Ueber die Vermehrung von Hydrodictyon utriculatum.

Ein Beitrag zur Physiologie der Fortpflanzung

von

Georg Klebs.

Einleitung.

Die Untersuchung, deren Resultate in dieser Abhandlung dargestellt werden, nahm ihren Ausgangspunkt von der Frage, in welchem Grade äussere Bedingungen die Fortpflanzung beeinflussen. Dieses Problem, für Zoologie und Botanik von allergrösstem Interesse, ist oft in Angriff genommen worden, aber, da es sich hierbei um die verwickeltsten Lebensprocesse der Organismen handelt, mit wenig Erfolg, sodass bis auf den heutigen Tag nicht viele unzweifelhaft sichere Thatsachen zu Tage gefördert sind. So erklärt es sich, dass auch heute noch die Ansicht vielfach vertreten wird, nach welcher die Fortpflanzung als die höchste und eigenartigste Funktion, nur in der inneren Natur des Organismus ihre Ursachen findet, und die Aussenwelt zwar fördernd oder hindernd, aber nicht bestimmend einwirken kann. Die Versuche Weismanns[1]) bei Daphniden, Heyers[2]) bei höhern Pflanzen haben dieser Ansicht neue Stützen gegeben. Andererseits sind in neuerer Zeit lebhafte Bestrebungen aufgetreten, engere Beziehungen der Fortpflanzung mit der Aussenwelt aufzudecken, und besonders hat Herbert Spencer[3]) in geistvoller Weise den Zusammenhang der Ernährung mit der Fortpflanzung nach mancherlei Richtungen hin erörtert. Ein reiches Thatsachenmaterial, welches dieselbe Frage behandelt, findet sich in dem dankenswerthen Werke von Düsing[4]), welcher bestrebt ist, die zerstreuten Beobachtungen durch eine einheitliche Hypothese zu verbinden. Düsing nimmt an, dass die Organismen die Eigenschaft erworben haben, immer gerade diejenige Vermehrungsform, sei sie geschlechtlich oder ungeschlechtlich, oder diejenige Geschlechtsform, sei sie männlich oder weiblich, zu erzeugen, welche bei bestimmten äussern Verhältnissen die vortheilhafteste ist. Diese nützliche Eigenschaft, je nach

1) Weismann, Beiträge zur Kenntniss der Daphnoiden. Zeitschr. für wiss. Zoologie. XXX u. XXXIII.

2) Heyer, Untersuchungen über das Verhältniss des Geschlechtes bei einhäusigen und zweihäusigen Pflanzen. Halle 1883.

3) Herbert Spencer, Die Principien der Biologie übersetzt von Vetter. Bd. I und II.

4) Düsing, Die Regulierung der Geschlechtsverhältnisse bei der Vermehrung von Menschen, Thieren und Pflanzen. Jenaische Zeitschrift für Naturwiss. XVII. 1884.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0355-6

Umständen das Geschlecht zu regulieren, ist nach Düsing durch natürliche Zuchtwahl erlangt worden. Abgesehen davon, dass eine eingehende Kritik sowohl der Thatsachen selbst, als der theoretischen Ausnützung derselben, die Anschauungen Düsings sehr erschüttert, hat der vorliegenden Untersuchung der Grundgedanke Düsings ferngelegen. Vielmehr ruht das Hauptgewicht derselben in dem Nachweis, dass bestimmte äussere Einflüsse nothwendig bestimmte physiologische Reactionen des Organismus hervorrufen, welche in der Form der Fortpflanzung sichtbar werden.

Von vornherein erschien es verlockend, die Süsswasseralgen zu Versuchen über dieses Problem zu verwenden, da mir aus früheren Erfahrungen bekannt war, dass diese Organismen sich zu physiologischen Untersuchungen in hohem Grade eignen. Um so aussichtsreicher schienen diese Versuche, als bei solchen niedrigen Formen am ehesten daran zu denken war, dass die Fortpflanzungserscheinungen durch äussere Bedingungen wesentlich beeinflusst würden. Der Erfolg hat den Erwartungen entsprochen. Allerdings ist zunächst nur eine einzige Alge, das Wassernetz, zur Untersuchung herangezogen worden, da es vor allem darauf ankam, bei einer einzigen Form, aber bei dieser mit möglichst grosser Sicherheit und zwingender Kraft des Beweises, festzustellen, bis zu welchem Grade und in welcher Weise eine Abhängigkeit der Fortpflanzung von der Aussenwelt existirt.

Einige Resultate meiner Untersuchung, welche im Sommer 1888 begonnen und bis zum Sommer 1890 fortgesetzt wurde, sind im biologischen Centralblatt 1889 mitgetheilt worden; die folgende Abhandlung bringt den eingehenden Bericht meiner Beobachtungen.

Abschnitt I.

Allgemeine Vorbemerkungen.

1. Entwicklungsgang des Wassernetzes.

Das Wassernetz tritt bekanntlich in Form langer schlauchförmiger, geschlossener Netze auf, deren cylindrische Zellen zu drei oder vier an den Ecken zusammenstossen und fünf- oder sechseckige leere Maschen bilden. Die Fortpflanzung dieser Alge ist durch die Forschungen von Al. Braun[1]), Cohn[2]), Pringsheim[3]) sehr gut bekannt. Jede Zelle ist in gleichem Maasse fähig sich fortzupflanzen, und zwar kann die Vermehrung eine ungeschlechtliche oder geschlechtliche sein. Bei der ersten Form der Fortpflanzung zerfällt die Zelle in eine grosse Anzahl von Zoosporen

1) Al. Braun, Ueber die Erscheinungen der Verjüngung. Freiburg 1849—50.

2) Cohn, Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der microsc. Algen und Pilze. Nova Acta Leop. Carol. XXIV.

3) Pringsheim, Ueber die Dauerschwärmer des Wassernetzes. Monatsber. der Berl. Akadem. Decbr. 1860.

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0356-2

(7000—20000 nach Braun), welche innerhalb der aufquellenden Mutterzellhaut kurze Zeit sich hin- und herbewegen, bis sie sich zu einem neuen Netz direct zusammenlegen und mit Zellhaut umgeben. Nach Auflösung der alten Zellhaut wird das junge Netz frei und wächst schnell in 3—4 Wochen bis zu dem Grade heran, dass es von neuem dieselbe Art der Fortpflanzung eingehen kann.

Bei der geschlechtlichen Fortpflanzung zerfällt die Zelle in eine sehr grosse Anzahl kleinerer Schwärmer (30000—100000 nach Braun), welche mit dem Ausdruck von Strasburger als Gameten bezeichnet werden mögen. Diese Gameten brechen durch ein Loch der Zellwand hervor, schwärmen umher und copuliren mit einander, welche Erscheinung zuerst von Suppanetz beobachtet wurde [1]). Das Product der Verschmelzung, die Zygote, entwickelt sich zu einer kleinen Zelle, welche nach einiger Zeit der Ruhe stark heranwächst und in vier grössere Schwärmsporen zerfällt. Dieselben, zur Ruhe gekommen, bilden sich zu polyederartigen Zellen aus, welche nach einigem Wachsthum auf ungeschlechtlichem Wege junge, meist noch sehr einfach gebaute Netze erzeugen. Die Entwickelung der Zygote ist durch Pringsheim zuerst vollständig klar gelegt worden.

Hydrodictyon gilt als ein typisches Beispiel des Generationswechsels, und ist bei den vielfachen Erörterungen darüber von Forschern wie Sachs [2]), Pringsheim [3]), Nägeli [4]) u. a. häufig berücksichtigt worden. Nach ihrer Darstellung entsteht aus den Zygoten die erste ungeschlechtliche Generation, auf welche zahlreiche Wiederholungsgenerationen (Nägeli) folgen, bis eine einzige Geschlechtsgeneration den Abschluss macht, indem sie Zygoten bildet. Indessen wird nicht näher angegeben, ob dieser Cyclus der Zellgenerationen — von Nägeli als ontogenetische Periode bezeichnet — nur einmal oder mehrere male im Laufe eines Jahres durchlaufen wird, ob, um mit Weismann zu reden, Hydrodictyon wie eine mono- oder polycyclische Species sich verhält. Schon Pringsheim hat darauf hingewiesen, dass die Zahl der ungeschlechtlichen Generationen beim Wassernetz wie bei andern Algen eine unbestimmte ist, was wohl nichts anderes heisst, als dass äussere Verhältnisse dafür massgebend sind, während nach Weismann bei Daphniden die Zahl der Jungferngenerationen eine für jede Art bestimmte, unabänderliche Grösse darstellt.

Die Hauptfrage, von welcher ich in meiner Untersuchung ausgieng, war, ob dieser Generationswechsel thatsächlich vorkommt, und ein in der innern Natur der Alge begründeter, durch Vererbung fixirter Vorgang ist,

---

1) Rostafinski, Quelques mots sur l'Haematococcus lacustris. Mem. de la Soc. nat. des Sc. natur. Cherbourg XIX. 1875. S. 152.

2) Sachs, Lehrbuch der Botanik. 4. Auflage.

3) Pringsheim, Ueber Sprossung der Moosfrüchte und den Generationswechsel der Thallophyten. Jahrb. für wiss. Botanik. XI. 1878.

4) Naegeli, Theorie der Abstammungslehre. 1884. Cap. VIII.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0357-8

oder ob die äussern Umstände für das Eintreten der beiden Fortpflanzungsweisen von Bedeutung sind, und der etwa vorhandene Generationswechsel nur durch zufällige äussere Bedingungen bestimmt wird. In der That hat auch bereits Vines[1]) in einem kleinen Aufsatz lebhaft bestritten, dass überhaupt ein Generationswechsel bei Thallophyten abgesehen von Coleochaete und Chara existirt; er behauptet, dass die Vermehrungsweise von äussern Bedingungen abhänge. Gelegentliche Beobachtungen an Hydrodictyon führten mich auf eine ähnliche Vermuthung, und dieselbe wurde noch gestützt durch eine kurze Angabe von Al. Braun[2]), dass das Verhältniss von Zoosporen und Gametenbildung zum Theil von äussern Umständen abzuhängen scheine. Das wichtige Resultat, dass das Verhältniss geradezu durch die Aussenwelt bedingt wird, ist in meiner vorläufigen Mittheilung bereits angegeben.

2. Cultur des Wassernetzes.

In der freien Natur lebt das Wassernetz in Teichen und Sümpfen, bisweilen auch in langsam fliesenden Gräben und tritt gewöhnlich in grosser Ueppigkeit auf. Der eine Weg der Untersuchung, ob seine Fortpflanzung von äussern Bedingungen abhängt, würde darin bestehen, die Alge an ihrem natürlichen Standort während des ganzen Jahres zu beobachten und die Vermehrungsweise zu den verschiedenen Zeiten festzustellen. Die Resultate meiner darauf bezüglichen Beobachtungen sollen erst später erwähnt werden. Von vornherein erschien es mir viel bedeutungsvoller, mit Hülfe des Experimentes die Frage zu entscheiden; denn nur in einem genau bekannten Experiment ist es möglich, einigermassen die Bedeutung einer bestimmten äussern Bedingung zu beurtheilen, wenn auch selbst dann Schwierigkeiten des Verständnisses entstehen, weil die zarten Zellen für einen so geringen Wechsel der äussern Bedingungen empfindlich sein können, dass wir es nicht bemerken. Es ist eine oft gemachte Erfahrung, dass schon bei diesen niedern Organismen anscheinend Individualitäten entwickelt sind, da dieselben Algen unter gleichen Umständen sich verschieden verhalten. Meine zahlreichen Versuche mit dem Wassernetz haben oft diese Erfahrung bestätigt. Doch scheint es mir, als wenn man sich darin täuscht, diese Verschiedenheit des Verhaltens ausschliesslich auf die Verschiedenheit der Individuen zurückzuführen. Sehr wahrscheinlich sind die Umstände eben nur anscheinend gleich, aber nicht wirklich; sie sind es vielleicht nicht in ein und demselben Versuche für alle Zellen desselben Netzes. Als zweites wichtiges Moment kommt hinzu, dass vor dem Versuch schon die Netze unter verschiedenen Einflüssen

---

1) Sidney Vines, On alternation of generations in the Thallophytes. Journal of Botany. 1879.

2) Al. Braun, Verjüngung S. 238. Anmerkung 2.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0358-3

gelebt haben, und in Folge dessen verschiedene Neigungen angenommen haben, welche nachher in dem Versuch die Verschiedenheit des Verhaltens bedingen. Diese Nachwirkung der vorhergehenden Lebensumstände, die Beeinflussung des Versuchsresultates durch dieselbe ist von wesentlichster Bedeutung für die richtige Beurtheilung vieler Versuche.

Für die erwähnten Verhältnisse bietet das Wassernetz ein relativ günstiges Versuchsobject dar, insofern man, wenigstens soweit es möglich ist, gleichartiges Material zur Verfügung hat, da die zahlreichen Zellen eines Netzes als Schwesterzellen unter gleichen Bedingungen aufgewachsen sind. Um den noch vorhandenen Ungleichheiten möglichst zu begegnen, gilt es viele gleichartige Versuche anzustellen; andererseits kommt es darauf an, die Alge unter möglichst verschiedenen Verhältnissen leben zu lassen, um ein Urtheil über den Einfluss derselben zu gewinnen. Der grösste Theil meiner Versuche wurde mit selbst gezüchtetem Material angestellt, welches im Sommer und Herbst 1888 aus dem Neudörfer See bei Basel geholt wurde. Die jungen Netze wurden in sehr verschieden grossen Gefässen cultivirt, auf derem Grunde eine Schicht von Lehm und Sand sich befand. Diese Gefässe wurden theils im Zimmer, theils im Freien bald kälter, bald wärmer, bald lichter, bald schattiger aufgestellt. Am besten gelang die Cultur in grossen Zinkkästen, welche während des Sommers in einem Gewächshaus standen. Besondere Vorschriften für die Cultur sind kaum anzuführen. Die Hauptsache ist, dass man beständig aufpasst, für neues Wasser, neuen Grund von Zeit zu Zeit sorgt, die directe Sonne je nach der Grösse der Wassermasse je nach der Jahreszeit einwirken lässt. Es ist selbstverständlich, dass die Culturen im Frühjahr und Sommer am üppigsten gedeihen, wenn es auch gelingt, den ganzen Winter hindurch die Alge zu erhalten. Für die Zimmercultur sind die Monate October bis Januar die schlimmsten; zu dieser Zeit vermehren sich die Parasiten und Feinde der Algen, seien es Flagellaten oder Pilze, wie besonders Chytridium hydrodictyi A. Br. in verheerendster Weise, und vernichten die wenig widerstandsfähigen Algen. Doch kann man dieselben retten und bewahren durch Cultur in Salzlösungen, in welchen die Parasiten nur geringe Macht haben.

Neben dem Material aus Neudorf wurden auch frische Netze aus den Teichen der Umgebung von Freiburg untersucht. Ich verdanke dieselben der grossen Liebenswürdigkeit des Herrn Prof. Klein, welcher mich mehrere male mit neuem Material versorgt hat.

Für die im Folgenden beschriebenen vielfältigen Versuche, bei welchen die Netze in verschiedenartigen Nährlösungen cultivirt wurden, ist meistens filtrirtes Regenwasser als Lösungsmittel benutzt worden.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0359-2

Abschnitt II.

Die ungeschlechtliche Fortpflanzung.

1. Ueber die Methode, Zoosporenbildung hervorzurufen.

Die Bedingungen der Zoosporenbildung, seien es innere oder äussere, sind bisher sehr wenig erforscht worden. Doch ist es eine jedem Algologen bekannte Thatsache [1]), dass man bei Algen wie Ulothrix, Oedogonium, Vaucheria, die Bildung der Zoosporen hervorrufen kann, wenn man aus dem Freien geholte Exemplare in frisches Wasser bringt. Walz [2]) zeigte, dass für diese Wirkung des Wassers der in ihm gelöste Sauerstoff allein in Betracht kommt. Ferner wies Cornu [3]) darauf hin, dass auch die Temperaturverhältnisse bei der Geburt der Schwärmsporen eine Rolle spielen, da Oedogonium aus einem kalten in ein warmes Zimmer gebracht, Zoosporen bildet. Famintzin [4]) konnte bei Protococcusarten durch Salzlösung von 3% die Zoosporenbildung aufheben, sie durch Verdünnung mit Wasser wieder hervorrufen; es gelang ihm überhaupt, durch Veränderung des Mediums diese Algen zu verschiedenen Entwickelungsformen zu bringen.

Die ungeschlechtliche Fortpflanzung ist also bei gewissen Organismen von äussern Verhältnissen abhängig, und es fragt sich nun, wie Hydrodictyon sich in dieser Beziehung verhält. Wichtiger ist noch die Frage, welche in den erwähnten Arbeiten nicht in Betracht gezogen worden ist, in wieweit die bezeichneten äussern Bedingungen wirklich die Zoosporenbildung ursächlich bedingen, oder nur die blosse Veranlassung zur Bildung werden, nachdem dieselbe in Folge des Reifezustandes der Zelle im Wesentlichen vorbereitet ist. Ich habe versucht, bei Hydrodictyon auch dieser Frage näher zu treten.

Meine Versuche haben gezeigt, dass Hydrodictyon zu jeder beliebigen Zeit des Jahres Zoosporen zu bilden im Stande ist, dass es dieselben bilden muss, sobald bestimmte äussere Bedingungen auf die Zelle einwirken. Die Methode besteht einfach darin, die Netze in einer Nährsalzlösung von 0,5—1% einige Zeit zu cultiviren und darauf in frisches Wasser zu bringen. Die angewandte Nährlösung entspricht in ihrer Zusammensetzung derjenigen von Knop. Die Mischung der Salze besteht aus 1 Th. salpetersaurem Kali, 1 Th. schwefelsaurer Magnesia, 1 Th. phosphorsaurem

---

1) Vgl. Strasburger, Wirkung des Lichtes und der Wärme auf Schwärmsporen. Jenaische Zeitschrift für Naturw. XII. S. 564.

2) Walz, Beitrag zur Kenntniss der Zoosporenbildung der Algen. Botan. Zeitung 1868. No. 31.

3) Cornu, Comptes rendus 1877. T. LXXXV. S. 860.

4) Famintzin, Die anorganischen Salze als Hülfsmittel zum Studium der Entwickelung niederer chlorophyllhaltiger Organismen. Mélanges biolog. Acad. Imp. de St. Pétersbourg. T. VIII. 1871.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0360-3

Kali und 4 Th. salpetersaurem Kalk. In der Lösung gewinnen nach wenigen Tagen die Zellen ein lichtgrünes Aussehen, indem die Reserve-Stärke [1]), welche in grosser Menge im Chlorophyllkörper sich eingelagert hat, verschwindet, und das reine Grün desselben mit den Amylonkernen hervortritt. Im Sommer genügt ein Aufenthalt von 2—3 Tagen, um in den Zellen die Neigung zur Zoosporenbildung zu erregen, nach 24 Stunden kann schon ein Theil der Zellen Zoosporen bilden. Bei ungünstiger Witterung, z. B. im Winter, muss die Alge dagegen länger in der Nährsalzlösung verweilen, und es bedarf eines längeren Zeitraums, bis die meisten Zellen zur Fortpflanzung übergehen.

Der Versuch gelingt nicht nur mit frisch aus dem Freien stammenden Netzen, welche an und für sich häufig in den ersten Tagen im Wasser Zoosporen bilden; er gelingt bei Netzen, die auf alle mögliche Weise cultivirt worden sind, bei Netzen, die in Folge der Zimmercultur in einen vollkommen indifferenten Zustand gerathen sind, so dass kein anderes Mittel sie mehr zur Fortpflanzung veranlassen kann. Solche Netze, schmutzig gelb bis röthlich gefärbt, sterben schliesslich im Wasser ab, und in Fällen, wo die Netze dem Tode sich schon nähern, gelingt sogar der Versuch noch bei einem Theil der Zellen.

