, wie dies F. COHN und SACHS wollten, als Ausdruck phylogenetischer Verwandtschaft zu würdi- gen sein: es sind in Anpassung an das Landleben entstandene gleichartige Ausbil- dungen.

Ob auch bei den Desmidiaceen, die dem Wasserleben weitergehend (nach unserer Auffassung sekundär) angepasst sind als die *Zygnemales*, die Copulation gleich- falls allgemeiner i n n e r h a l b der Membranen der kopulierenden Zellen statt- findet (12, 13) oder ob hier mehrfach wieder zum Austritt (auch nicht von Schleim umhüllter) nackter Gameten geschritten wird, sei dahingestellt. Unter allen Um- ständen ist anerkanntermassen der Mangel der Geisseln auch hier bezeichnend und für die Verbindung mit den *Zygnemales* von Wichtigkeit.

Die Schleimhülle, welche bei der Kopulation der Diatomeen (14, 15) beobachtet wird und welche gleichfalls als um die Gameten befindliche Membran angesehen wer- den kann, sei in Berücksichtigung der sehr problematischen Verknüpfung der Diato- meen mit den Desmidiaceen hier nur erwähnt.

Ganz besonders sei aber hervorgehoben, dass die hier bezüglich der Abstam- mung der Conjugaten entwickelten Gesichtspunkte auch für die *O o m y c e t e n* Geltung haben. Eine Blutsverwandtschaft ist selbstverständlicher Weise nicht an- zunehmen, sondern gleichfalls nur eine convergente Entwicklung. Denn auch bei den *Oomyceten* stellt der bekannte Befruchtungsfortsatz, mit dem das Antheridium zum Ei wächst, eine typische, nur durch Luftleben erklärbare Land-Organisation, also gleichfalls ein Analogon des Pollenschlauches, dar. Hier wird es, angesichts der starken Entwicklung der an der Luft lebenden parasitischen Peronosporeen, nicht

schwer, die Erwerbung des Befruchtungsfortsatzes durch das Luftleben uns vorzustellen, besonders da wir infolge des gleichen Umstandes hier auch vielfach das Unbeweglich-werden der Zoosporen antreffen. Ebenso wie bei den Conjugaten sehen wir auch bei den Oomyceten die sekundäre Entwicklung abgeleiteter, im Wasser lebender Formenkreise. Diese sind hier dadurch charakterisiert, dass die Oogamie mehr und mehr verschwindet und durch die asexuelle Fortpflanzung durch Zoosporen ersetzt wird. Aus diesen Grunde und wegen der allmählichen Reduktion des ganzen vegetativen Körpers habe ich (1, p. 140) die Phycomyceten, speziell die Oomyceten, als zum völligen Verlust der Sexualität wie des vegetativen Körpers, ja schliesslich sogar der vegetativen Zell-Umhüllung bis zu im vegetativen Zustand nackten Protoplasten fortschreitende "Reduktionsreihe" gekennzeichnet.

Sind die Erwägungen über die Deutung des Befruchtungsfortsatzes der Oomyceten richtig, so würde sich die interessante Folgerung ergeben, dass, ebenso wie dies bei dem bekannten Übergangspunkt *Coleochaetaceae* -- *Ricciaceae* der Autobionten der Fall ist, auch der Übergang *Siphophyceae* -- *Oomycetes* der Autobionten zu den Heterobionten, also die Entstehung des Pilzreiches, mit dem Übergang vom Wasser zum Lande verknüpft wäre.

Ein ähnlicher Gedankengang, welcher die Pilzreihe gleichfalls mit dem Landleben in Zusammenhang bringt, findet sich bei FALCK (16). Doch verknüpfte dieser, was einen wesentlichen Unterschied unserer Anschauungen ausmacht, nur den "Hauptfortschritt der Entwicklung", nicht aber die **E n t s t e h u n g** der Pilze mit dem Landleben.

Zwei Familien der Oomyceten tragen wegen der starken Entwicklung des vegetativen Körpers und wegen des Vorhandensein bewegter Zoosporen gleichmässig primäre Charaktere: die *Peronosporaceae* und die *Saprolegniaceae*. Ist der Befruchtungsfortsatz ein Ausdruck von Luft-Organisation, so haben die parasitischen *Peronosporaceae* mindestens die ursprünglichere Lebensweise der beiden Formenkreise, denn die *Saprolegniaceae* sind aus der Luft wieder ins Wasser zurückgegangen. Aber auch noch eine andere Erwägung spricht dafür, dass die *Saprolegniaceae* etwas weiter abgeleitet sind: sie sind im wesentlichen Saprophyten. Dem Saprophytismus und damit der Entstehung saprophytischer Formenkreise ist wegen der Löslichkeit der für diese Art der Ernährung infrage kommenden Substanzen das Wasser wenig günstig, wie auch bekanntermassen die Zahl der wasserlebenden Saprophyten relativ klein ist. Die Entstehung der Heterobionten als Saprophyten im Wasser ist demnach weniger wahrscheinlich. Daher erscheint unter den als primärste Pilze infrage kommenden uns bekannten Formenkreisen die grössere Zahl der Gründe für die an der Luft lebenden *Peronosporaceae* zu sprechen. Die *Monoblepharidaceae*, bei denen der Befruchtungsfortsatz fehlt und die mit geisseltragenden Spermatozoiden versehen sind, möchte ich, gerade wegen ihrer saprophytischen Lebensweise, als von den *Saprolegniaceae* etwas abgeleitete, wieder zur Bildung der bewegten männlichen Gameten im Wasser fortgeschrittene Familie betrachten; die Gestaltung ihrer Antheridien ist den *Siphophycales* weniger ähnlich als diejenige bei den *Saprolegniaceae*, auch ist die abweichende Cilienzahl am leichtesten durch Neubildung der selbstbeweglichen Stadien zu erklären. In der so niedrig stehenden Formenreihe der Oomyceten ist die Kopulation im Schutz von Zellmembranen noch nicht so intensiv fixiert wie bei den wasserlebenden Phanerogamen; auch bei *Olpidium Viciae* ist bekanntlich Sexualität durch Vereinigung von Planogameten vorhanden und auch hier vielleicht als Rückschlag zum ursprünglichen Ausgangstyp zu werten.