Im Allgemeinen darf man sagen, dass der Versuch, die Zoosporenbildung hervorzurufen, mit einer bei Organismen seltenen Sicherheit und Exaktheit verläuft, dass die Nährlösung allen Netzen, mögen sie herstammen, wo sie wollen, die lebhafteste Neigung zur Zoosporenbildung verleiht. Es war vorauszusetzen, dass die Concentration der Nährlösung bedeutungsvoll ist, dass eine obere und untere Grenze für ihre Wirkung existirt. Die erstere wird dadurch bedingt, dass die Zellen bei hoher Concentration leicht absterben; halten sie dieselbe aus, so gelingt noch der Versuch, nur dass der Aufenthalt im Wasser bis zur Zoosporenbildung gewöhnlich verlängert wird. Das Wassernetz erträgt relativ hohe Concentrationen, sodass es noch in einer 4% Lösung bei allmähliger Angewöhnung lebendig bleibt. In Wasser langsam übergeführt, bilden die Zellen Zoosporen.

Wird auf der andern Seite die Concentration der Nährlösung unter 0,5% verringert, so hängt die Wirkung sehr von dem Lebenszustand der Zellen ab, da bei gut cultivirten schon eine Lösung von 0,1% die Zoosporenbildung anregen kann, bei schlecht cultivirten dagegen nicht. In allen Fällen ist das Resultat nicht mehr so sicher, da bei schwächerer Concentration die Nachwirkungen der vorhergehenden Culturweise sich leichter bemerklich machen.

Die chemische Zusammensetzung der Nährlösung braucht nicht nothwendig der angegebenen Mischung zu entsprechen; der Versuch gelingt

1) Ich unterscheide Pyrenoidstärke und Reservestärke; erstere findet sich in den Amylonkernen, letztere im übrigen Theile des Chlorophyllkörpers.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0361-9

selbst mit einzelnen Salzen, wenn auch lange nicht so allgemein und so sicher zu jeder Zeit. So kann das salpetersaure Kali in Lösung von 0,5 bis 1% die Zoosporenbildung anregen, ebenso der salpetersaure Kalk, das phosphorsaure Kali. Dagegen misslingen die Versuche mit schwefelsaurer Magnesia und zwar weil schon eine 0,5% Lösung die Zellen sehr rasch tödtet. Andere Salze wie Chlornatrium, Chlorammonium, kohlensaures Natron wirken schlecht oder gar nicht, sodass doch thatsächlich nur die für die Ernährung wichtigen Salze, mit einander vereinigt, das beste Resultat in allen Fällen liefern. Weil nun die Nährsalze in Concentrationen von 0,1—4% wesentlich dieselbe Wirkung ausüben, ergibt sich schon daraus mit grosser Wahrscheinlichkeit, dass die Salze hauptsächlich durch ihren Einflus auf die Ernährung wirksam sind, während ihre physikalischen Eigenschaften, besonders ihre Wasser entziehende Kraft erst in zweiter Linie in Betracht kommen.

In der Nährlösung halten sich die Netze viele Wochen, ja Monate hindurch in gleichem Zustande, und bewahren ihre Fähigkeit, Zoosporen zu bilden. Dieselben konnten hervorgerufen werden bei Culturen noch nach einem halben Jahre. Allerdings bemerkt man bei so langer Dauer des Versuches, dass die Zellen nicht mehr so gleichmässig und schnell die Zoosporen erzeugen. Meistens entwickeln sich auch, wenn die Cultur sich selbst überlassen wird, andere Algen in üppigster Weise und überwuchern die Zellen des Wassernetzes.

2. Der Einfluss von Wärme und Licht auf die Zoosporenbildung.

Die Herbeiführung der Zoosporenbildung mit Hülfe der Nährlösung gelingt nur dann sicher, wenn noch andere äussere Einflüsse, vor allem Licht und Wärme mitwirken. Die Wärme hat für den Process dieselbe Bedeutung wie für alle Lebensvorgänge, und seine Abhängigkeit von dem Wärmegrad der Umgebung ist ebenso auffällig wie bei dem Wachsthum. Das Temperaturminimum liegt übrigens relativ sehr hoch im Vergleich mit andern Algen. Denn während Ulothrix[1]) z. B. in einem Wasser von 0° Zoosporen bilden kann, vermag Hydrodictyon es nicht unter 8° C. Die Culturen der aus Nährlösung in Wasser gebrachten Netze können unverändert Wochen lang in einem Zimmer am Fenster stehen, wo die Temperatur cc. 8—10° beträgt; sowie sie in ein warmes Zimmer gebracht werden (16—20°), entstehen in ihnen gleich Zoosporen. In diesem Falle bildet die Temperaturerhöhung der Umgebung die Veranlassung für die eigentliche Bildung der Zoosporen.

Der gesammte Verlauf des Processes, die Einwirkung der Nährlösung, des Wassers u. s. w. geht bei hoher Durchschnittstemperatur viel lebhafter

1) Dodel-Port, Jahrb. für wiss. Botanik. X. 1876. S. 484.

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0362-4

vor sich, so z. B. im Thermostaten bei 28° mit gleichzeitiger Beleuchtung. Das Temperatur-optimum und Maximum ist indessen nicht näher bestimmt worden.

Auffallender ist die Wirkung des Lichtes auf die Zoosporenbildung. Bisher gilt allgemein, dass dieselbe vom Licht mehr oder weniger unabhängig ist, in gewissen Fällen sogar von der Dunkelheit begünstigt wird [1]). Ich habe früher nachgewiesen [2]), dass sie z. B. bei Oedogonium nach mehrtägigem Aufenthalt im Dunkeln in Zuckerlösung stattfindet. Bei dem Wassernetz dagegen hindert meistens schon ein zweitägiger Aufenthalt im Dunkeln die Zoosporenbildung; es geht sogar soweit, dass die Alge, welche im Sommer aus 0,5 Nährlösung in Wasser gebracht und gleich dunkel gestellt wird, nach den ersten 24 Stunden keine jungen Netze erzeugt, während in der beleuchteten Cultur nach derselben Zeit eine grosse Menge von solchen sich entwickelt haben.

Es fragt sich, ob das Licht sowohl für den Aufenthalt der Zellen in der Nährlösung als auch im Wasser gleich bedeutungsvoll ist. Am besten gelingt der Versuch, wenn das Licht in beiden Stadien auf die Culturen einwirkt; indessen scheint es, dass besonders für den Aufenthalt im Wasser das Licht erforderlich ist, denn der Versuch gelingt noch — allerdings nicht so sicher —, wenn man die Netze in der Nährlösung im Dunkeln cultivirt und die Wassercultur beleuchtet. Hat die letztere im Licht gestanden und mit der Zoosporenbildung begonnen, so kann dieser Process auch ein wenig im Dunkeln weitergehen, besonders wenn man das Wasser durch eine 1% Lösung von Maltose ersetzt.

Alle Versuche weisen daher auf die grosse Abhängigkeit der Zoosporenbildung vom Lichte hin. Um so überraschender war daher die Beobachtung einer unter besondern Umständen erzogenen Cultur, bei welcher sich selbst nach achttägigem Aufenthalt im Dunkeln Zoosporen entwickeln liessen. Doch auch in diesem Ausnahmefall begünstigte stets das Licht die Bildung der Zoosporen. In jedem Falle erfordert diese Abhängigkeit ein Erklärung, besonders weil sie auch für die ungeschlechtliche Fortpflanzung gegenüber der geschlechtlichen charakteristisch ist.

Die Bedeutsamkeit des Lichtes für die Zoosporenbildung erinnert lebhaft an die gleiche Erscheinung, welche für die Bildung der Zellhaut und für das Wachsthum von Zygnema von mir nachgewiesen wurde [3]). Auch hier für Hydrodictyon kommt ein Mangel an Nährstoffen in den Dunkelculturen nicht in Betracht. Es ist sogar sehr merkwürdig, wie äusserst langsam die Zellen im Dunkeln ihre organische Substanz verbrauchen. Ich kenne bisher keine Alge, welche so lange im Dunkeln in reinem

1) Vergl. z. B. Rostafinski und Woronin, Ueber Botrydium granulatum Bot. Ztg. 1877. S. 667.

2) Klebs, Untersuchungen aus dem Tübinger Institut. Bd. II. S. 547.

3) Klebs l. c.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0363-0

Wasser zu leben vermag; standen mir doch stets Dunkelculturen von 3—4 Monaten zur Verfügung, und ich habe lebende Zellen beobachtet, welche ein halbes Jahr lang im Dunkeln gelebt haben.

Das Licht muss im Verlauf der Zoosporenbilduug an irgend einer Stelle eingreifen, und zwar zu der Zeit, in welcher die nicht sichtbaren Vorbereitungen in den Zellen vor sich gehen. Die Annahme, dass es sich um thermische Wirkungen des Lichts handelt, ist ausgeschlossen, da eine directe Bestrahlung durch die Sonne nicht nothwendig ist, es auch nie gelang, das Licht blos durch Wärme su ersetzen. Augenscheinlich löst das Licht chemische Processe aus, und zwar um so lebhafter, je intensiver es wirkt. Jene erwähnten Ausnahmefälle lassen sich dann erklären durch die Annahme, dass diese vom Licht erregten Processe schon früher stattgefunden und die Produkte sich erhalten haben, sodass die Zoosporenbildung im Dunkeln weiter fortgehen kann.

Die wichtige Frage, in welcher Weise das Licht bei der Zoosporenbildung wirksam ist, lässt sich nicht sicher beantworten; kennen wir doch seine Rolle so wenig bei viel bekannteren Erscheinungen des Pflanzenlebens. Man könnte daran denken, dass das Licht chemische Processe sui generis, Synthesen besonderer Stoffe, Eiweisssubstanzen etc. einleitet, welche für die Zoosporenbildung nothwendig sind. Bisher haben sich derartige Lichtwirkungen nicht nachweisen lassen; dagegen weiss man, dass das Licht bei der Zersetzung der Kohlensäure betheiligt ist, und ferner hat Pringsheim [1]) die wichtige Thatsache entdeckt, dass das intensive Licht die Oxydation in der Zelle befördert. An und für sich sollte man entscheiden können, ob die Zoosporenbildung in irgend welcher Weise mit der Assimilation zusammenhängt, dadurch dass man dieselbe ausschliesst. In der That gelingt es nicht unter diesen Umständen, die Zoosporenbildung zu beobachten, was aber nichts beweist, da gerade die Versuchsbedingungen die Verhinderung bewirkt haben können. Bei der von mir [2]) für Zygnema angewandten Methode, die Algen in concentrirter Magnesiumoxyd-Lösung zu cultiviren — wobei in den ersten Tagen keine Assimilation nachweisbar ist — blieben die Zellen mit lebhafter Neigung zur Zoosporenbildung unverändert, während sie in etwas verdünnteren Lösungen Zoosporen erzeugten. Es liess sich nicht entscheiden, ob die Zoosporenbildung durch den Mangel der Assimilation oder durch Nebenwirkung des Magnesiumoxyds verhindert wurde.

Nimmt man den Zusammenhang mit der Assimilation an, so könnte derselbe nach verschiedenen Richtungen sich geltend machen. Die chemischen und physikalischen Eigenschaften des Zellsaftes könnten in Folge der Assimilation eine günstige Beschaffenheit annehmen, oder es könnte

1) Pringsheim, Ueber Lichtwirkung und Chlorophyllfunction. Jahrb. für wiss. Bot. XII. 1879—81. S. 341; ferner ebenda Bd. XIII. 1882. S. 395.

2) Klebs l. c. S. 543.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0364-6

der entstehende Sauerstoff die Hauptrolle spielen. Der Sauerstoff ist unzweifelhaft eine nothwendige Bedingung für die Zoosporenbildung, welch' letztere in einem ausgekochten Wasser, in einem luftdicht verschlossenen Gefäss unterbleibt. Andererseits aber lässt sich nicht nachweisen, dass der Mangel an Sauerstoff im Dunkeln in Betracht kommt, und es zeigte sich sogar, dass eine lebhafte Zufuhr von frischer Luft mit Hülfe eines Aspirators das Licht nicht ersetzen kann. Aber vielleicht entsteht im Licht durch den Assimilationsprocess activirter Sauerstoff, welcher die Zoosporenbildung begünstigt, eine Annahme, welche Walz[1]) gemacht hat. Wir wissen aber durch die Untersuchungen Pfeffers[2]), dass die Entstehung von activirtem Sauerstoff in der Pflanze nicht nachweisbar ist, dass der erzeugte Sauerstoff beim Übergang in den Zellsaft und nach aussen nicht activirt ist. Allerdings lässt Pfeffer die Möglichkeit offen, dass der Sauerstoff bei seiner Entstehung im Chlorophyllkorn activirt werden könnte. Ebensowenig nachweisbar erscheint es, dass das intensive Licht, nach der Ansicht von Pringsheim[3]), besondere Oxydationsvorgänge hervorruft, welche bei der Zoosporenbildung betheiligt sind.

So lässt sich nach keiner Seite hin entscheiden, warum das Licht die Zoosporenbildung befördert, und man wird sich mit dem allgemeinen Ausspruch begnügen müssen, dass dasselbe besondere chemische Processe, seien es Reductions- oder Oxydationsprocesse anregt, welche für die Zoosporenbildung wichtig sind.

3. Ueber den Einfluss des Wassers auf die Zoosporenbildung und über den Zellsaftdruck.

Die in der 0,5—1% Nährlösung cultivirten Zellen des Wassernetzes bilden in der Lösung trotz ihrer lebhaften Neigung keine Zoosporen, sondern erst, nachdem sie in reines Wasser gebracht worden sind. Das ist indess nicht ausnahmslos, da man nicht selten, namentlich in der ersten Zeit, einzelne Zellen beobachten kann, welche in der Nährlösung selbst noch von 1% Zoosporen erzeugen. Im Sommer 1890 bemerkte ich sogar bei einer in vollster Vegetation begriffenen Cultur, dass dieselbe nach kurzem Aufenthalt (2—3 Tage) in 0,5 Nährlösung ungemein lebhaft Zoosporen bildete, obwohl unter diesen Umständen eine regelmässige Netzbildung nicht erfolgen kann. In diesem Falle verhinderte erst eine 1% Lösung die Bildung. Jedenfalls erfordert die Regel, dass die Nährlösung Zoosporen erregend, aber nicht erzeugend wirkt, eine Erklärung. Zunächst würde man wieder auf den Gedanken kommen, dass das Wasser durch

---

1) Walz, Bot. Ztg. 1868. No. 31.

2) Pfeffer, Beiträge zur Kenntniss der Oxydationsvorgänge in lebenden Zellen. 1889. S. 478—80.

3) Pringsheim l. c.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0365-2

seinen Sauerstoffgehalt die Veranlassung zur eigentlichen Bildung spiele, wie es nach Walz bei andern Algen stattfindet. Frisches sauerstoffhaltiges Wasser wirkt auch bei Hydrodictyon anregend auf die Zoosporenbildung ein; es kann sehr wohl den Reiz abgeben für Auslösung dieses Processes, wenn derselbe vorbereitet ist, und ist in dieser Beziehung für die Zoosporenbildung wichtiger als für die Gametenbildung. Indessen kommt dieses Moment nicht allein, wahrscheinlich auch nicht in erster Linie in Betracht, da in der Nährlösung namentlich in der ersten Zeit lebhafte Assimilation herrscht, überhaupt Sauerstoff in genügendem Masse vorhanden ist.

Das Wasser wird vielmehr dadurch vor allem als auslösender Reiz wirken, dass es aus der Umgebung der Zellen die Salze fortschafft, welche neben ihrer Zoosporen erregenden Wirkung durch andere Eigenschaften hemmend wirken. Es folgt das ohne Weiteres aus der Thatsache, dass in verdünnteren Nährlösungen z. B. von 0,08—0,1% sehr häufig die Zoosporenbildung bei zahlreichen Zellen direct eintritt, ohne Mitwirkung des frischen Wassers. Die Salzlösung könnte von einer gewissen Concentration ab hinderlich sein, indem ihre wasserentziehende Eigenschaft die in ihr lebenden Zellen beeinflusst. Indessen kann dieser Einfluss nur ein geringer sein; und dass er nicht in erster Linie in Betracht kommt, beweist die Thatsache, dass Hydrodictyon aus 0,5% Nährlösung in eine 10% Rohrzuckerlösung übergeführt, sehr lebhaft Zoosporen bildet, obwohl die letztere Lösung sehr viel stärker Wasser entziehend wirkt, als die erstere. Dagegen wird bei höherer Concentration von 1% ab die Wasser anziehende Kraft der Nährlösung bei der Hemmung wesentlich mitwirken.

Eine andere Möglichkeit besteht darin, dass schon aus einer 0,5—1% Lösung die Salze in zu grosser Menge in den Zellsaft treten und dann neben ihren fördernden Einflüssen zugleich eine Hemmung bewirken. Bringt man die Algen aus der Nährlösung in frisches Wasser, so geht der hemmende Ueberschuss der Salze wieder heraus, und die Zoosporenbildung kann erfolgen. Für die Entziehung des Ueberschusses ist nicht reines Wasser nothwendig, sondern andere selbst stärker concentrirte Lösungen wie die des Rohrzuckers von 10% wirken in derselben Richtung, indem sie die Exosmose der Salze veranlassen.

Bei dieser Ansicht wird vorausgesetzt, dass Eintritt und Austritt der Nährsalze bei den Zellen stattfindet. Nicht zweifelhaft ist es, dass die Nährsalze in die Zelle eintreten, was aus ihrer raschen Wirkung auf schlecht cultivirte Zellen in deutlichster Weise hervorgeht. Bei warmem sonnigem Wetter wird die aufgehäufte Reserve-Stärke in solchen Zellen schon nach 24 Stunden verarbeitet, und dieser Process ist durchaus an das Vorhandensein der Nährsalze gebunden. Die Wirkung der Nährsalze für die Zoosporenbildung beweist nicht minder ihr Eintreten in die Zelle. Ueberhaupt steht jetzt von vornherein dieser Ansicht nichts mehr im

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0366-8

Wege, nachdem von Pfeffer[1]), Wieler[2]), mir selbst[3]), Janse[4]) und De Vries[5]) nachgewiesen worden ist, dass die verschiedenartigsten anorganischen wie organischen Substanzen in die Zelle eintreten können. Bezüglich des Austrittes von Stoffen aus der Zelle sind noch wenige Beobachtungen bisher gemacht worden. Es handelt sich hier nicht um die bekannte Erscheinung, dass lebende Zellen im Allgemeinen die in ihnen enthaltenen Stoffe nur in geringem Masse exosmiren lassen. Die Frage ist vielmehr, ob die Zellen, welche in Folge der Cultur Salze aufgenommen haben, einen Theil derselben wieder abgeben, wenn sie aus der Lösung in Wasser kommen. Versuche darüber rühren von Janse[6]) her, welcher zu dem Schlusse kommt, dass die Extrameabilität des Protoplasten nicht existirt und dass es sich wahrscheinlich um eine fundamentale Eigenschaft derselben handle. Das wäre nun sehr merkwürdig und eines sehr entscheidenden Beweises bedürftig, den Janse mit seinen wenigen und mehrdeutigen Versuchen nicht geliefert hat, worauf neuerdings Pfeffer[7]) mit Nachdruck hingewiesen hat. Pfeffer[8]) hat auch schon früher beobachtet, dass das in die lebenden Zellen eintretende Methylenblau nach einiger Zeit wieder herausgeht, und dass diese Exosmose mit Hülfe verdünnter Säuren sehr rasch vor sich gehen kann. Ueberhaupt muss bei dem Stoffwechsel der Zellen, Ein- und Austritt von Substanzen nothwendiger Weise erfolgen. Für jenen Fall, wo ein Uebertritt von Stoffen aus dem umgebenden Medium in die Zellen bemerkbar ist, gilt mindestens die grosse Wahrscheinlichkeit, dass auch ein Austritt stattfindet, wenn die osmotischen Verhältnisse des Mediums plötzlich verändert werden. Es ist nicht nothwendig, ja unwahrscheinlich, dass die austretenden Stoffe den eintretenden quantitativ gleich bleiben, da ein Theil der letzteren in den Stoffwechsel hineingezogen werden kann.

Meiner eigentlichen Aufgabe liegt eine eingehendere Behandlung der hier in Frage kommenden Probleme zu fern, und die hier zu berücksichtigenden Momente sind in dem neuesten Werk von Pfeffer in so allseitiger und kritischer Weise dargestellt worden, dass ich darauf verweise. Anfangs hoffte ich, dass vielleicht eine Erkenntniss der diosmotischen Ver-

---

1) Pfeffer, Ueber Aufnahme von Anilinfarben in lebende Zellen. Untersuchungen aus dem Tübinger Institut Bd. II.

2) Wieler, Bericht der bot. Gesellsch. 1887. Bd. V. S. 375.

3) Klebs, Untersuchungen aus dem Tübinger Institut. Bd. II. S. 540.

4) Janse, Die Permeabilität des Protoplasmas. 1888.

5) de Vries, Ueber den isotonischen Coefficient des Glycerins. Bot. Ztg. 1888. No. 15; id. ebenda 1889. No. 19—20.

6) Janse l. c. S. 60—70.

7) Pfeffer, Zur Kenntniss der Plasmahaut und der Vacuolen nebst Bemerkungen über den Aggregatzustand des Protoplasmas und über osmotische Vorgänge. Leipzig 1890. S. 142—143.

8) Pfeffer, Untersuchungen aus dem Tübinger Institut. Bd. II. S. 286 u. w.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0367-3

hältnisse in den Zellen engere Beziehungen zur Fortpflanzung entdecken liessen. Ich habe in Folge dessen eine ganze Reihe Versuche über den osmotischen Druck des Zellsaftes bei Hydrodictyon angestellt, was hier an dieser Stelle nur eine kurze Erwähnung finden möge. Die Versuche sind negativ ausgefallen, insofern die gewünschten Beziehungen bisher nicht erkannt wurden; nach anderer Seite haben sie doch vielleicht ein gewisses Interesse, weil sie einen Punkt in der Lehre des Zellsaftdruckes berühren, welcher noch wenig behandelt ist, nämlich die Abhängigkeit desselben von äussern Verhältnissen.

Der Zellsaftdruck oder die Turgorkraft der Zelle beruht bekanntlich auf der Wasser anziehenden Eigenschaft der gelösten Salze. Mit dem Wachsthum der Zelle ändert sich die Turgorkraft, indem sie von der Entstehung an allmählich zunimmt bis zu einer gewissen Stärke, welche bis zum Ende des Lebens nach den bisherigen Beobachtungen beibehalten wird [1]). Diese Veränderung des Zellsaftdruckes, welche man in eine causale Beziehung zu den in der Zelle sich abspielenden Wachsthumsvorgängen setzt, wird auf in der Zelle selbst liegende Gründe zurückgeführt. Andererseits ist durch die Untersuchungen Pfeffers [2]) bekannt, dass in Folge eines äusseren Anlasses plötzliche Aenderungen der Turgorkraft bei jenen Pflanzen eintreten, welche für Druck, Stoss u. s. w. empfindlich sind, wie Mimosa, Cynareen. Hierbei handelt es sich augenscheinlich um eigenartig ausgebildete Erscheinungen; es drängt sich aber die allgemeine Frage auf, ob nicht auf alle lebende Pflanzenzellen die äusseren Verhältnisse auch in Beziehung auf den Zellsaftdruck von massgebendem Einflusse sind. Die neueren Beobachtungen zeigen, wie durch Einwirkung des Salzgehaltes des Mediums der Zellsaftdruck erhöht werden kann [3]). Meine Erfahrungen an den Zellen des Wassernetzes weisen aber noch weiter darauf hin, dass alle möglichen äussern Einflüsse bedeutungsvoll werden können, weil der Zellsaftdruck in engstem Zusammenhange mit der Ernährung der Zellen steht.

Eine Vorstellung von der Grösse des Zellsaftdruckes gewinnt man, wie Nägeli [4]) und besonders De Vries [5]) erwiesen haben, mit Hülfe der

---

1) de Vries, Untersuchungen über die mechanischen Ursachen der Zellstreckung. Halle 1877; vgl. ferner die neue Arbeit Wortmanns, Beiträge zur Physiologie des Wachsthums. Bot. Ztg. 1889.

2) Pfeffer, Physiologische Untersuchungen 1873. S. 96. id. Zur Kenntniss der Plasmahaut etc. 1890. S. 187 (des Sep.).

3) Vergl. auch die Arbeit von Fr. Eschenhagen, Ueber den Einfluss von Lösungen verschiedener Concentration auf das Wachsthum von Schimmelpilzen. Stolp 1889.

4) Nägeli, Pflanzenphysiologische Untersuchungen I. 1885. Primordialschlauch.

5) Vergl. besonders unter dessen Arbeiten: de Vries, Untersuchungen über die mechanischen Ursachen der Zellstreckung. Halle 1877. S. 33; id. Eine Methode zur Analyse der Turgorkraft. Pringsheim's Jahrb. für wiss. Botanik. 1884. XIV.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0368-9

plasmolytischen Methode, indem die Concentration einer Salzlösung, z. B. von Salpeter, bestimmt wird, welch eben merkliche Plasmolyse hervorruft. Diese Lösung besitzt ungefähr die gleiche osmotische Kraft wie der Zellsaft. Anfangs wurde auch versucht, den Salpeter zu benutzen; es wurde indessen aufgegeben, weil die Resultate zu unsicher waren. Salpeter dringt in relativ kurzer Zeit in die Zellen ein, und bewirkt vor allem eine Schädigung der Zellen, sodass dieselben, obwohl noch lebendig, sehr unregelmässig plasmolysiren. Besser gelangen die Versuche bei Anwendung der Knop'schen Nährlösung, welche auch um so lieber benutzt wurde, als die Algen längere Zeit bei relativ hohen Concentrationen lebend blieben. Die interessante Frage nach der Wirkung der einzelnen Bestandtheile blieb vorläufig unberücksichtigt.

Die Versuche, den Zellsaftdruck mit Hülfe der Nährlösung zu bestimmen, zeigten bald in welch hohem Grade derselbe variirt und wie die Art und Weise der Cultur dabei eine bestimmende Rolle ausübt. Die Grenzen, innerhalb welcher die Turgorkraft schwankt, bewegen sich in Gewichtsprozenten der isotonischen Nährsalzlösung ausgedrückt, zwischen 1,8 und 4%, sind also weit auseinander liegend. Die Minimalwerthe gelten für Zellen, welche lange Zeit im Dunkeln gelebt haben; die Maximalwerthe für Zellen, welche in kleinen Gefässen sehr sonnig cultivirt worden waren. Versucht man nun zu entscheiden, in welchem Grade durch die plasmolytische Methode ein Eintritt der Nährsalze sich nachweisen lässt, so ist der Erfolg durchaus verschieden, je nach dem Ernährungszustand der für den Versuch benutzten Netze. In Netzen, welche durch Zimmercultur mit Nahrungsstoffen überladen sind, steigt die Turgorkraft der Zelle, da auch im Zellsaft eine Ansammlung von Stoffen erfolgt. Wenn man solche Netze, deren plasmolytischer Grenzwerth durch 3% Nährlösung bestimmt ist, in eine 0,5—1% Nährlösung cultivirt, bemerkt man die auf den ersten Blick höchst überraschende Erscheinung, dass der Zellsaftdruck beträchtlich sinkt, trotzdem es zweifellos ist, dass Salze in den Zellsaft eintreten; der Grenzwerth beträgt dann 2,6% Nährsalzlösung. Die eindringenden Nährsalze bewirken, wie schon das ganze Aussehen der Zellen beweist, wesentliche chemische Veränderungen im Protoplasma und höchst wahrscheinlich auch im Zellsaft, in Folge dessen Verbindungen von geringerer osmotischer Kraft entstehen. Anders verhalten sich die Zellen, welche in lebhaftem Wachsthum begriffen sind, und an und für sich einen geringeren Zellsaftdruck besitzen. Bei ihnen zeigt sich durch Cultur in 0,5 bis 1% Nährlösung in der ersten Zeit anscheinend keine Veränderung, oder eine geringe Erhöhung des Zellsaftdruckes, welche allmählig sich steigert, je länger der Versuch dauert. Doch habe ich in langer Cultur, selbst in 2—3% Nährlösung, nur selten Werthe erhalten, welche das Maximum des Druckes überschritten, das bei Netzen aus lange stehenden Wasserculturen beobachtet wurde. Wie leicht ersichtlich, lässt sich wegen der

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0369-7

entgegengesetzten Wirkungen der Nährlösung, ihren Turgor herabsetzenden und ihren Turgor erhöhenden Eigenschaften kein sicherer Schluss über die Menge der eintretenden Nährsalze ziehen. Bei der Entscheidung der anderen Frage, ob die Nährsalze aus den Zellen heraustreten, bieten sich ähnliche Schwierigkeiten dar. Allerdings lässt sich feststellen, dass bei Netzen, welche in der Nährlösung ihren Zellsaftdruck herabgesetzt haben, derselbe noch etwas sinkt, wenn man sie in Wasser überführt, dass ebenso bei Netzen, welche in 2—3% Nährlösung cultivirt wurden, nach dem Uebergang in Wasser geringere Turgorkraft zeigten, doch sind die Unterschiede nicht immer sehr prägnant, so dass kein zu grosses Gewicht darauf gelegt werden kann. Man könnte selbst die Ansicht aufstellen, dass trotz einer deutlichen Herabsetzung des Turgors im Wasser kein Heraustreten der Salze stattgefunden hat, sondern dass durch die Veränderung des Mediums innere Veränderungen des Stoffwechsels der Zelle veranlasst sind, welche dazu geführt haben. Es ist sogar sehr wahrscheinlich, dass bei jenen Zellen mit hohem Zellsaftdruck derselbe durch einfache Cultur in frischem Wasser bei sonst günstigen äusseren Bedingungen verringert wird.

Neben dem Einfluss des Mediums spielt jedenfalls auch das Licht eine gewisse Rolle bei den Veränderungen des Zellsaftdruckes, vor allem weil die Ernährungsprocesse von ihm abhängen. Jene chemischen Umsetzungen, welche durch die Nährsalze eingeleitet werden, geschehen wesentlich nur im Licht, so dass z. B. die Auflösung der Reservestoffe durch das Licht sehr befördert wird. Dabei muss natürlich auch eine gewisse Höhe der Temperatur mitwirken. Ausserdem scheint nun aber noch die Temperatur eine ganz besondere Wirkung auszuüben. Denn in Nährsalzlösung von 2%, welche 24 Stunden hindurch bei 28° gehalten wurde, sank der Zellsaftdruck z. B. von 4 auf 3,6 Nährlösung, was nicht durch erhöhte Athmung zu erklären ist, weil durch dieselbe nur sehr langsam die Zellsaftbestandtheile vermindert werden. Stellte man die Nährlösung wieder ans Licht bei gewöhnlicher Temperatur, so stieg der Zellsaftdruck wieder.

Wenn auf der einen Seite die wichtige Thatsache sich aus der Beobachtung ergiebt, dass der Zellsaftdruck in hohem Grade von der Aussenwelt abhängig erscheint, so folgt andererseits nichts sicheres daraus, was die Frage über den Ein- und Austritt von Salzen erhellen würde. Die von mir ausgesprochene Ansicht von der Wirkung des Wassers bei der Zoosporenbildung kann zwar als berechtigt, aber nicht als bewiesen gelten. Als andere Möglichkeit wäre die oben berührte Annahme zu erwägen, dass ohne Austritt von Salzen nach Ersetzung der Nährlösung durch Wasser, chemische Veränderungen der Zellsaftsubstanzen veranlasst würden, welche die Zoosporenbildung möglich machen.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0370-9

Wie es sich auch damit verhalte, so ist hervorzuheben, dass die hemmende Wirkung der Nährsalze nur in den allerersten Vorbereitungsstadien der Zoosporenbildung von Bedeutung ist. Sind diese Stadien durchlaufen, so hält die Nährsalzlösung die weitere Bildung nicht mehr auf. Wenn Hydrodictyon aus 0,5 Nährlösung ein bis zwei Tage im Wasser und bei Licht cultivirt und dann wieder in 0,5 Nährlösung gebracht wird, so geht die Zoosporenbildung mehrere Tage in derselben ruhig weiter; selbst in 1%, bisweilen in 2% gelingt es noch, diese Bildung zu beobachten, während bei höherer Concentration die hemmenden Wirkungen, die Wasser entziehenden Eigenschaften des Mediums, zu stark werden.

4. Der Einfluss organischer Substanzen auf die Zoosporenbildung.

Die Thatsache wurde schon hervorgehoben, dass die Zoosporenbildung in einer 10% Rohrzuckerlösung sich ereignen kann. Da indessen bei dieser Concentration stets eine Anzahl Zellen zu Grunde gehen, so ist es besser, nur eine Lösung von 5% zu benutzen. Die Versuche, die Zellen des Wassernetzes nach der Cultur in 0,5 Nährlösung durch 5% Zucker zur Zoosporenbildung zu nöthigen, gelingen mit derselben Sicherheit wie im Wasser. Ob die Zuckerlösung einen specifisch fördernden Einfluss auf die Zoosporenbildung ausübt, lässt sich schwer entscheiden. Man kann nur sagen, dass bei Netzen mit lebhafter Neigung in Zuckerlösung die Zoosporenbildung auch dann noch sehr allgemein vor sich geht, wenn die Lichtverhältnisse nicht mehr so günstig sind, wie sie die Wasserculturen verlangen.

Dagegen gibt es gewisse organische Substanzen, welche in auffälligerer Weise die Zoosporenbildung begünstigen. Hierzu gehört vor allem die Maltose, von der ein krystallinisches Präparat von Grübler zu Versuchen benutzt wurde. Bringt man frische oder gut cultivirte Netze in 1—2% Maltose, so tritt schon nach 2 Tagen Zoosporenbildung ein und zwar in einem Grade, wie es selbst bei den früheren Versuchen mit Nährlösung und Wasser nicht zu beobachten ist. Man kann mit Hülfe der Maltose in kürzester Zeit eine enorme Menge junger Netze bilden lassen, und zur Weitercultur benutzen. Wenn aus irgend welchen Gründen die Zoosporenbildung nicht in den ersten Tagen vor sich gehen kann, so erfolgt sie später unregelmässig oder gar nicht, weil die Maltoselösungen rasch sich verändern, Bacterien, Pilze, Flagellaten sich lebhaft in ihr entwickeln. Dasselbe findet statt bei höheren Concentrationen; die schädigenden Einflüsse werden zu stark, so dass z. B. bei einer 4—5% Lösung keine jungen Netze mehr entstehen, während in einer 3% Lösung solche sich noch bilden können. Aehnlich wie Maltose verhält sich eine Lösung von 1 bis 2% Dulcit, wenn auch das Resultat nicht immer so sicher ist.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0371-4

Die Wirkung der Maltoselösung unterscheidet sich von derjenigen der Nährlösung dadurch, dass erstere nicht bloss die Zoosporenbildung anregt, sondern dieselbe direct veranlasst. Auf der andern Seite aber kann die Maltose die Nährlösung nicht ersetzen, weil sie nicht in so allgemeiner und sicherer Weise wirksam ist. Eine gewisse Neigung zur Zoosporenbildung muss schon in den Zellen vorhanden sein, damit die Maltose ihre Wirkung ausüben kann. Sie ist nicht im Stande, indifferente Netze zur Zoosporenbildung zu bringen, und unter Umständen kann auch Gametenbildung in ihr eintreten. Für die Reaction in Maltose spielen die äussern Bedingungen, Licht und Wärme, dieselbe Rolle, wie bei der Nährlösung. Im Dunkeln bilden sich in der Maltoselösung gewöhnlich keine Zoosporen, doch ist bemerkenswerth, dass es geschehen kann, wenn Netze mit lebhafter Neigung zum Versuch benutzt werden, besonders wenn die Zellen, aus der Nährlösung in Wasser gebracht, einige Zeit beleuchtet worden waren.

Es ist jedenfalls interessant, dass eine organische Substanz so fördernd auf die Zoosporenbildung wirkt, wenn auch vielleicht geringe Mengen Aschenbestandtheile des Maltosepräparates dabei mitspielen. Mir erscheint es nicht zweifelhaft, dass die Maltose in die Zellen eindringt, in welchen sie eine deutliche Wirkung ausübt. Dieselbe macht sich besonders bemerkbar, wenn man die Zellen in der Maltoselösung ins Dunkle stellt. Nach 1—2 Tagen ist fast alle Stärke verschwunden, die Reserve- wie die Pyrenoid-Stärke, während sonst dieselbe erst nach 3—4 Wochen aufgebraucht ist. Im Zusammenhange damit steht die Beobachtung, dass im Protoplasma zahllose kleine ölartige Tröpfchen auftreten, was sonst bei Hydrodictyon nicht bemerkt wurde. Ein näheres Verständniss dieser Thatsachen ist bisher nicht erzielt worden, aber sie weisen unstreitig auf den Eintritt der Maltose in die Zellen hin, abgesehen von der Wirkung auf die Zoosporenbildung.

5. Die allgemeinen Bedingungen der Zoosporenbildung.

Die Kenntniss von den Bedingungen der Zoosporenbildung beschränkte sich bisher, wie früher (S. 356) angedeutet wurde, auf einige gelegentliche Beobachtungen und die nicht für alle Fälle gültige Ansicht von Walz, nach welcher der Sauerstoffgehalt des Wassers die Algen zur Zoosporenbildung veranlasst. Hier bei Hydrodictyon gelingt es, wie die vorhergehenden Abschnitte darlegen, ein wenig tiefer einzudringen und wenigstens aufzudecken, dass eine ganze Reihe der verschiedenen äusseren Bedingungen zusammenwirken müssen, damit die ungeschlechtliche Fortpflanzung stattfinden kann. Die Kenntniss dieser Bedingungen gestattet, die Alge zu jeder Zeit zu dieser Fortpflanzung zu zwingen, und dies Experiment gelingt bei Berücksichtigung aller Bedingungen mit der Sicherheit einer chemischen Reaction oder eines physikalischen Versuches.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0372-0

Bei jedem noch so einfachen Versuch mit Körpern der anorganischen Welt ist die nothwendige Voraussetzung für das Gelingen, dass der betreffende Körper die Eigenschaft besitzen muss, welche durch den Versuch zur äussern Erscheinung gebracht werden soll. Die Fähigkeit z. B. in einer bestimmten Form zu crystallisiren, ist eine unveränderliche Eigenschaft eines Salzes, sie beruht auf der unerklärlichen molecularen Structur desselben; die äusseren Bedingungen dienen nur dazu, diese Fähigkeit zur Thatsache zu machen. Ebenso ist die Fähigkeit in der characteristischen Weise Zoosporen zu bilden, eine unveränderliche unerklärliche Eigenschaft der Hydrodictyon-Zelle. Die äusseren Bedingungen sind es, die sie zur Entfaltung bringen. Die Hypothese des Transformismus erfüllt ein philosophisches Postulat, hat aber, soweit allen bisherigen Beobachtungen ein Gewicht beigelegt werden darf, keine Bedeutung für das physiologische Experiment, ebensowenig wie das periodische System der Elemente, welches zu der Annahme eines genetischen Zusammenhanges derselben führt, die Thatsache umstösst, dass die Elemente Eigenschaften besitzen, welche für unsere heutigen Methoden unveränderlich sind.