Aus diesen Erwägungen würde folgen, dass die Pilzreihe der Thallophyten, deren Basis wir in den Oomyceten sehen, sich erst auf dem Lande hat bilden können, frühestens nach Abgliederung der Muscineen von den Algen, wahrscheinlich aber noch erheblich viel später. Denn die Entwicklung der Pilze würde das Vorhandensein an der Luft lebender Nährpflanzen voraussetzen.

Dies würde, neben mehreren anderen Gründen, sehr dafür sprechen, dass die Pilzreihe mit den Bakterien, deren Ursprünglichkeit ich (1) mit ROSEN (17) anerkenne, nichts zutun hat, dass also die Schizophyten nur eine einzige Linie der definitiven Weiter-Entwicklung, nämlich zu den Palmellaceen, hervorgebracht haben. Damit werden genauere zytologische und besonders auch sero-diagnostische Untersuchungen

der *Oosporeae*, welche durch die *Streptotrichaceae* und *Actinomycetaceae* nahe mit den Bakterien verknüpft zu sein scheinen, welche aber andererseits auch mit den echten Pilzen soviel gemeinsames haben, immer notwendiger. Nicht nur die wichtige Frage nach der monophyletischen Entstehung der Pilze, sondern besonders auch diejenige nach einmaliger oder mehrmaliger Erwerbung der Sexualität fordern solche Untersuchungen der die Klassen scheinbar verbindenden Oosporeen dringend.

Mit ROSEN (18) stimme ich darin überein, dass die Plasmogamie der Karyogamie vorausgeht und die Vorstufe der Sexualität darstellt; aber seine (auch anderwärts in der Botanik) verbreitete Anschauung, dass die Sexualität "an verschiedenen Stellen des genetischen Systems selbständig unter verschiedenen Formen und unter verschiedener Nutzwirkung aufgetreten ist", scheint mir der Begründung zu entbehren. Gerade die Wertung der Plasmogamie als Vorstufe der Sexualität macht die Entstehung der letzteren nur bei nackten Protoplasten denkbar und verlegt die Bildung dieses grossen physiologischen Fortschrittes der Organismen, dessen Nutzwirkung ich keineswegs als an verschiedenen Stellen verschieden ansehen, sondern wesentlich in der erhöhten Variationsfähigkeit der sexuellen Nachkommenschaft begründet ansehen möchte, in den Entwicklungszyklus der mit Zoosporen versehenen Autobionten, also der Algen, sodass die Sexualität der in allen Stadien behüteten höheren Pilze dem Stammvater der ganzen Reihe bereits von seinen Algen-Vorfahren vererbt zu denken ist. Gerade diese Erwägung schliesst die in allen Lebensstadien behüteten und keinerlei Sexualität aufweisenden Bakterien als Vorfahren der Pilze aus.

LITERATUR-VERWEISE.

- (1) MEZ, Über den Ursprung des Tierreiches aus dem Pflanzenreich, in Schrift. Phys.-Ökon. Ges. Königsberg LIX (1918) p. 137 - 142; vergl. auch STEINECKE in Schrift. Phys.-Ökon. Ges. Königsberg l.c. p. 113. - (2) CHODAT, On the polymorphism of the Green Algae and the principles of Their Evolution, in *Annals of Bot.* XI (1897) p. 101. - (3) OLTMANNNS, *Morphologie und Biologie der Algen*, 1. ed. II (1905) p. 9. - (4) Vergl. Steinecke, l.c. - (5) BENNETT, On the Affinities and Classification of Algae, in *Journ. Linn. Soc.* XXIV (1888) p. 56. - (6) OLTMANNNS, l.c. p. 352. - (7) STEINECKE in MEZ, *Archiv* IV (1923) p. 324. - (8) PUJMALY in *Comptes rend.* CLXXV (1922) p. 1229. - (9) BENNETT, l.c. tab. ad p. 60. - (10) OLTMANNNS, *Morphologie und Biologie der Algen*, 2. ed. I (1922) p. 104, 105. - (11) HEMLEBEN, Über den Kopulationsakt und die Geschlechtsverhältnisse der Zygnemales, in MEZ, *Archiv* II (1922) p. 249 - 259, 261 - 277. - (12) OLTMANNNS, l.c. 2. ed. p. 120, Fig. 86. - (13) SCHULZ in MEZ, *Archiv* II (1922) p. 150, Fig. 93, 94. - (14) Vergl. z.B. OLTMANNNS, l.c. II (1905) p. 55, fig. 485. - (15) Vergl. KRASSKE in MET, *Archiv* III (1923) p. 187. - (16) FALCK in COHNs *Beitr.* VIII (1901) p. 125. - (17) ROSEN, *Studien über das natürliche System der Pflanzen*, in COHNs *Beitr.* VIII (1901) p. 153. - (18) ROSEN, l.c. p. 215.

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: 1924

Band/Volume: [5](#)

Autor(en)/Author(s): Mez Carl

Artikel/Article: [Bemerkungen zur Phylogenie der Algen und Pilze 109-113](#)