Die unveränderlichen Eigenschaften der Hydrodictyon-Zelle werden als die vererblichen bezeichnet, da sie jedem aus der Zelle stammenden Keim mitgegeben werden. Die vielfältigen Erörterungen in der neueren Zeit, welche durch zahlreiche Gelehrte, wie Darwin, Spencer, Sachs, Naegeli, Weismann, de Vries u. a. über das Problem der Vererbung angestellt worden sind, haben zu der Annahme geführt, die eigentlich jetzt als selbstverständlich erscheint, dass die vererblichen Eigenschaften der Zelle auf materieller Grundlage ruhen, dass sie bedingt sind durch bestimmten chemisch physikalischen Bau der Materie, welcher gegenüber der molecularen Organisation eines Elementes oder seiner Verbindungen ausserordentlich viel complicirter vorgestellt werden muss. Da bei der heutigen Sachlage es nicht möglich erscheint, die vererblichen Eigenschaften auf bestimmte chemische Verbindungen zurückzuführen, wird man zu der Annahme von höheren morphologischen Einheiten gedrängt, welche selbst wieder einen complicirten molecularen Bau besitzen müssen. Darwin[1]) hat diese Einheiten als Keimchen, Spencer[2]) als physiologische Einheiten, Naegeli[3]) als Stücke seines zusammenhängenden Idioplasma aufgefasst. Die Schwierigkeiten, welche darin liegen, dass eine Menge verschiedenartiger erblicher Eigenschaften in einer Zelle vorhanden sind, werden nach meiner Ansicht am glücklichsten von De Vries[4]) vermieden, welcher die alte Darwin'sche Idee der Pangenesis aufgegriffen und umgestaltet hat.

---

1) Darwin, Das Variiren der Thiere und Pflanzen im Zustande der Domestication Bd. II. 1873. Cap. 27.

2) Herbert Spencer, Principien der Biologie. Bd. I. S. 198.

3) Naegeli, Theorie der Abstammungsfehre. 1884.

4) de Vries, Intracellulare Pangenesis. 1889.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0373-6

Jede einzelne erbliche Eigenschaft denkt man sich durch einen besonderen stofflichen Träger vertreten; und wenn auch Schwierigkeiten genug sich aufthürmen bei dem Versuch, aus dem Zusammenwirken dieser einzelnen Einheiten, den Pangenen, den Gesammtorganismus der Zelle zu erklären, so gibt doch diese Annahme ein klares anschauliches Bild, mit welchem man weiter rechnen kann. Die materiellen Träger für die Processe der Ernährung, Theilung, des Wachsthums, der Fortpflanzung müssen für jeden derselben verschieden sein; sonst könnten dieselben äusseren Bedingungen nicht jeden in besonderer Weise beeinflussen.

Für die weitere Betrachtung genügt die Annahme, dass die ungeschlechtliche Fortpflanzung, wie sie in latentem Zustande in jeder Zoospore des Wassernetzes enthalten sein muss, bedingt ist durch einen bestimmten materiellen Träger, welcher hier mit dem einfachen Ausdruck Anlage bezeichnet werden soll, um möglichst wenig damit präjudiciren zu wollen. Erst in einem späteren Kapitel will ich auf die Frage eingehen, ob die Anlage eine eigene innere Entwickelung hat, welche gleichen Schritt hält mit dem Wachsthum der Zelle, oder ob sie von vornherein entfaltungsfähig, nur mittelbar an die Ausbildung der ganzen Zelle gebunden ist. Vorausnehmen will ich die Thatsache, dass bei relativ noch jungen und unausgewachsenen Zellen die Zoosporenbildung sich zur Entfaltung bringen lässt. Hier beschränken wir uns auf die Annahme, dass in ungefähr ausgewachsenen Zellen die Anlage in irgend welcher Form vorhanden ist. Die äusseren Bedingungen sind es dann, welche diese Anlage aus ihrem latenten Zustande erwecken, sie zur Entwickelung anregen, wobei die sich entfaltende Anlage die ganze übrige Zelle in Mitleidenschaft zieht und alle weiteren physiologischen Prozesse der Ernährung, des Wachsthums zurückdrängt.

Die Beobachtungen zeigen, dass für die vollständige Entfaltung der Anlage der Zoosporenbildung folgende äussere Bedingungen mitwirken müssen: Wärme, Sauerstoff, organische Nahrung, Nährsalze, Licht, Wasser. Nur wenn alle diese Momente zusammenwirken, geht der Prozess ungestört vor sich. Indessen sind diese Momente überhaupt allgemeine Lebensbedingungen, und es fragt sich, welche von ihnen als die specielleren Ursachen für die Zoosporenbildung hervortreten. Die Versuche beweisen, dass vor allem ein gewisser Gehalt an Nährsalzen den Zellen eine äusserst lebhafte Neigung zur Zoosporenbildung verleiht, d. h. dass durch dieselben eine Reihe Processe ausgelöst werden, welche nothwendig zur Zoosporenbildung führen, wenn sonst alle Bedingungen vorhanden sind. Warum die Nährsalze so wirken, welche ersten chemischen Processe durch sie eingeleitet werden, darüber lässt sich nichts aussagen. Ihr Eintritt in die Zelle veranlasst mannichfache Umänderungen, die lebhafte Wirkung auf die Stärkeauflösung, ihr Einfluss auf die Zusammensetzung des Zellsaftes sind deutliche Zeichen ihrer Thätigkeit, welche höchst wahrscheinlich noch

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0374-2

nach andern Richtungen, nur für uns unsichtbar, eingreift. So werden die Salze mittelbar oder unmittelbar auf die Anlage der Zoosporenbildung einwirken. Von den andern Bedingungen ist zunächst das Licht als eine specifische Ursache zu bezeichnen, da es für andere Algen bedeutungslos ist, ja selbst für die geschlechtlichen Schwärmer des Wassernetzes. Höchst wahrscheinlich tritt das Licht in engere Verbindung mit den Nährsalzen, es vermittelt zweifellos den eigenartigen Einfluss derselben auf die Stärkeauflösung, den Zellstoffdruck, und könnte auch bei den andern Einflüssen derselben mithelfen. Die andern Bedingungen werden wir wahrscheinlich nicht als solche nächste Ursachen der Zoosporenbildung ansehen dürfen, sondern mehr nur als allgemeine Bedingungen jedes Lebensprocesses überhaupt. Ausgeschlossen ist nicht, dass unter Umständen eine dieser Nebenursachen den ersten Anlass gibt, wie es der Fall zu sein scheint für bestimmte organische Nährstoffe, z. B. Maltose. Indessen wurde schon aufmerksam gemacht, dass diese Substanzen nur dann speciell den Process ins Werk setzen oder beschleunigen, wenn die ersten Schritte bereits gemacht sind, welche die Lebensbewegung der Zelle leise in die Richtung der Zoosporenbildung gelenkt haben.

Sind durch die Nährsalze und das Licht die vorbereitenden Processe eingeleitet, so läuft die Kette der sich daran anschliessenden Veränderungen bis zur Bildung der Zoosporen ab. Ob ein besonderer Anlass oder Reiz, welcher noch irgendwo an einer Stelle eingreifen müsste, nothwendig erscheint, lässt sich schwer verneinen oder bejahen. Meistens wird es der Fall sein, dass eine kleine äussere Veränderung den letzten Anstoss gibt schon desshalb, weil, wie wir später sehen werden, die Fortpflanzung in Beziehung zum Wachsthum steht, so dass eine Aenderung in den äusseren Bedingungen, welche das letztere behindert, zu der Veranlassung werden kann, erstere herbeizuführen. Die Zoosporenbildung kann selbst nur erfolgen, wenn ausser Nährsalzen und Licht die andern allgemeinen Lebensbedingungen mit thätig sind, und zwar mit einer gewissen Kraft und Stärke, welche nicht zu gering, bisweilen auch nicht zu beträchtlich sein darf. Denn erreicht nur eine von diesen Bedingungen, während alle andern in günstigem Grade entwickelt sind, nicht die gehörige Stärke, so bleibt der vorbereitete und angefangene Process stillstehen. Beliebig lange Zeit kann dieser Stillstand währen, bis zu dem Augenblick, wo durch Verstärkung der betreffenden Bedingung das hemmende Rad beseitigt ist, so dass der Process bis zu seinem Ende fortrollen kann. Die zugeführte Bedingung erscheint unter diesen Umständen als ein Reiz [1]), welcher die Zoosporenbildung auslöst, wenn man darunter jeden Anlass bezeichnet, welcher einen vorbereiteten verwickelten Lebensprocess in Bewegung setzt, ganz wie der Anstoss des Pendels das Ablaufen der aufgezogenen Uhr

1) Vergl. Pfeffer, Pflanzen-Physiologie S. 3–4.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0375-7

oder wie der Funke die Explosion der Pulvermasse bewirkt. So können niedere Temperatur, Mangel an Sauerstoff, Dunkelheit. Mangel an Nahrung als Hemmungen, höhere Temperatur, Sauerstoff-Zufuhr, Beleuchtung, Nahrungszufuhr als auslösende Reize wirken.

In allen diesen Fällen wird das Medium, in welchem die Alge lebt, nicht wesentlich verändert; neue Hemmungen, neue Reize können veranlasst werden, indem man die Verhältnisse des Mediums verändert. Die einfachste Form einer solchen Hemmung besteht darin, die Alge auf einer feuchten Fläche, sei es Torf, Lehm u. dgl. in einer feuchten Atmosphäre leben zu lassen. Unter diesen Bedingungen kann die Zoosporenbildung nicht erfolgen, was insofern bemerkenswerth ist, als diese Abhängigkeit des Processes vom flüssigen Medium bei der Gametenbildung nicht vorhanden ist. Monate lang kann die Alge, trotz lebhafter Neigung zur Zoosporenbildung, in feuchter Luft vegetiren; sowie sie in Wasser gebracht wird, tritt der Process ein. Wir haben ferner kennen gelernt, dass die Nährsalze im Ueberschuss hemmend wirken, so dass die Entfernung derselben durch Wasser oder Zucker zum auslösenden Reize wird. Auch andere Substanzen können, dem Wasser beigefügt, die Zoosporenbildung aufhalten. So habe ich z. B. 5 Wochen lang Hydrodictyon aus 0,5% Nährlösung in einer anfänglich ganz concentrirten Magnesiumoxyd-Lösung cultivirt, in welcher keine Veränderung erfolgte. Als ein Stück des Netzes in Wasser übergeführt wurde, war sehr bald die Bildung junger Netze zu beobachten.

Als wichtigsten Punkt in der bisherigen Darlegung möchte ich hervorheben, dass von jenen äusseren Bedingungen, welche bei der Zoosporenbildung eingreifen, nicht alle dieselbe Bedeutung haben. Allerdings steht nichts im Wege, die Wirkung der Nährsalze und des Lichtes ebenfalls als eine Reizerscheinung aufzufassen, wie diejenige der andern Bedingungen, da die eigentliche Wirkung aller nicht näher erkannt ist. Man gewinnt aber durch diese Bezeichnung eigentlich keine besondere Aufklärung, ja es liegt die Gefahr nahe, den Begriff des Reizes zu verflüchtigen, und vor allem durch denselben Erscheinungen zu umfassen, deren Verschiedenartigkeit hervorzuheben gerade sehr wichtig ist. Denn die Nährsalze können als Reiz wirken, indem sie das Hemmniss beseitigen, welches durch die zu starke Ansammlung von Nahrungssubstanz in der Zelle entstanden ist. Sie können ferner als Reiz wirken, indem sie bei der Erzeugung der nothwendigen Nahrungsmittel eine Rolle spielen. Aber das erklärt noch nicht, wie sie den Zellen eine besonders lebhafte Neigung zur Zoosporenbildung verleihen; es ist dies wieder eine ganz andere Reizwirkung als in den beiden ersten Fällen, wenn man bei dem Worte bleiben will. Wir müssen annehmen, dass die Nährsalze die vorausgesetzte Anlage wirklich bis zu einem gewissen Grade der Entwicklung bringen. Diese Wirkung ist doch wohl nicht direct gleichzusetzen der Rolle eines Fermentes oder jedes beliebigen

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0376-3

auslösenden Reizes, um so weniger als eine deutliche Quantität der Nährsalze in Betracht kommt. Denn bei dem kleinen Volumen der Hydrodictyon-Zelle ist die Menge der Salze in einer 0,2% Lösung, in welcher die Zoosporenbildung angeregt und vollzogen wird, relativ gross, und dabei genügt dieselbe noch nicht für alle Fälle. Wesentlich das Gleiche ist von dem Lichte zu sagen, wenn man auch nicht im Stande ist, in Maass und Zahl die nothwendige Lichtquantität anzugeben. Es ist in hohem Grade wahrscheinlich, dass ebenso wie bei dem Assimilationsprocess auch hier eine gewisse Lichtenergie verbraucht wird.

So können wir bei dem ganzen Process der Zoosporenbildung unterscheiden, die vererbte innere Anlage, welche im latenten Zustande vorhanden ist; die nächsten Ursachen, welche die erste Entfaltung derselben bedingen Nährsalze und Licht, die Nebenursachen oder allgemeinen Lebensbedingungen, wie Nahrung, Wärme, Sauerstoff, Wasser, welche, wenn sie nicht in richtiger Menge vorhanden sind, den Process zum Stillstand bringen und welche dann, neu zugeführt, als Reize wirken, die den vorbereiteten Process zu Ende führen.

Abschnitt III.

Die geschlechtliche Fortpflanzung.

1. Methode, die Gametenbildung hervorzurufen.

Die geschlechtliche Fortpflanzung erscheint als die eigenartigste und höchste Leistung des Organismus und bildet im Allgemeinen den Abschluss des Lebensganges des Individuums. Selbst wenn sie in so einfacher Form auftritt, wie bei Hydrodictyon, wird das Räthselhafte des ganzen Vorgangs nicht begreiflicher, sondern nur schärfer bestimmt. Zwei kleine Zellen, welche eben durch Theilung aus derselben Mutterzelle gebildet worden sind, verschmelzen gleich wieder, und das Product erlangt dadurch die Fähigkeit, einen neuen eigenthümlichen Entwickelungsgang einzuschlagen, während die Zellen, die nicht copuliren, zu Grunde gehen. Es war zu erwarten, dass dieser Vorgang der geschlechtlichen Fortpflanzung nicht in so relativ einfacher Abhängigkeit von der Aussenwelt stehe, wie derjenige der ungeschlechtlichen. In der That hat es lange gedauert, und zahllose oft vergebliche Versuche waren nothwendig, um die Bedingungen insoweit zu erkennen, dass mit Hülfe derselben zu jeder Zeit die Zellen zur geschlechtlichen Fortpflanzung gezwungen werden konnten; aber der hohe Grad der Sicherheit, wie bei der ungeschlechtlichen Fortpflanzung, liess sich bisher nicht erreichen, da es immer ab und zu vorkommt, dass einzelne Versuche versagen. Dessen ungeachtet ist das Beweismaterial vollständig genügend, um die Ansicht zu widerlegen, nach welcher das Wassernetz besondere sexuelle Generationen besitzt, welche den Abschluss des Lebenscyclus der Alge bilden, wie etwa die Blüthe resp. Frucht den

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0377-9

Abschluss einer einjährigen Pflanze. Zu allen Zeiten, an allen Netzen, welche ungefähr ausgewachsen sind, können die Gameten entstehen. Entscheidend sind nicht innere Gründe der Entwickelung, sondern äussere Einflüsse. So findet sich in dieser Beziehung die weitgehendste Aehnlichkeit zwischen Zoosporen- und Gametenbildung, welche sich andererseits dadurch unterscheiden, dass für jede Form der Fortpflanzung eine besondere Combination äusserer Einflüsse characteristisch ist.

Im Allgemeinen erhält man im Sommer leicht und sicher Gameten, wenn man die Zellen des Wassernetzes in einer Zuckerlösung am Fenster cultivirt. In der ersten Zeit benutzte ich eine Lösung von 10% Rohrzucker, später meistens eine solche von 5%, da die letztere dieselben Dienste thut und weniger schädigt als erstere. Die Wirkung der Zuckerlösung ist eine sehr überraschende, denn nach 6—8 Tagen, manchmal schon früher, manchmal auch später, tritt die Gametenbildung in einem Grade auf, wie man es in der freien Natur kaum je beobachten kann. Fast sämmtliche Zellen eines Netzes, je nach der Grösse des benutzten Stückes zu Hunderten an der Zahl, bilden Gameten, wobei die einzelnen Zellen sich leicht von einander loslösen, sodass das Netz vollständig zerfällt. Es dauert oft mehrere Tage, bis schliesslich der grösste Theil der Zellen sich geschlechtlich fortgepflanzt hat; während dieser Zeit kann man beständig eben heraustretende, bewegliche und copulirende Gameten beobachten, sodass das Wassernetz ein ausgezeichnetes Demonstrationsobject darstellt. Die Concentration der Zuckerlösung hat innerhalb gewisser Grenzen keine sehr grosse Bedeutung für den Process, selbst eine Lösung von 1—2% kann noch in ähnlichem, wenn auch schwächerem Grade wirken, wie eine 12%, und sogar in 16% beobachtete ich Bildung von Gameten, welche aber dann nicht mehr die Fähigkeit hatten, herauszutreten und zu schwärmen. Die Wassernetze zeigen sich sehr verschieden gegenüber stärkerer Concentration der Zuckerlösung, was schon daraus hervorgeht, dass manche Netze in 16% Zucker ruhig leben, während andere schon von 8% stark geschädigt werden; es kommt dabei ganz auf die vorhergehende Culturweise der Netze an.

Zur Veranschaulichung will ich aus den zahlreichen Versuchen während 2 Jahren eine Reihe herausgreifen und in nebenstehender Tabelle anführen. Zu den Versuchen wurden Netze benutzt, die im Februar 1889 entstanden waren und Ende April im Garten in einem grossen Culturgefässe herangewachsen waren.

Aus dieser Tabelle ersieht man, dass die Zuckerlösung, ebenso auch Glycerin die Gametenbildung in hohem Grade begünstigt, indem sie dieselbe bei Netzen hervorruft, welche an und für sich im Wasser (s. No. 11) Zoosporen bildeten, oder wie es bei vielen Zellen der Fall war, unverändert blieben. Diese Wirkung des Rohrzuckers bestätigte sich in Hunderten von Versuchen, welche im Laufe der Jahre 1888—89—90 angestellt wurden.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0378-5

Tabelle I.

Nummer	Datum	Medium	%	Resultat nach 5—8 Tagen.
1	6. Mai	Rohrzucker	6	sehr viele Gameten.
2	—	—	7	sehr viele Gameten.
3	—	—	8	viele Gameten, eine Anzahl Zellen todt.
4	—	—	9	viele Gameten, eine Anzahl Zellen todt.
5	—	—	10	viele Gameten, viele Zellen todt.
6	—	Glycerin	1	viele Gameten.
7	—	—	2	viele Gameten.
8	—	—	3	viele Gameten, viele Zellen todt.
9	—	—	4	viele Gameten, viele Zellen todt.
10	—	—	5	alle Zellen todt.
11	8. Mai	Wasser		mässig viele Zoosporen.
12	9. Mai	Rohrzucker	2	sehr viele Gameten.
13	—	—	4	sehr viele Gameten.
14	12. Mai	—	5	sehr viele Gameten.
15	8. Mai	Nährlösung	0,5	nichts.
16	12. Mai	Nr. 15 Wasser		sehr viele Zoosporen.
17	—	Nr. 15 Rohrzucker	5	sehr viele Zoosporen.
18	14. Mai	Rohrzucker	1	sehr viele Gameten.
19	—	—	0,5	viele Gameten.
20	—	—	10	viele Gameten.

Indessen hatten nicht alle Versuche das gleiche Resultat, und ich erkannte bald, dass die Wirkung des Rohrzuckers für die Gametenbildung nicht einfach der Wirkung der Nährsalzlösung für die Zoosporenbildung gleich zu setzen war. Das Wassernetz erwies sich hinsichtlich seiner geschlechtlichen Fortpflanzung oft so launenhaft, dass es kaum möglich schien, dieselbe auf eine gesetzmässige Wirkung der Aussenwelt zurückzuführen. Wenn in der Zuckerlösung die Netze nicht Gameten bildeten, so konnten sie entweder Zoosporen bilden oder unverändert bleiben. Letzteres ist bei ausgewachsenen Zellen gewöhnlich ein Zeichen eines krankhaften Zustandes, in welchen die Netze durch längere Zimmercultur stets hineingerathen. Selbst frische gesunde Netze können in der Zuckerlösung indifferent bleiben, wenn die sonstigen Bedingungen ungünstig sind;

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0379-3

bisweilen wurde auch beobachtet, dass durch chemische Veränderungen der Lösung, alcoholische oder saure Gährungen, die Netze geschädigt wurden. Aus dem indifferenten Zustande kann der Rohrzucker die Zellen nicht befreien, sondern ausschliesslich frische Nährsalze enthaltendes Wasser. Schon früher (S. 362) wurde hingewiesen, dass gerade Netze aus solchen Nährsalzculturen in der Zuckerlösung Zoosporen bilden. Die kleine Tabelle zeigt auch, dass aus derselben Cultur in Zucker Gameten bildende Netze durch einen 4tägigen Aufenthalt in 0,5 Nährlösung genöthigt wurden, in der gleich concentrirten Zuckerlösung Zoosporen zu erzeugen. (Vergl. Tabelle I, Versuch 12—14, 15 und 17).

Ohne Zweifel kann die Zuckerlösung nur dann die Gametenbildung in so hohem Masse begünstigen, wenn die Zellen der Netze schon vorher eine gewisse Neigung zur geschlechtlichen Fortpflanzung besitzen. Für das Gelingen der Versuche ist daher in erster Linie erforderlich, die Bedingungen zu erkennen, durch welche die Netze die geschlechtliche Neigung erwerben. Die Beobachtungen der Culturen im Zimmer und Garten im Laufe des Sommers machten es wahrscheinlich, dass gerade durch diese Culturweise die Neigung zur Gametenbildung gesteigert werde, weil Hydrodictyon gewöhnlich in der freien Natur mehr zur Zoosporenbildung hinneigt. Stets liessen sich auch frisch geholte Wassernetze durch die Zimmercultur zur Gametenbildung im Wasser führen. Am besten und sichersten gelingt es, wenn man die Veränderungen, welche in den äussern Lebensumständen der Alge durch die Zimmercultur hervorgerufen werden, gleich in starkem Grade eintreten lässt, indem man die Netze in flachen Glasschaalen mit relativ wenig Wasser an ein sonniges Fenster stellt. Der wesentliche Grund jener Veränderung liegt darin, dass die Alge in einer sehr geringen, nicht gewechselten Wassermenge lebt, während in freier Natur selbst in kleinen Tümpeln eine im Verhältniss zur Alge grosse Wassermenge ihr zur Verfügung steht, welches durch Ab- und Zufluss meist frisch gehalten wird. Vor allem bedingt das frische Wasser neue Zufuhr von Nährsalzen und Sauerstoff und es wäre auch denkbar, dass eine Ansammlung schädlicher Stoffwechselproducte verhindert würde, welche aus der Zelle in die nächste Umgebung herübertreten. Bei den Culturen mit wenig Wasser kommt dann noch hinzu, dass bei directer Bestrahlung durch die Sonne sehr leicht die Temperatur eine schädliche Höhe erreichen kann. Die Culturen im Garten liessen stets sehr deutlich erkennen, wie die jungen Netze um so lebhafter und längere Zeit wuchsen, je grösser die angewandten Gefässe waren. In den kleinen Schaalen machte sich stets ein Stillstand des Wachsthums bemerklich, welches von allen Lebensäusserungen der Alge, am empfindlichsten gegenüber kleinen Aenderungen äusserer Bedingungen sich verhält. Mit dem Aufhören des Wachsthums u. damit des wesentlichsten Momentes, welches Verbrauch von Nahrung erfordert, ist eine starke Ansammlung organischer Nahrung

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0380-4

verbunden, da die Assimilation ungestört weiter geht. Diese Aufspeicherung von Reservestoffen, hauptsächlich Stärke, führt allmählich zur Verkümmerung der Alge, welche schliesslich am Uebermass erzeugter Nahrung und der dadurch herbeigeführten Lähmung aller Lebensprocesse zu Grunde geht. Wenn man mit Hülfe der Nährlösung die Anhäufung der Reservestoffe verhindert (S. 357), so können die Zellen Monate lang in frischem grünem Zustande in ganz kleinen Culturgefässen gezogen werden. Selbst im Dunkeln halten sich die Netze frisch, sogar länger lebendig, da ebenfalls die Ansammlung nicht zu Stande kommt.

Sicher wird in der ersten Zeit solcher Zimmercultur in den Netzen die Neigung zur Gametenbildung vermehrt resp. gesteigert, sodass regelmässig die Netze Gameten bilden, nachdem sie Anfangs Zoosporen erzeugt haben. In den flachen Glasschaalen mit wenig Wasser genügen bei sonnigem Wetter oft wenige Tage, um die Neigung zur geschlechtlichen Fortpflanzung hervortreten zu lassen. Während in diesen Culturen immer nur eine beschränkte Anzahl Zellen Gameten bilden, entstehen in Netzen, welche in Zuckerlösung gebracht werden, in fast allen Zellen die Gameten. Die Zuckerlösung bewirkt aber auch dasselbe Resultat bei Netzen, an welchen Gametenbildung nicht bemerkt wurde, solange sie im Wasser waren. Lange noch, nachdem in den Culturen die etwa begonnene Gametenbildung aufgehört hat, kann dieselbe im Zucker noch hervorgerufen werden.

Es fragt sich jetzt, welcher von den oben bezeichneten Einflüssen der Zimmercultur auf das Verhalten des Wassernetzes hauptsächlich massgebend ist für die Erregung der geschlechtlichen Neigung. Der Stillstand des Wachsthums kann es an und für sich nicht sein, da derselbe in gleicher Weise vor der Zoosporenbildung eintritt. Der Mangel an Nährsalzen, welcher aber nur bis zu einem gewissen Grade sich einstellen darf, ist jedenfalls insofern bedeutungsvoll, als er die Neigung zur Zoosporenbildung unterdrückt. Man wird zu der Vorstellung genöthigt, dass geradezu diese Unterdrückung nothwendig ist für das Zustandekommen der Gametenbildung. Ferner spielt aber eine sehr wichtige Rolle die Ansammlung der organischen Nahrungssubstanz; durch sie werden Zustände in den Zellen geschaffen, welche die Gametenbildung einleiten. Je nach den sonstigen äusseren Bedingungen, je nachdem die schädlichen Einflüsse der Zimmercultur sich schneller oder langsamer bemerklich machen, kann die Gametenbildung in schwächerem oder stärkerem Grade stattfinden.

Der Rohrzucker, von dem wir annehmen müssen, dass er in die Zellen eintritt, wirkt in derselben Richtung wie die Zimmercultur, ihren Einfluss erheblich verstärkend und gleichzeitig auf alle Zellen übertragend, sodass die von mir beobachtete allgemeine Gametenbildung zu Stande kommt. Durch die Cultur in Zuckerlösung werden zugleich die Netze ihrer alten Umgebung entrückt; sie erhalten frisches Wasser, Spuren

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0381-0

von Nährsalzen, sowohl aus dem Zucker als aus dem Wasser, sodass die allgemeinen Bedingungen günstiger liegen, als in der Wassercultur, wenn sie auch für die Zoosporenbildung nicht günstig genug sind. Wie wir gesehen haben bei dem Hydrodictyon der Tabelle ist der Rohrzucker allein im Stande, die Netze zur Gametenbildung zu bringen, selbst wenn dieselben eine geringe Neigung zur Zoosporenbildung besitzen. In diesem Falle tritt noch deutlicher hervor, wie die Ansammlung organischer Substanz eine sehr wichtige Ursache der Gametenbildung ist. Die wichtige Frage, wie dagegen Netze mit sehr lebhafter Neigung zur Zoosporenbildung doch noch zur geschlechtlichen Fortpflanzung zu veranlassen sind, wird später eingehend behandelt.

Da Rohrzuckerlösung eine solche Gameten erregende Wirkung ausübt, lag es nahe, zu untersuchen, ob andere organische Substanzen in ähnlicher Weise wirken. Meine Versuche sind aber in dieser Beziehung zu wenig ausgedehnt, als dass ich ein endgültiges Urtheil abgeben könnte. Ich will daher nur kurz meine Erfahrungen angeben, aus welchen sich ergibt, dass nur solche Substanzen den Rohrzucker bis zu einem gewissen Grade vertreten können, von welchen eine ähnliche physiologische Rolle vermuthet werden kann. Organische Substanzen wie weinsaures Ammoniak, Harnstoff, Asparagin, Glycocoll, Amydalin zeigten sich indifferent oder schädlich. Am meisten wurde Asparagin geprüft, wegen seiner Bedeutung im Stoffwechsel. Indessen sah ich nur einmal eine Entwickelung von Zoosporen, während Gameten bisher nicht bemerkt wurden. Vorzugsweise wurden die Kohlehydrate berücksichtigt und daneben die mehratomigen Alcohole Mannit, Dulcit, Erythrit und Glycerin. Letzteres kann, wie die Tabelle gezeigt hat, die Gametenbildung befördern, ebenso wie Rohrzucker. Doch geschieht es sehr viel häufiger, dass die Netze in Glycerin sich indifferent verhalten aus nicht näher untersuchten Gründen. Von den Kohlehydraten würde am ehesten von der Glycose zu erwarten sein, dass sie Gametenbildung begünstige. Indessen entsprach der Erfolg nicht den Erwartungen, wohl hauptsächlich aus dem Grunde, weil die Netze in der rasch sich verändernden Traubenzuckerlösung zu leicht kränkeln, oder durch die in ihr sich entwickelnden Organismen gestört werden, so dass sie indifferent werden. In Milchzucker (2—5%), in Mannit, Erythrit wurde ab und zu lebhafte Gametenbildung beobachtet, in Dextrin, Lävulose, Galactose, Sorbin, Quercit dagegen nicht, doch fehlt die eingehende Untersuchung, in welchem Grade die anscheinend der Gametenbildung günstigen Stoffe wirklich dabei wirksam sind und ob bei den ungünstigen Stoffen die negativen Resultate sich immer zeigen. Jedenfalls gehen Netze mit lebhafter Neigung zur Zoosporenbildung in Glycerin, Traubenzucker, Milchzucker, Mannit zur ungeschlechtlichen Fortpflanzung über. Am genauesten wurde von den Kohlehydraten neben Rohrzucker nur noch Maltose untersucht, von welcher schon berichtet wurde, dass sie die Netze zur

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0382-6

lebhaftesten Zoosporenbildung anregt; andererseits kann in ihr auch Gametenbildung eintreten, worauf aber erst später einzugehen ist.

2. Der Einfluss von Wärme und Licht auf Gametenbildung.

Einige der wichtigeren Ursachen der Gametenbildung sind oben hervorgehoben worden (S. 377). Indessen spielen wie bei der Zoosporenbildung noch andere äussere Bedingungen dabei mit, vor allem ist es selbstverständlich, dass Wärme nothwendig ist, und zwar sehen wir, dass auch für die geschlechtliche Fortpflanzung die Temperatur über 10° betragen muss, dass bei 10—12° die Gametenbildung äusserst langsam vor sich geht und schliesslich viele Zellen indifferent werden. Je höher die Temperatur steigt, um so lebhafter bilden die Zellen Gameten; ja höhere Temperatur erscheint viel bedeutungsvoller für diesen Process als für die Zoosporenbildung. Denn nicht allein bewirkt höhere gleichmässige Temperatur (26—30°), wie sie in einem Thermostaten erhalten wurde, den schnelleren Verlauf des eigentlichen Processes, sondern sie vermittelt augenscheinlich auch eine schnellere Wirkung der Zuckerlösung. Leider liess sich bisher nicht nachweisen, dass eine grössere Menge Zucker bei höherer Temperatur in die Zellen eintritt als bei niederer, was wahrscheinlich die schnellere Bildung der Gameten veranlasst.

Als zweites höchst bedeutungsvolles Moment haben wir bei der Zoosporenbildung das Licht kennen gelernt; es ist von grossem Interesse, seine Wirkung auf die Gametenbildung zu verfolgen. In dieser Beziehung offenbart sich ein merkwürdiger Unterschied der beiden Fortpflanzungsformen, insofern die Gametenbildung in hohem Grade unabhängig vom Licht erscheint. Frische Netze in 5—10% Rohrzucker, im Dunkeln cultivirt, liessen nach 8—10 Tagen ungezählte Mengen von Gameten aus ihren Zellen heraustreten; ein Unterschied gegenüber den Lichtculturen konnte nicht bemerkt werden.

Einige Versuche will ich in Tabelle II (s. folgende Seite) anführen. Sie wurden im Sommer 1889 angestellt.

Aus dieser Tabelle geht hervor, dass Hydrodictyon, welches 14 Tage bis 4 Wochen im Dunkeln sich aufgehalten hat, lebhaft Gameten zu bilden vermag, vorausgesetzt, dass Rohrzucker vorhanden ist. Denn ohne Zucker in gewöhnlichem Wasser lässt sich nach achttägiger Dunkelheit die geschlechtliche Fortpflanzung nicht mehr beobachten, und es sind nicht häufige Fälle, dass nach einem Aufenthalt von 4—5 Tagen im Dunkeln im Wasser noch lebhafte Gametenbildung eintritt. Diese Erscheinung ist verständlich, weil eine Anhäufung von organischer Substanz nicht zu Stande kommt, da im Dunkeln sogleich ein Verbrauch derselben stattfindet. So ist auch der Einfluss der Zuckerlösung nur durch die Annahme erklärlich, dass Zucker in die Zellen eintritt und für die Gametenbildung

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0383-2

Tabelle II.

Nummer	Frühere Cultur	Beginn des Versuchs	% Rohr-zucker	Ende des Versuchs	Resultat
1	seit 24/VII dunkel	1/VIII	10	10/VIII	sehr viele Gameten.
2	hell	4/VIII	10	29/VIII	sehr viele Gameten.
3	seit 9/IX dunkel	21/IX	10	29/IX	sehr viele Gameten.
4	seit 9/IX dunkel	5/X	10		nichts.
5	seit 11/IX dunkel	25/X	10	19/XI	vereinzelte Gameten.
6	hell	25/X	10	1/XI	sehr viele Gameten.
7	seit 25/IX dunkel	25/X	10	31/X	sehr viele Gameten.
8	seit 25/IX dunkel	31/X	10	2/XII	mässig viele Gameten.
9	hell	4/XI	10	9/XI	viele Gameten.
10	seit 25/IX dunkel	31/X	5		nichts.
11	hell	9/XI	10	17/XI	viele Gameten.

benützt wird. Die Concentration der Zuckerlösung spielt insofern eine gewisse Rolle dabei, als vielleicht der Eintritt von Zucker dabei verstärkt wird; doch auch in einer Lösung von 2—5% wurde die Gametenbildung im Dunkeln beobachtet. Noch auffallender ist die Thatsache, dass selbst nach einem 10monatlichen Aufenthalt im Dunkeln Zellen des Hydrodictyon nicht bloss frisch grün waren, sondern auch bewegliche Gameten erzeugt hatten. Diese Zellen, seit 11. Oct. 1888 in einer verdünnten Citronensäure (0,03) dunkel cultivirt, wurden den 3. Jan. 1889 in 2% Glycerin gebracht; die Cultur blieb unverändert im Dunkelschrank stehen und wurde nur ab und zu untersucht. Am 20. Juli 1889 sah ich in Zellen von nur 0,1 bis 0,2 mm Länge bewegliche Gameten und ruhende kleine Zellen, höchst wahrscheinlich Zygoten. Die letzten lebendigen grünen Zellen dieser Cultur sah ich am 3. November 1889, so dass die Zellen über ein Jahr im Dunkeln gelebt hatten. Eine zweite Cultur in 2% Glycerin, welche am 21. November 1888 ins Dunkele gestellt wurde, zeigte noch lebende Zellen am 12. December 1889.

Es kann nicht zweifelhaft sein, dass an und für sich die Gametenbildung ganz unabhängig vom Licht vor sich gehen kann. Auf der andern Seite muss aber die Thatsache hervorgehoben werden, dass die Dunkelculturen lange nicht mit derjenigen Sicherheit gelingen wie die Lichtculturen. Es herrscht augenscheinlich dabei eine Launenhaftigkeit im Verhalten, welche nicht recht zu erklären ist. Die einen Versuche haben, wie die Tabelle zeigt, das beste Resultat, andere nicht oder nur in geringerem Grade. Wahrscheinlich treten Nebenwirkungen dabei ins Spiel,

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0384-7

welche durch den Mangel des Lichtes hervorgerufen werden. Schliesslich wäre das keine wunderbare Erscheinung, da das ganze Leben einer Wassernetzzelle beständig dem Wechsel von Tag und Nacht unterworfen ist, so dass alle Functionen in irgend welcher Weise bald mehr, bald weniger vom Lichte abhängig sind. Ein Theil der Lichtwirkungen beruht auf der durch directe Bestrahlung erzeugten Wärme, welche sich durch höhere gleichmässige Temperatur im Thermostaten ersetzen lässt. Es wurde oben schon die Thatsache berührt, dass bei Anwendung höherer Temperatur (26—28°) die Gametenbildung sicherer zu erreichen ist. Die photochemischen Wirkungen des Lichtes lassen sich nicht ersetzen, weil sie unbekannter Natur sind. Vorläufig muss man sich mit dem Resultate begnügen, dass die Gametenbildung ein vom Licht nicht direct bedingter Process ist, wenn derselbe auch bei normal beleuchteten Culturen mit grösserer Sicherheit als bei lange im Dunkeln gehaltenen verläuft.

Eine andere Frage ist, ob die Dunkelheit in der ersten Zeit die Gametenbildung begünstigt. Wenn im Sommer in einem Culturgefäss lebhafte Neigung zur Gametenbildung erregt war, ohne dass sie zum Ausbruch kam, so genügte ein Aufenthalt im Dunkeln während mehrerer Tage, um die Entwickelung der Gameten in hohem Grade herbeizuführen, selbst in Lösungen von 0,1—0,5% Salpeter. Netze aus derselben Cultur bildeten in Maltose und Dulcit Zoosporen, im Falle sie beleuchtet wurden. Vielleicht am richtigsten drückt man den Sachverhalt dahin aus, dass die Dunkelheit die Zoosporenbildung verhindert und dadurch den schon eingeleiteten Processen freie Bahn schafft, welche zur Gametenbildung führen. Wenn dieselbe aber nicht in den ersten Tagen eintritt, so erfolgt sie im Wasser überhaupt nicht mehr, so lange Dunkelheit herrscht. Der blosse Aufenthalt im Dunkeln genügt nicht, dem Wassernetz eine bestimmte Neigung zur Gametenbildung zu verleihen. Zahlreiche Versuche sind von mir angestellt worden, um zu entscheiden, ob das Leben im Dunkeln — zunächst Wasserculturen vorausgesetzt — für die Art der später im Licht eintretenden Fortpflanzung von Bedeutung ist. Ein klares Resultat hat sich bisher nicht ergeben. Nur habe ich im Allgemeinen folgenden Eindruck gewonnen: Netze mit schwächerer oder stärkerer Neigung zur Zoosporenbildung, bewahren dieselbe, mögen sie so lange im Dunkeln sich aufhalten, wie es überhaupt ohne Schädigung möglich ist. Ebenso kann es bei Netzen geschehen, welche Neigung zur Gametenbildung besessen haben. Da aber nach längerer Dunkelheit keine Nahrungsstoffe genügend vorhanden sind, kann in den ersten Tagen weder das eine noch das andere entstehen, und es hängt jetzt sehr gerade von den äussern Bedingungen dieser ersten Tage ab, welche Art der Fortpflanzung veranlasst wird.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0385-3

Abschnitt IV.

Das Verhältniss der ungeschlechtlichen und geschlechtlichen Fortpflanzung.

1. Aufgabe der Untersuchung.

Die in den beiden letzten Abschnitten dargelegten Beobachtungen beweisen, dass Zoosporen- und Gametenbildung nicht nothwendig aufeinanderfolgende, durch besondere Generationen vertretene Stufen des Entwicklungsganges vorstellen, sondern Fortpflanzungsformen sind, welche zu beliebiger Zeit an beliebigen Netzen auftreten können, wofür äussere Bedingungen massgebend sind. Es hat sich ferner die wichtige Thatsache herausgestellt, dass die beiden Formen nicht bloss ihrer Anlage nach verschieden sind, sondern dass für das Eintreten jeder von beiden specifische, von einander verschiedene äussere Bedingungen nothwendig sind. Diese Thatsachen hängen aufs innigste mit der Frage zusammen, worin die Unterschiede zwischen ungeschlechtlicher und geschlechtlicher Fortpflanzung eigentlich liegen.

Da es sich hier um ein Problem von allgemeinster Bedeutung handelt, ist es die Aufgabe, die Abhängigkeit beider Fortpflanzungsformen von der Aussenwelt noch sicherer zu beweisen, noch eingehender zu erforschen, als es durch die vorhergehenden Untersuchungen geschehen ist. Man musste sich sagen, dass, wenn wirklich äussere Verhältnisse die eine oder andere Art der Vermehrung herbeiführen, es gelingen müsse, an ein und demselben Netz gleichzeitig die eine und die andere Fortpflanzung als nothwendige Folge äusserer Einflüsse zur Erscheinung zu bringen. Die Zellen eines Netzes sind Schwesterzellen, sie sind, so weit es überhaupt möglich ist, unter denselben Bedingungen aufgewachsen, sie zeigen thatsächlich dasselbe Verhalten, wenn das ganze Netz in der früher geschilderten Weise entweder zur Zoosporen- oder zur Gametenbildung veranlasst wird. Wenn man nun noch einen innern unbekannten Faktor annehmen wollte, welcher den Vermehrungsprocessen zu Grunde liegt, so müsste derselbe doch wenigstens in denselben Zellen eines Netzes der gleiche sein. Er müsste sie stets nach derselben Richtung hintreiben. Gelingt es dagegen ausschliesslich mit Hülfe der äussern Bedingungen bei jedem Netz, woher es auch komme, die eine Hälfte zur Zoosporen-, die andere zur Gametenbildung zu bringen, so beweist das nicht nur, dass äussere Verhältnisse überhaupt dabei mitwirken, sondern dass sie allein darüber entscheiden. Daher war es ein sehr wichtiger Theil meiner Untersuchung, den Nachweis eines solchen Verhaltens der Netze zu führen. Im Laufe der Untersuchung verschob sich die Fragestellung nach einer andern Richtung. Wie aus den früheren Abschnitten ersichtlich ist, gelingt es auf dem Wege der Cultur, den Netzen eine besonders lebhafte Neigung zu einer Fortpflanzungsweise, sei es die geschlechtliche, sei es die ungeschlechtliche

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0386-9

zu induciren, und so gleichsam eine Art von innerer Ursache zu erzeugen. Denn würde man nicht die allmähliche Entstehung der Neigung in Folge der äussern Einflüsse kennen, sondern nur die Thatsache derselben, so würde sie für ein Zeichen eines in der innern Natur der Zelle begründeten Faktors gelten. Netze können nach der Cultur in 0,5 Nährlösung während mehrerer Monate die Neigung zur Zoosporenbildung in gleichsam ruhendem Zustande bewahren; ein kleiner Reiz genügt, die Spannung in die Reaction umzusetzen. Ebenso gelingt es in Netzen die Neigung zur Gametenbildung in hohem Grade zu steigern. Nun kam es darauf an, ein Netz mit einer solchen hochgradigen Neigung zu der einen Fortpflanzungsweise, dennoch durch äussere Bedingungen, mit vollkommener Sicherheit zu der andern entgegengesetzten Fortpflanzung zu bringen. Erst wenn die Versuche nach den beiden möglichen Richtungen vollständig gelingen, ist die Anschauung bewiesen, dass allein äussere Bedingungen das Verhältniss der beiden Fortpflanzungsformen regeln.

2. Die Umwandlung Gameten bildender Netze in Zoosporen bildende.

Netze, welche in Folge der früher erwähnten Culturweise oder während des Lebens in der freien Natur eine lebhafte Neigung zur Gametenbildung erlangt haben, lassen sich leicht und sicher zur Zoosporenbildung bringen, indem man sie bei hellem Licht in 0,5 Nährlösung cultivirt. Wenn bei den Netzen schon eine Anzahl Zellen Gameten erzeugt haben, so kann in den ersten Tagen dieser Process bei manchen Zellen weitergehen, während mit jedem Tage, bei einer immer grösser werdenden Anzahl, die Neigung zur Zoosporenbildung überhand nimmt. Während noch einzelne Zellen in der Nährlösung Gameten erzeugen, bilden andere desselben Netzes, in Wasser übergeführt, Zoosporen. Schliesslich hört bei allen die geschlechtliche Fortpflanzung auf, und die Neigung zur ungeschlechtlichen ist allen Zellen inducirt.

Bei stärkerer Concentration der angewandten Nährlösung gelingt der Umkehrungsversuch leichter und schneller. Bei Netzstücken, deren Zellen theilweise lebhafte Gameten bildeten, genügte schon ein Aufenthalt von 2 Tagen in 1% Nährlösung bei Licht und Wärme, um nach Einführung in Wasser Netzbildung hervorzurufen. Ganz ebenso gelingt der Versuch mit Netzen, welche in einer Rohrzuckerlösung von 5—10% in intensiver Gametenbildung begriffen sind. Sowie ein Theil der noch unveränderten Zellen eines solchen Netzes direct aus dem Rohrzucker in 0,5 Nährlösung gebracht wird, hört die Gametenbildung sofort auf, und in wenigen Tagen sind die betreffenden Zellen im Stande Zoosporen zu bilden, während in der Zuckercultur die Gametenbildung weitergeht. Die Umwandlung gelingt auch häufig dadurch, dass man die Zellen aus der Rohrzuckerlösung in gewöhnliches Wasser überführt. Durch die plötzliche Aenderung des

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0387-5

Mediums wird die Gametenbildung aufgehalten, und bei sonst günstigen Bedingungen kann die Anlage der Zoosporenbildung den Vorsprung erhalten und siegen. Manchmal, wenn Gametenbildung in einer Wassercultur sich gezeigt hat, kann einfach Wechseln des Wassers und helle Beleuchtung an demselben Netz die Zoosporenbildung hervorrufen. Doch am sichersten bleibt immer die Anwendung der Nährsalzlösung.

Es ist unnöthig, einzelne Versuche anzuführen, weil alle ganz übereinstimmende Resultate geliefert haben. Unzweifelhaft können durch äussere Bedingungen die Processe, welche die Gametenbildung einleiten, und die Neigung zu derselben verursachen, rückgängig gemacht, oder unterdrückt und jene Processe angeregt werden, welche die Zoosporenbildung bedingen.

3. Die Umwandlung Zoosporen bildender Netze in Gameten bildende.

Obwohl kein Grund einzusehen war, warum die Umwandlung ungeschlechtlich sich fortpflanzender Netze in geschlechtliche nicht eben so leicht vor sich gehen sollte, wie der umgekehrte Process, so traten doch bei der Untersuchung auffallende Schwierigkeiten hervor, in Folge dessen es sehr langer und sehr zahlreicher Versuche bedurfte, um einigermassen zum Ziele zu gelangen.

Allerdings die einfache Thatsache, dass die Netze, deren Zellen theilweise Zoosporen bilden, infolge der äussern Bedingungen Gameten bilden können, war leicht nachweisbar. Wir haben kennen gelernt, dass Netze, welche im Lauf des Sommers aus der freien Natur frisch geholt werden, gewöhnlich in den ersten Tagen sich ungeschlechtlich fortpflanzen; allmählich ändert sich in denselben Netzen durch Einwirkung der Zimmercultur diese Neigung nach der geschlechtlichen Seite. Aber auch die Netze, welche durch die Cultur in Nährlösung eine besonders lebhafte Neigung zur Zoosporenbildung erworben haben, können unter Umständen Gameten bilden. So ist es eine gar nicht seltene Erscheinung, dass solche Netze, in Wasser übergeführt, zuerst Zoosporen erzeugen, bei längerer Dauer des Versuches, ungünstigen Lichtverhältnissen, später Gameten bilden. Vor allem wurde es beobachtet bei Anwendung von Zuckerlösungen; ich will nur anführen, dass bei 40 derartigen Versuchen im Jahre 1888 20 ausschliesslich Zoosporen, 16 zuerst Zoosporen, dann Gameten bildeten, während 4 Dunkelversuche kein Resultat lieferten. Ein längerer Aufenthalt in der Zuckerlösung wirkt also dahin, in den Netzen die Neigung zur Zoosporenbildung zu unterdrücken und der zur Gametenbildung zum Siege zu verhelfen. Auch noch auf eine andere Weise gelingt es den Nachweis zu führen, dass ein und dasselbe Netz mit Hülfe äusserer Bedingungen gleichzeitig in seinen verschiedenen Theilen auf beide Arten sich vermehren kann, wie folgende Tabelle zeigt, welche

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0388-0

Versuche vom Sommer 1889 angibt. Dieselben sind derart angestellt, dass ein Netz getheilt wurde und die eine Hälfte A beleuchtet, die andere B verdunkelt wurde bei Anwendung des gleichen Nährmediums.

Tabelle III.

Nr.	Beginn des Versuchs	Medium	%	Ende des Versuchs A	Hälfte A beleuchtet	Ende des Versuchs B	Hälfte B verdunkelt
1	25/V	Maltose	2	1/VI	Zoosporen	6/VI	Gameten
2	31/V	Dulcit	2	3/VI	Zoosporen	3/VI	Gameten
3	3/VI	Maltose	0,5	5/VI	Gameten	7/VI	Gameten
4	3/VI	Dulcit	0,5	5/VI	Zoosporen	5/VI	Gameten
5[1])	4/VI	Maltose	1	7/VI	Zoosporen	—	nichts
6	5/VI	Maltose	0,5	7/VI	Zoosporen	7/VI	Gameten
7	7/VI	Dulcit u. Salpeter	0,5 0,5	10/VI	Zoosporen	10/VI	Gameten
8	8/VI	Wasser		11/VI	Zoosporen	12/VI	Gameten
9	8/VI	Maltose	2	11/VI	Zoosporen		nichts
10	8/VI	Rohrzuck.	5	11/VI	Zoosporen	11/VI	Gameten
11	8/VI	Dulcit	1	10/VI	Zoosporen	10/VI	Gameten
12	9/VI	Maltose	1	13/VI	Zoosporen	15/VI	Gameten
13[2])	20/VI	Dulcit	2	23/VI	Zoosporen	23/VI	Gameten
14	17/IX	Maltose	1	29/IX	Zoosporen	20/IX	Gameten
15	17/IX	Dulcit	1	29/IX	Zoosporen, dann Gameten	29/IX	Gameten

Bei der Durchsicht springt die Thatsache in die Augen, wie oft eine verhältnissmässig sehr kleine Veränderung in den äussern Bedingungen genügt, zu entscheiden, welche Fortpflanzungsweise die Zellen eines Netzes annehmen, sodass einer innern Ursache keine Bedeutung dabei zukommt. Natürlich haben nicht alle Versuche, welche in gleicher Weise angestellt werden, dasselbe Resultat, und es muss überhaupt bemerkt werden, dass die Gametenbildung in den Dunkelversuchen häufig nur theilweise eintritt. Denn diese auffallende und interessante Erscheinung, durch Licht und Dunkelheit über die geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung zu entscheiden, ist nur bei solchen Netzen möglich, welche keine ausgesprochene Neigung zu der einen oder andern Form haben. In diesem Falle lässt sich die Sache noch weiter treiben, indem es gelingt, dieselben Hälften der Netze, welche im Dunkeln in Dulcit und Maltose Gameten gebildet haben, durch Beleuchtung zur Zoosporenbildung zu bringen.

1) Diese Cultur seit 14/III dunkel.

2) Diese Cultur seit 17/VI in 0,5 % Nährlösung.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0389-9

Die Schwierigkeiten traten erst auffallend hervor, als versucht wurde, Netze mit sehr lebhafter Neigung zur Zoosporenbildung zur Gametenbildung zu nöthigen mit derselben Sicherheit, wie der umgekehrte Versuch gelang (siehe S. 383). Es mag mir gestattet sein, etwas ausführlicher auf die Versuche einzugehen, weil sowohl die positiven als auch die negativen Resultate bedeutungsvoll sind, wenn man das Verhältniss der beiden Fortpflanzungsformen näher erkennen will.

Die Beobachtung, dass ungeschlechtlich gestimmte Netze bei längerem Verweilen in der Zuckerlösung ab und zu Gameten bilden, war die Veranlassung zu verschiedenen Versuchsreihen. Die Tendenz zur Gametenbildung konnte dadurch angeregt werden, dass allmählich eine grössere Menge Zucker in die Zellen übertrat, oder dass die im Ueberschuss vorhandenen Nährsalze zum Austritt genöthigt wurden; beide Momente konnten auch nebeneinander wirksam sein. Zunächst wurde versucht, den Aufenthalt der Netze in der Zuckerlösung zu verlängern, indem die Culturen entweder im Dunkeln oder bei niederer Temperatur gehalten wurden. Für den letzteren Versuch benutzte ich ein nach Norden gelegenes Zimmer, welches nie geheizt wurde und daher den ganzen Winter hindurch eine Temperatur unter 8° hatte.

Meine Versuche zeigen nun, dass trotz langem Aufenthalt im Dunkeln oder Kalten bei Gegenwart von Zucker die ungeschlechtliche Neigung sich in stärkerem oder geringerem Grade erhielt, so dass im Licht oder bei höherer Temperatur die Zoosporenbildung gleich wieder eintrat.

Ein zweiter Weg eine Ansammlung organischer Substanz in den Zellen herbeizuführen, besteht darin, die Netze statt in Wasser auf einer feuchten Unterlage, sei es Torf, Lehm oder Filtrirpapier zu cultiviren und recht sonnig zu stellen. In diesen Versuchen wurde dafür gesorgt, dass der Lehm stets feucht war und die Torfstücke u. s. w. mit ihrem unteren Theil im Wasser standen. Unter diesen Umständen kann eine Zoosporenbildung nicht oder nur sehr spärlich erfolgen, die Zellen assimiliren weiter und speichern grosse Massen Stärke in sich auf. Die Versuche schienen um so mehr Aussicht auf Erfolg zu haben, als vielfach Netze in dieser Weise cultivirt, lebhafteste Gametenbildung zeigten. Jedoch trat der erwartete Erfolg nicht ein, die Neigung zur Zoosporenbildung schien unverändert, ja vielleicht erhielt sie sich bei keiner andern Versuchsreihe in so hohem Grade, da bei Wasserzufuhr stets in kurzer Zeit sämmtliche Zellen Zoosporen bildeten. Einige Beispiele will ich in folgender Tabelle anführen.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0390-3

Tabelle IV.

Feuchte Unterlage.	In Wasser.	Datum des Resultats.
I. Sand seit 24/III 89	1) 23/IV	24/IV Zoosporen
	2) 28/V	30/V Zoosporen
II. Torf seit 1/III	25/III .	27/III Zoosporen
III. Filtrirpapier seit 11/X 89	1) 1/XI	2/XI Zoosporen
	2) 8/I 90	10/I Zoosporen
	3) 1/II 90	3/II. Zoosporen

Die Tabelle zeigt, dass selbst nach mehr als 3½ Monaten die Neigung zur Zoosporenbildung noch vollständig sich erhalten hatte. Auch bei Versuchen, bei welchen das Filtrirpapier mit Maltose-, Dulcit- oder Rohrzuckerlösung getränkt war, liess sich kein Erfolg nachweisen, während bei beliebigen Netzen unter diesen Umständen vielfach Gametenbildung eintreten kann, wenn keine lebhafte Neigung zur Zoosporenbildung vorhanden ist. Die Thatsache ist insofern bemerkenswerth, als sich dabei eine Verschiedenheit im Verhalten der Zoosporen- und Gametenbildung herausstellt; es ist wahrscheinlich, dass Netze, bei denen die Neigung zur Zoosporenbildung nicht sehr gefestigt ist, durch allmähliches Eintrocknen des Standortes zur Gametenbildung geführt werden.

Neben der Anhäufung organischer Substanz kommt noch ein zweiter wichtiger Punkt in Betracht, das Verhalten der Nährsalze. Sie sind es gerade, welche die lebhafte ungeschlechtliche Neigung bedingen; will man dieselbe unterdrücken, so musste dafür gesorgt werden, dass die Nährsalze entfernt werden. Natürlich durfte das nur bis zu einem gewissen Grade erfolgen, da auch für die Gametenbildung geringe Mengen von Nährsalzen nothwendig sind. Die Schwierigkeit liegt darin, dass kein Mittel bekannt ist, welches direct die Exosmose der Nährsalze bewirkt. Indessen war wenigstens zu versuchen, ob nicht durch einen längeren Aufenthalt in höherer Temperatur der Austritt der Nährsalze gesteigert würde. Doch hatten die Versuche keinen durchschlagenden Erfolg, da nur hier und dort, aber nicht regelmässig, die Zoosporenbildung unterdrückt und die Gametenbildung hervorgerufen werden konnte. Jetzt blieb noch ein Mittel zu versuchen übrig, zu welchem ich von Zeit zu Zeit immer wieder gegriffen habe und welches dem Gedanken entsprang, durch besondere chemische Substanzen eine Exosmose der Zellsaftstoffe zu veranlassen. Vor allem lag es nahe in dieser Beziehung an Körper sauren Characters zu denken [1]). Leider aber zeigte sich doch, dass sichere Resultate nicht erreicht werden konnten. Die vielen Versuche mit verdünnter Aepfel-,

1) Vergl. Pfeffer, Arbeiten des botanischen Instituts Tübingen. II. S. 288—291; hier wird gezeigt, wie durch Citronensäure Exosmose der in die Zellen eingedrungenen Anilinfarbstoffe veranlasst wird.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0391-9

Citronen-, Essig-, Phosphorsäure, mit saurem und gewöhnlich weinsaurem Kali, mit Eisenweinstein, weinsaurem Ammoniak führten zu keinem Resultat. Höchstens liess sich feststellen, dass die Gametenbildung ungestört in verdünnten organischen Säuren vor sich gehen kann, während Netze mit ungeschlechtlicher Neigung keine Zoosporen bilden, bis die Säure durch Wasser ersetzt ist, im Falle die Netze nicht zu sehr geschädigt worden waren. In alkalischen Lösungen, z. B. von Magnesiumoxyd, bleibt die Neigung zur Zoosporenbildung unverändert; sie kann vor sich gehen, wenn die Lösung schwächer, aber immerhin noch alkalisch reagirt.

So war die Frage trotz aller Bemühung ungelöst, so dass ich in meiner ersten vorläufigen Mittheilung ausdrücklich auf diese Lücke aufmerksam machen musste. Erst im Winter 89—90 gelang es mir dieselbe bis zu einem gewissen Grade auszufüllen, indem ich die verschiedenen äussern Einflüsse in mannigfachen Combinationen auf die Netze einwirken liess. Mich leitete dabei folgender Gedankengang. Wenn ein einzelner Factor, wie niedere Temperatur, Lichtmangel, welcher an und für sich die gesammten Lebensvorgänge ungünstig beeinflusst, längere Zeit auf die Cultur einwirkt, so wird die Folge davon sein, dass abgesehen von der nothwendigen Athmung alle andern Processe so gut wie stillstehen, infolge dessen keine wesentliche Veränderungen in den Zellen eintreten können. Die Neigung zur Zoosporenbildung erhält sich desshalb unverändert, und die für die Gametenbildung nothwendigen Processe können nicht Platz greifen. Auch für die letzteren wirkt ein gewisser Grad der Beleuchtung günstig, und ebenso ist eine gewisse Menge Wärme für die einleitenden Processe nothwendig. Daher muss man versuchen, die ungeschlechtlich gestimmten Netze dem Licht auszusetzen, aber einem solchen, welches zu schwach ist, lebhafte Zoosporenbildung zu erwecken, und ebenso erscheint es nothwendig, eine Temperatur anzuwenden, welche noch hoch genug ist, um die Lebensprocesse der Zelle fortgehen zu lassen, aber so niedrig, dass die Zoosporenbildung nicht recht zum Ausbruch kommen kann. Diese Ueberlegungen führten zu einer grossen Anzahl Versuche, welche in überraschender Weise und mit solcher Sicherheit gelangen, dass ich in einem kleinen Nachtrag [1]) zu meiner ersten Mittheilung das Problem als vollständig gelöst bezeichnete. Zu den Versuchen wurden Netze benutzt, welche in Nährlösung von 0,5—1% seit Ende October oder Anfang November cultivirt worden waren, und welche wie immer in solchen Fällen lebhafteste Neigung zur Zoosporenbildung besassen. Die Netze wurden entweder in Wasser oder direct in eine 5% Rohrzuckerlösung gebracht und an einem Nordfenster cultivirt, an welchem während der Wintermonate ein relativ schwaches diffuses Licht am Tage herrschte und zugleich eine Temperatur von 10—12°. Nach 10—20 Tagen kamen die Culturen in

1) Klebs, Biologisches Centralblatt IX. 1890. No. 24.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0392-5

den Thermostaten, dessen Temperatur auf circa 28° gehalten wurde. Meist schon nach 1—2 Tagen trat vollständigste Gametenbildung ein. Wenn dies nicht der Fall war, wurden die Culturen von Neuem an das Nordfenster gestellt und dann später der Wirkung des Thermostaten ausgesetzt. Statt ausführlicher Beschreibung der Combinationen wird es zweckmässig sein, eine Anzahl Versuche tabellarisch aufzuführen. Dieselben beziehen sich alle auf ein und dieselbe Hauptcultur, in welcher einige wenige aber sehr grosse Netze sich befanden, welche dann auf die verschiedenen Versuche vertheilt wurden. Die römischen Zahlen geben die einzelnen Versuche resp. Versuchsreihen an mit einer bestimmten Menge Hydrodictyon aus dieser Hauptcultur. Entweder wurde das Material direct derselben entnommen oder einer secundären Cultur, in welcher die Netze aus der Nährlösung in Wasser gebracht worden waren. Es findet sich bei dem betreffenden Versuch in der zweiten Rubrik die Angabe der Nummer, aus welcher das Material stammt; so ist z. B. das Material des Versuches No. I zu mannigfachen andern Versuchen verwendet worden. Die Temperatur im Thermostaten wie am Nordfenster ist ziemlich constant gewesen; sehr wechselnd war sie in dem Falle, dass directe Sonne auf die Culturen einwirkte, infolge dessen die Grenzen ungefähr angegeben sind. Bei der Angabe der Lichtstärke heisst »mässig hell« stets diffuses Licht ohne directe Sonne, »hell« dagegen zeitweilige Sonnenbeleuchtung.

Tabelle V.

Hydrodictyon seit 2/XI in 0,5 Nährlösung.

No.	Datum und Medium.	Licht.	Temperatur.	Resultat.
I	Seit 8/XII Wasser	mässig hell	10°	wenige Netze
II	No. I 12/XII 5% Rohrzucker	dunkel	28°	mässig viel Netze
	Dann 20/XII » »	mässig hell	10°	nichts
	» 28/XII » »	dunkel	28°	sehr viele Gameten
III	No. I 10/XII » »	dunkel	28°	nichts
	Dann 20/XII » »	mässig hell	10°	nichts
	» 28/XII » »	dunkel	28°	sehr viele Gameten
IV	No. I 10/XII » »	mässig hell	10°	einzelne Netze
	Dann 20/XII » »	dunkel	28°	einzelne Netze, sehr viele Gameten
V	No. I 23/XII » »	mässig hell	28°	einzelne Netze, sehr viele Gameten
VI	No. I 23/XII » »	mässig hell	10°	einzelne Netze

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0393-1

Tabelle V. (Fortsetzung).

No.	Datum und Medium.	Licht.	Temperatur.	Resultat.
VI	Dann 3/I 5 % Rohrzucker	dunkel	28°	sehr viele Gameten
VII	No. I 5/I Wasser	hell	10—20°	sehr viele Netze
VIII	No. I 3/I 1 % Dulcit	hell	10—20°	sehr viele Netze
IX	7/XII 5 % Rohrzucker	mässig hell	10°	nichts
	Dann 11/XII 5 % Rohrzucker	dunkel	28°	wenige Netze, wenige Gameten
	» 20/XII » »	mässig hell	10°	nichts
	» 4/I » »	dunkel	28°	sehr viele Gemeten
X	7/XII 5 % Rohrzucker	mässig hell	10°	wenige Netze
	Dann 20/XII 5 % Rohrzucker	dunkel	28°	sehr viele Gameten
XI	25/XI Wasser	dunkel	28°	nichts
	Dann 6/XII 5 % Rohrzucker	dunkel	28°	nichts
	» 20/XII » »	mässig hell	10°	nichts
	» 6/I » »	dunkel	28°	sehr viele Gameten
XII	23/XII » »	mässig hell	28°	einige Netze, sehr viele Gameten
XIII	23/XII » »	mässig hell	10°	nichts
	Dann 3/I » »	dunkel	28°	nichts
	» 10/I » »	mässig hell	10°	nichts
	» 30/I » »	dunkel	28°	sehr viele Gameten
XIV	23/XII Wasser	mässig hell	28°	einige Netze
	Dann 2/I Wasser	hell	10—20°	sehr viele Gameten
XV	23/XII Wasser	mässig hell	10°	nichts
	Dann 3/I Wasser	dunkel	28°	nichts
	» 8/I »	mässig hell	10°	nichts
	» 21/I »	dunkel	28°	viele Gameten
XVI	6/I Wasser	mässig hell	10°	nichts
	Dann 23/I Wasser	dunkel	28°	nichts
	» 30/I »	mässig hell	10°	nichts
	» 7/II »	dunkel	28°	nichts
	» 18/II »	hell	10—20°	eine Anzahl Netze
	» 26/II »	dunkel	28°	sehr viele Gameten

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0394-7

Tabelle V. (Fortsetzung).

No.	Datum und Medium.	Licht.	Temperatur.	Resultat.
XVII	6/I 5 % Rohrzucker	hell	10—20°	eine Anzahl Netze
	Dann 16/I 5 % Rohrzucker	dunkel	28°	sehr viele Gameten
XVIII	6/I 5 % Rohrzucker	mässig hell	10°	wenige Netze
	Dann 16/I 5 % Rohrzucker	dunkel	28°	nichts
	Dann 24/I 5 % Rohrzucker	mässig hell	10°	wenige Gameten
XIX	25/XI Wasser	dunkel	10°	nichts
	Dann 24/I 5 % Rohrzucker	hell	10—20°	eine Anzahl Netze
	» 2/II » »	dunkel	28°	sehr viele Gameten
XX	13/I Wasser	dunkel	28°	nichts
	Dann 26/I Wasser	hell	10—20°	eine Anzahl Netze
	» 5/II »	dunkel	28°	sehr viele Gameten
XXII	No. XX 1/II Wasser	mässig hell	10°	nichts
	Dann 4/II 5 % Rohrzucker	mässig hell	10°	nichts
	» 16/II » »	dunkel	28°	sehr viele Gameten
XXII	12/II Wasser.	hell	10—20°	viele Netze

Ganz entsprechende Resultate haben noch andere Versuchsreihen gezeigt, welche deshalb nicht weiter angeführt werden sollen.

Die nähere Durchsicht der angeführten Tabelle beweist, dass das Hydrodictyon in 0,5 Nährlösung vom 8. Dec. 89 bis 12. Febr. 90 seine lebhafte Neigung zur Zoosporenbildung bewahrt hatte und sich ungeschlechtlich vermehrte, sobald es in Wasser gebracht wurde, und Sonnenlicht einige Zeit einwirkte (vergl. Versuch I. VII. VIII. XXII). Wenn also während der ganzen Zwischenzeit die Netze derselben Cultur zu der denkbar vollständigsten Gametenbildung gebracht werden konnten, so musste stets vorher die lebhafte Neigung zur Zoosporenbildung unterdrückt werden. Das erstrebte Ziel war thatsächlich in diesen Fällen erreicht. Eine der Hauptursachen bei dieser Unterdrückung spielte das Licht in Combination mit relativ niederer Temperatur; beide Factoren liessen die Zoosporenbildung nicht oder nur in geringem Masse erfolgen. Jetzt konnten die zur Gametenbildung führenden Ursachen den Vorrang gewinnen und schliesslich siegen. Sehr bezeichnend, übrigens mit allem was sonst beobachtet wurde, übereinstimmend, ist die Thatsache, dass diese Unterdrückung der ungeschlechtlichen Neigung nur eine zeitweilige war, d. h. nur so lange gelang, als das Licht sich in bescheidenen Grenzen

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0395-3

hielt. Der Vergleich der Versuche I und VII, welche mit demselben Material und auch mit demselben nicht gewechselten Wasser angestellt wurden, lässt aufs Klarste hervortreten, wie noch nach 4 Wochen der Cultur bei geringem Licht und niedriger Temperatur die ungeschlechtliche Neigung sich unverändert erhielt und sofort wieder zum Ausbruch kam, als directe Sonne d. h. helles Licht und höhere Temperatur einwirkte. Neben der geringeren Wärme und Licht-Intensität, welche durch Zurückdrängung der ungeschlechtlichen Neigung die Gametenbildung beförderte, wurde dieselbe weiterhin durch Dunkelheit und hohe Temperatur in hohem Masse gesteigert. Beide Factoren dienten wesentlich dazu möglichst schnell und möglichst vollständig in einer Cultur die Gametenbildung hervorzurufen. Dieselbe konnte auch eintreten in Versuchen, bei welchen das Innere des Thermostaten bei 28° erleuchtet wurde und andererseits konnte auch eine Temperatur von 20° in der Dunkelheit für viele Zellen genügen. Im Allgemeinen gelangen die Versuche, bei welchen Zuckerlösung benutzt wurde, sicherer, als bei Anwendung von Wasser aus dem leicht verständlichen Grunde, weil die Zuckerlösung an und für sich die Gametenbildung begünstigt. In Wasserculturen gelang bisweilen eine ganze Anzahl Versuche noch in ganz anderer Weise als in der Tabelle angegeben ist. Wenn man nämlich die Netze in der Nährlösung im Dunkeln cultivirt, so wirkt dieselbe in jedem Falle nicht so günstig für die Zoosporenbildung wie im Licht (vergl. S. 359). Nach dem Versetzen in Wasser bei fortwährender Dunkelheit kann die ungeschlechtliche Neigung nicht in so hohem Grade erregt werden. Solche Culturen in den Wintermonaten einem mässig hellen Licht ausgesetzt, bilden ausserordentlich leicht Gameten. Der Versuch gelingt im Sommer in den seltensten Fällen, weil bei der starken Lichtintensität die Zoosporenbildung zu schnell eintritt.

Die im Vorhergehenden besprochenen Versuche beweisen unzweifelhaft, dass Netze mit lebhafter Neigung zur Zoosporenbildung durch äussere Bedingungen zur geschlechtlichen Fortpflanzung genöthigt werden können, und sie vervollständigen den schon früher ausgesprochenen Satz, dass die Aussenwelt die Fortpflanzung regulirt. In meinem kleinen Nachtrag glaubte ich mich in Folge dessen zu dem Ausspruch berechtigt, dass jedes Netz bald zu der einen, bald zu der andern Fortpflanzungsart, je nach den äussern Bedingungen gezwungen werden kann. Indessen haben weitere Untersuchungen mich genöthigt, den Satz etwas einzuschränken, sie haben zugleich eine für die ganze Frage wichtige Erscheinung kennen gelehrt.

Unter meinen Culturen im Grossen fand sich eine einzige vor, bei welcher in allen Netzen die Neigung zur ungeschlechtlichen Fortpflanzung in solchem Grade entwickelt war, dass alle Mittel Gameten hervorzurufen, fehl schlugen. Die Cultur bestand in jungen Netzen, welche im Sommer

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0396-8

1889 erzeugt und während der grossen Ferien in einem Gefäss im Garten unbeachtet stehen geblieben waren. Anfang October wurden die Netze in einem grossen Holzbehälter draussen cultivirt bis Anfangs December, zu welcher Zeit sie in einem kleineren Gefäss im Warmhaus weiter gezogen wurden. Die Netze waren wenig gewachsen, gelb gefärbt und dicht mit Stärke erfüllt. Noch bis Ende October liessen sich beide Arten der Fortpflanzung hervorrufen, wenn auch wegen des schlechten Zustandes, nur bei einem Theile der Zellen. In 5—10% Rohrzucker traten im Thermostaten bei einer Anzahl Zellen Gameten auf; im Allgemeinen aber schien die ungeschlechtliche Fortpflanzung leichter einzutreten, und nach Weihnachten gelang es kaum mehr Gameten zu sehen. Die Netze dieser Cultur wurden nun in 0,5% Nährlösung gebracht und gewannen dadurch normales Aussehen. Zugleich steigerte sich die Neigung zur Zoosporenbildung und wurde zu einer anscheinend von der Aussenwelt unabhängigen Eigenschaft. In den Monaten Januar bis April 1890 habe ich in der Ueberzeugung, dass der Versuch Gameten hervorzurufen, gelingen müsse, das denkbar möglichste versucht und die aller mannigfachsten Combinationen äusserer Factoren angewandt; ich könnte viele Seiten anfüllen mit der Besprechung solcher Versuche, aber alle fielen in derselben Weise aus, d. h. überall traten Zoosporen auf, wenn die Bedingungen überhaupt die Fortpflanzung gestatteten. Immerhin ist es denkbar, dass es noch eine unbekannte Versuchsanstellung gegeben hätte, durch welche die Gametenbildung veranlasst worden wäre. Indessen halte ich es desshalb für unwahrscheinlich, weil alle Versuche in durchaus gleicher Weise reagirten, weil während der ganzen Zeit unter den vielen Hunderten von Zellen nicht eine einzige Zelle mit Gameten beobachtet wurde. Im Zusammenhange mit dieser auffallenden Befestigung der ungeschlechtlichen Neigung steht die Thatsache, dass bei dieser Cultur die Zoosporenbildung in hohem Grade unabhängig vom Licht geworden war (S. 359). Bei Anwendung des Thermostaten gelang es wiederholt junge Netze zu erzeugen, nachdem die Cultur 8—14 Tage im Dunkeln gestanden hatte.

Nach der Feststellung der Thatsache, dass durch die Art und Weise der Cultur Netze die nicht mehr veränderliche Eigenschaft erwerben, Zoosporen zu bilden, war die wichtigste Frage wie die Nachkommen solcher Netze sich verhalten. Im April 1890 wurden frische junge Netze derselben Cultur weiter cultivirt; sie wuchsen schnell zu lebhaft grünen Netzen heran. Schon nach 3 Wochen zeigten sie lebhafte Neigung zur Zoosporenbildung und behielten dieselbe auch bis Mitte Juni bei, wo die Cultur durch die Versuche aufgebraucht war. Doch gelang es schliesslich, wenn auch schwer, mit Hülfe von Zuckerlösung und Dunkelheit einige Zellen zur Gametenbildung zu bringen. Sehr viel leichter ging es bei der zweiten Generation, es scheint daher als wenn die stark befestigte Neigung zur Zoosporenbildung nur bis zu einem gewissen Grade auf die Nachkommen übertragen werde.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0397-4

Es bedarf keiner ausführlichen Darlegung, dass die hervorgehobenen Thatsachen nichts dafür beweisen, dass es wirklich ungeschlechtliche Generationen bei Hydrodictyon gibt, denn anfänglich liessen in der Cultur wie immer beide Fortpflanzungsweisen sich hervorrufen. Erst allmählich durch die Art der Cultur erhielt die eine Form, die ungeschlechtliche, das Uebergewicht, bis schliesslich, besonders durch die Einwirkung der Nährlösung, dieselbe den hohen Grad der Festigkeit erlangte, so dass die Netze specifisch ungeschlechtlich wurden. Am besten erklärt sich wohl diese merkwürdige Erscheinung durch die Annahme, dass in Folge der Culturbedingungen schon weitergehende, wenn auch noch nicht sichtbare Processe der Zoosporenbildung in den Zellen eingetreten waren, so dass dieselben nur aufgehalten aber nicht mehr unterdrückt werden konnten. Die interessante Frage ob es möglich ist, eine ungeschlechtliche Race zu erziehen, konnte bisher nicht experimentell geprüft werden.

4. Die Unterschiede der geschlechtlichen und ungeschlechtlichen Fortpflanzung.

Die Untersuchungen, welche die auffallende Abhängigkeit der Fortpflanzungserscheinungen von der Aussenwelt klar bewiesen haben, werfen zugleich einiges Licht auf die Frage von allgemeinster Bedeutung nach den Unterschieden der geschlechtlichen und ungeschlechtlichen Vermehrung. Die Frage kann verschieden gestellt werden. Zunächst würde es sich darum handeln, festzustellen, welche bestimmte physiologische Ursachen für das Eintreten jeder der beiden Vermehrungsarten charakteristisch sind. Man kann aber weiter gehen und das Problem erforschen, wie phylogenetisch die Entstehung beider Erscheinungen vorzustellen ist, und worin die Bedeutung jeder der beiden Fortpflanzungsweisen liegt.

Bei der Besprechung der allgemeinen Bedingungen der Zoosporenbildung wies ich bereits darauf hin, dass bei der physiologischen Erklärung derselben die vererbte Anlage von den äusseren Ursachen zu unterscheiden ist. Das für die Zoosporenbildung Gültige bezieht sich auch auf die Gametenbildung. Wir werden am einfachsten annehmen, dass in den Zellen des Wassernetzes eine besondere Anlage der Gametenbildung sich findet, welche durch ein materielles System von bestimmter molecularer Organisation gebildet wird. Diese Anlage, auf welcher der charakteristische Verlauf der Gametenbildung beruht, muss bei jeder Theilung der Wassernetzzelle vermehrt und jeder Zoospore zugetheilt werden, in welcher daher die Anlagen beider Fortpflanzungsweisen nebeneinander vorkommen. Wenn man von phylogenetischen Speculationen vorläufig ganz absieht, entspricht den Thatsachen am besten die Annahme, dass beide Anlagen verschiedenartig ausgebildet sind. Wie man sich diese Verschiedenartigkeit der Anlagen selbst nun auch vorzustellen habe, es bleibt die sichere Thatsache von wesentlicher Bedeutung,

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0398-0

dass die äusseren Bedingungen für die geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung verschiedenartig sind.

Allerdings lassen sich nicht, wie ich selbst anfangs hoffte, für jede Fortpflanzung specifische Unterschiede erkennen. Vielmehr sind es dieselben äusseren Kräfte, welche die Entfaltung beider bedingen; es kommt auf die verschiedene Combination derselben an, es hat der verschiedene Intensitätsgrad ihrer Wirkung eine grosse Wichtigkeit. So kann intensives Licht sowohl die Zoosporen- wie Gametenbildung befördern, je nachdem sich andere Bedingungen damit vergesellschaften. Andererseits kann schwaches und starkes Licht verschiedene Wirkungen ausüben. Eine bestimmte Combination äusserer Kräfte längere Zeit auf Zellen einwirken zu lassen, ist kaum in der Wirklichkeit durchzuführen, weil im Laufe schon eines Tages, noch mehr einer oder mehrerer Wochen Licht, Temperatur, Beschaffenheit des Mediums sich verändern. Jede Combination, welche eine gewisse Zeit eingewirkt hat, hinterlässt Veränderungen des Zellinhaltes, welche die Wirkung der nächstfolgenden Combination beeinflussen. In diesem bunten Wechsel der Einwirkungen äusserer Kräfte, ihrer mannigfaltigen Combinationen verhalten sich die beiden Anlagen der Fortpflanzung wie zwei Gegner, von welchen jeder den andern vollständig unterdrücken muss, um zu seinem Ziele, seiner Entwickelung, zu gelangen. Jeder von ihnen sucht die sich ihm darbietenden äusseren Umstände zu benutzen, bald mit Hülfe dieses bald jenes Momentes einen Vortheil zu erringen. Hat die eine Anlage einen Vorsprung gemacht, so kann derselbe wieder rückgängig gemacht werden, und die andere kann mit Hülfe günstiger Combinationen den Sieg erreichen. Ich will jetzt versuchen die verschiedenen Combinationen äusserer Bedingungen kurz zu charakterisiren, welche in dem Kampf der beiden Anlagen von entscheidender Bedeutung sind. Man muss dabei die beiden Fälle unterscheiden, dass die Anlagen in der Zelle ungefähr sich das Gleichgewicht halten und dass eine derselben entwickelter ist wie die andere, oder, wie ich mich vorhin häufig ausdrückte, in den Zellen eine entschiedene Neigung zu einer der beiden Fortpflanzungsformen herrscht.

I. Beide Anlagen halten sich ungefähr das Gleichgewicht.

A. Die Zoosporenbildung wird angeregt und hervorgerufen durch:

a) Frisches Wasser, während einiger Zeit helles Licht, am besten zeitweilig directe Sonne, bei einer Temperatur, welche zwischen 12 und 28° C. schwanken darf.

b) Frisches Wasser, diffuse Beleuchtung bei durchschnittlich etwas höherer Temperatur 20—28°.

c) Maltose und Dulcitlösung von 0,5—2 %, Beleuchtung und Temperatur entweder wie bei a oder b.

d) Nährsalzlösung von 0,05—0,4 %, Beleuchtung und Temperatur wie bei a.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0399-8

B. Die Gametenbildung wird angeregt und hervorgerufen durch:

α) Cultur in wenig nicht gewechseltem Wasser, in heller Beleuchtung bei einer Temperatur von 16—28°.

β) Cultur ohne Wasser in feuchter Atmosphäre, sonst wie bei α.

γ) Zuckerlösung 5—12 %, diffuse oder sonnige Beleuchtung bei einer Temperatur von 12—28°.

δ) Zuckerlösung, Maltose, Dulcit in der Dunkelheit bei 15—28°.

Keineswegs darf vorausgesetzt werden, dass der Erfolg in den angeführten Fällen immer den Erwartungen entspricht. Gerade wenn beide Anlagen ziemlich gleichwerthig sind, so genügen kleine Unterschiede in den äusseren Verhältnissen, um den Sieg der einen oder andern Anlage herbeizuführen, so dass in einem Versuch Gametenbildung auftritt, wenn man Zoosporenbildung zu beobachten hoffte. Der Fall wird eigentlich nicht häufig sein, dass beide Anlagen ganz gleich sind, da die vorhergehenden Lebensumstände stets Wirkungen ausgeübt haben, welche eine gewisse Neigung zu einer der Fortpflanzungsweisen erweckt haben. Im Allgemeinen haben die aus dem Freien geholten Netze eine Neigung zur Zoosporenbildung, in Folge dessen schon frisches Wasser und helles Licht genügt, sie zur Entfaltung zu bringen. Andererseits wissen wir, dass bei der Zimmercultur leicht die Neigung zur Gametenbildung erregt wird, daher rührt es, dass bei vielen solcher Versuche zuerst Zoosporen-, dann Gametenbildung auftritt. Ferner spielt die schon erwähnte Erscheinung mit, dass eine bestimmte Combination äusserer Umstände sich schwer lange festhalten lässt, da durch den Wechsel des Klimas tägliche Veränderungen eintreten, welche das Resultat beeinflussen. Ganz besonders gilt dies für das Licht. In den Versuchen, in welchen Zoosporenbildung eintreten soll, wird durch eine Reihe trüber Tage dieselbe behindert und demgemäss kann die Anlage der Gametenbildung den Vorrang gewinnen. Bei dem für das Resultat so wichtigen Wechsel von Licht und Temperatur erschöpfen die aufgezählten Combinationen nicht die Mannigfaltigkeit der vorkommenden Fälle.

II. Entschiedene Neigung zur Gametenbildung.

Dieselbe kann sich bei Netzen vorfinden, welche aus der freien Natur stammen oder sie ist erlangt worden durch die I α bis δ erwähnten Culturmethoden.

Zoosporenbildung wird hervorgerufen:

a) durch Cultur in frischem Wasser bei heller Beleuchtung und einer Temperatur von 16—28°.

b) durch Cultur in 0,5—2 % Nährsalzlösung und Ueberführung in Wasser, sonst wie a.

Die erste Methode kann man mit Erfolg gebrauchen, wenn die Gametenbildung durch Cultur in Zuckerlösung angeregt ist. In jenen Fällen,

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0400-4

in welchen die Neigung in Wasserculturen erstarkt ist, genügt einfaches Wechseln des Wassers nicht immer, die zweite Methode hat für diese wie überhaupt alle Fälle sicheren Erfolg.

III. Entschiedene Neigung zur Zoosporenbildung.

Dieselbe wird hervorgerufen durch die Culturmethoden Ia—c, vor allem aber in hohem Grade durch die Methode IIb.

Gametenbildung wird hervorgerufen:

a) durch Wasser, lange Einwirkung niederer Temperatur 8—12° bei mässig hellem Licht (Ausschluss directer Sonne), dann Anwendung höherer Temperatur 26—30° und Dunkelheit.

b) durch Zuckerlösung von 5—10 %, sonst wie a oder zuerst in Dunkelheit bei 28°, dann mässig hellem Licht und wieder höhere Temperatur.

c) durch Cultur in 0,5 % Nährlösung im Dunkeln, Ueberführung in Wasser im Dunkeln, später bei mässig hellem Licht und einer Temperatur von 12—20°.

Auf die sonstigen kleineren Unterschiede in den Versuchen, welche zu demselben Resultat geführt haben, soll hier nicht näher eingegangen werden. Nur möchte ich bemerken, dass in den Sommermonaten die Versuche nicht recht gelingen, weil es schwer zu erreichen ist, während längerer Zeit niedere Temperatur und mässiges Licht gleichzeitig einwirken zu lassen. Namentlich gilt das für die Methode IIIc.

Als weiterer Fall müsste jene merkwürdige Erscheinung erwähnt werden, dass unter besonderen Culturbedingungen die ungeschlechtliche Neigung sich so befestigen kann, dass sie nicht zu unterdrücken ist, in Folge dessen die Gametenbildung unmöglich wird. Der andere denkbare Fall, dass die Neigung zur Gametenbildung in gleichem Grade sich festsetzt, wurde bisher nicht beobachtet, und er ist sehr wenig wahrscheinlich, da bei dem Wassernetz die geschlechtliche Neigung sich stets mit solcher Sicherheit zurückdrängen lässt.

Aus der gegebenen Darstellung ist ersichtlich, dass man nicht in einer kurzen Formel den Unterschied der beiden Fortpflanzungsformen auszudrücken im Stande ist. Wenn man das typische Verhalten des Wassernetzes im Laufe der Sommermonate im Auge behält, so kann man den Unterschied etwa in folgender Weise formuliren: die ungeschlechtliche Fortpflanzung tritt ein, wenn die Netze bei genügend hoher Temperatur, hellem sonnigem Wetter, bei Vorhandensein eines frischen nährsalzhaltigen Wassers in lebhaftem Stoffwechsel begriffen sind, bei welchem Ernährung und Verbrauch sich ungefähr die Wagschale halten. Ein besonderer Reichthum des Wassers an anorganischen Nährsalzen verleiht den Netzen eine besonders lebhafte Neigung zu dieser Fortpflanzungsart.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0401-0

Die geschlechtliche Fortpflanzung tritt dagegen ein, wenn bei den Netzen durch irgend ein äusseres Moment, sei es niedere Temperatur, zeitweilig geringes Licht oder Dunkelheit, nicht gewechseltes Wasser oder Mangel an Wasser, die Zoosporenbildung verhindert wird und zugleich eine lebhafte Ansammlung organischer Substanz stattfindet. Besonders wirken in dieser Richtung fördernd organische Nährlösungen, vor allem Zucker.

Vergleicht man die Bedingungen beider Fortpflanzungsarten unter einander, so könnte man eine Bestätigung des Satzes von Herbert Spencer[1]) herauslesen, nach welchem die ungeschlechtliche Fortpflanzung, die Agamogenesis, bei Ueberfluss, die geschlechtliche oder Gamogenesis bei Mangel auftritt. Düsing[2]) hat sich Spencer angeschlossen und das Material, welches dafür spricht, zusammengestellt. Dieser Ansicht kommt eine gewisse Berechtigung zu, insofern auch hier bei Hydrodictyon die Agamogenesis an sehr günstige Ernährungsbedingungen gebunden ist, während es für die Gamogenesis charakteristisch ist, dass irgend eine der Bedingungen sich ungünstiger gestaltet. Andererseits sind diese Ausdrücke Ueberfluss und Mangel, Gunst und Ungunst zu unbestimmt, zu wenig bezeichnend; sie sind nicht im Stande die vorhandenen physiologischen Unterschiede hervorzuheben. Wenn man diese Ausdrücke in ihrem eigentlichen Sinne fasst, so erscheinen sie noch weniger passend, weil Ueberfluss an Nahrung geradezu für die Gametenbildung förderlich ist, und die Zoosporenbildung auch selbst bei relativ ungünstigen Lebensverhältnissen erfolgt, wenn nur die Neigung dafür durch vorhergehende Einflüsse geweckt ist.

In seiner eigentlichen Richtigkeit erscheint der Satz Spencer's, wenn man die physiologischen Ursachen der Fortpflanzungsarten unberücksichtigt lässt und sich nur fragt, welche biologische Bedeutung haben beide für das Leben der Alge. Unzweifelhaft weisen die Beobachtungen bei Hydrodictyon wie bei vielen anderen niederen Organismen darauf hin, dass die ungeschlechtliche Fortpflanzung vor allem der Vermehrung, die geschlechtliche der Erhaltung dient. Je günstiger die allgemeinen Lebensbedingungen sind, je üppiger Wachsthum und Ernährung stattgefunden haben, um so lebhafter erfolgt die Vermehrung auf ungeschlechtlichem Wege. Tritt eine Störung ein, gestalten sich in irgend welcher Beziehung die Lebensverhältnisse ungünstiger, so schützt sich die Pflanze vor dem Untergang durch die Bildung widerstandsfähiger Ruhezellen auf geschlechtlichem Wege. Sie sind bei vielen Algen die Organe, mit Hülfe deren die Pflanze auch ihren Standort verlassen und neue Gebiete aufzusuchen im Stande ist.

---

1) Herbert Spencer, Principien der Biologie Bd. I. S. 243 u. w.
2) Düsing, Die Geschlechtsregulirung etc. S. 233.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0402-6

Der Werth einer solchen biologischen Deutung der Fortpflanzung liegt hauptsächlich darin, eine Vorstellung von der phylogenetischen Entstehung derselben zu geben. Es erscheint ausgeschlossen, die physiologischen Ursachen zu erkennen, welche zur Differenzirung der beiden Fortpflanzungsarten geführt haben, weil, wie schon früher betont wurde, beide in ihrem Wesen als unveränderliche Eigenschaften der Zelle uns gegenübertreten. Doch dem Drange der Erkenntniss Folge leistend werden wir annehmen müssen, dass die Agamogenesis die ursprünglichere Form der Fortpflanzung ist, aus welcher erst später sich die Gamogenesis entwickelt hat. Der Wechsel des Klimas, der Eintritt ungünstiger äusserer Umstände wurde zur Ursache der Bildung der ersten Ruhezellen, anfänglich durch Umwandlung einfacher vegetativer Zellen, bis dass an den verschiedenen Theilen des Systems die Verschmelzungen zweier Zellen, damit die Sexualität an die Stelle trat und von nun an immer bedeutungsvoller für das ganze Leben der Organismen wurde. Wohl kann man sich auch hier die Vorstellung erlauben, dass durch die Vereinigung zweier Zellen eine besonders starke Ernährung [1]) der Ruhezellen erreicht wurde oder, wie Weismann [2]) sich ausdrückt, eine besondere Stärkung der Kräfte des Organismus in Bezug auf die Vermehrung. Aber damit wird natürlich das Geheimniss, welches über der ersten Entstehung der geschlechtlichen Fortpflanzung schwebt, nicht erhellt. Es liegt mir fern, auf die Hypothesen, welche sich mit diesen Problemen beschäftigen, einzugehen. Aus meinen Untersuchungen am Wassernetz ergibt sich nur die interessante Thatsache, dass die ungeschlechtliche Fortpflanzung viel leichter und sicherer eintritt, und dass eine bestehende Neigung dafür viel schwieriger zu unterdrücken ist als es bei der geschlechtlichen der Fall ist. Die erstere erscheint als die ursprünglichere einfachere und mehr gefestigte Form, die letztere als die jüngere, abgeleitete, complicirtere und daher schwerer sich befestigende Form. Möglicherweise ist das Verhältniss der beiden Fortpflanzungsweisen schon bei anderen Algen verändert.

5. Der Einfluss des Alters auf die Fortpflanzung.

In allen bis jetzt angeführten Beobachtungen und daran anschliessenden Betrachtungen handelte es sich stets um Netze, welche in ihrer Entwickelung so weit vorgeschritten waren, dass sie sich fortpflanzen konnten. Es ist eine sehr allgemeine Erscheinung bei Pflanzen und Thieren, dass die Fortpflanzungsfähigkeit erst mit einem gewissen Alter beginnt, gewöhnlich dann, wenn die betreffenden Organismen ihr Wachsthum beendet haben. Die Frage stellt sich ein, in welchem Grade bei Hydrodictyon die Fortpflanzung in beiderlei Formen von der Entwickelung der ganzen Zelle abhängig ist.

1) Rolph, Biologische Probleme. Leipzig 1882.

2) Weismann, Die Bedeutung der sexuellen Fortpflanzung Jena 1886 S. 52.

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0403-2

Allerdings erhebt sich gleich die grosse Schwierigkeit, den Moment zu bestimmen, wann unter normalen Verhältnissen die Zellen ausgewachsen sind, ja es ist einfach unmöglich, weil das wichtigste Merkmal, das Aufhören des Wachsthums, nicht brauchbar ist. Denn man weiss sehr selten bei einer Zelle, ob der Stillstand im Wachsthum auf inneren Gesetzen der Entwickelung oder nur auf zufälligen äusseren Bedingungen beruht. Die charakteristische Wachsthumsweise der Zellen findet ihre Ursache in einer vererbten Anlage, deren Entfaltung in stärkster Abhängigkeit von der Aussenwelt steht. Wärme, Licht, Beschaffenheit des Mediums etc. müssen in geeigneter Weise neben und mit einander einwirken, um normales Wachsthum zu veranlassen. Schon kleine Abweichungen und Veränderungen führen den Stillstand herbei, es wurde schon früher (S. 376) hingewiesen, wie gerade das Wachsthum, unter welchem hier immer nur Vergrösserung der Zelle, sei es der Länge, Dicke oder Breite nach verstanden wird, eine so grosse Empfindlichkeit gegenüber dem Wechsel äusserer Einflüsse zeigt. Von dem Aufhören dieses Processes werden die anderen Functionen der Zelle direct nicht betroffen, die Zelle selbst erhält sich sehr lange Zeit lebendig, wie es besonders die Dunkelculturen beweisen, in welchen die Netze über ein halbes Jahr lang frisch sich erhielten, obwohl sofort nach Entziehung des Lichtes Ernährung und Wachsthum aufhörten. Monatelang können die Zellen in der 0,5-Nährlösung im vollen Licht stehen und sich frisch erhalten, obwohl in derselben kein Wachsthum zu beobachten ist. Sehr nahe liegt hier die Frage, ob nicht gerade die Verhinderung des Wachsthums zu einer Beförderung der Fortpflanzung wird. In der That erscheinen Wachsthum und Fortpflanzung bis zu einem gewissen Grade als antagonistische Processe, welcher Gegensatz allerdings erst zu der Zeit deutlich wird, in welcher beide normaler Weise auf einander folgen. So lange lebhaftes Wachsthum herrscht, sind die erworbenen Nahrungsstoffe absorbirt, können die Fortpflanzungsanlagen sich nicht entwickeln. Sie können es erst dann, wenn äussere Bedingungen ihnen zu Hülfe kommen, welche das Wachsthum zum Stillstand bringen. Dabei ist nicht zu vergessen, dass eine untere Grenze des Alters existiren wird, unter welcher allein Wachsthum herrscht, und eine obere, von welcher ab die Fortpflanzung an und für sich im Vorrang ist, während zwischen diesen Grenzen beide Functionen mit einander kämpfen, da sie sich bei den Zellen des Wassernetzes gegenseitig ausschliessen. Hier bei Hydrodictyon liegen augenscheinlich diese Grenzen ziemlich weit auseinander, und in Folge dessen tritt die Correlation von Wachsthum und Fortpflanzung sehr deutlich hervor.

Der beste Weg, von dem Verhältniss der beiden Functionen ein klares Bild zu gewinnen, besteht darin, eine Cultur ganz junger Netze von Zeit zu Zeit zu prüfen und den Zeitpunkt zu bestimmen, wann die Fortpflanzung überhaupt möglich ist. Dabei berücksichtige ich zunächst nur

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0404-8

die Zoosporenbildung, weil sie jedenfalls in directerer Beziehung zum Wachsthum steht als die Gametenbildung und vor allem leicht und sicher hervorzurufen ist. Bei einer solchen Cultur beobachtete ich, dass etwa 3 Wochen alte Netze zur Zoosporenbildung genöthigt werden konnten. Die Zellen hatten eine Länge von 0,8—1 mm. In der freien Natur wird bei der rascheren Entwickelung eine kürzere Zeit nothwendig sein. Bei sehr günstigen äusseren Bedingungen erlangen die Zellen des Wassernetzes eine Maximalgrösse von 8—10 mm. Während der ganzen Zeit, in welcher die Zellen von 0,8 bis auf 8, also das Zehnfache ihrer Länge heranwachsen können, hängt es von äusseren Bedingungen ab, ob Wachsthum oder Fortpflanzung herrscht. So lange alle Lebensverhältnisse in günstigster Combination auf die Zelle einwirken, erfolgt ununterbrochen Wachsthum. Erst wenn durch irgend eine kleine Veränderung dieser Combination, z. B. zeitweilig zu niedere Temperatur in der Nacht oder zu hohe am Tage, eine Störung hervorgerufen wird, welche das Wachsthum behindert, kann die Anlage zur Zoosporenbildung freie Bahn für ihre Entfaltung gewinnen; die Zelle wächst nicht mehr, sie bildet Zoosporen, vorausgesetzt —, dass die Bedingungen sich in den für die Bildung nothwendigen Grenzen halten. In dem Maasse, als die Zelle sich ihrem Grössenmaximum nähert, von welchem ab überhaupt Fortpflanzung eintritt, brauchen diese Veränderungen der äusseren Bedingungen immer kleiner zu werden, um den Sieg der Fortpflanzung herbeizuführen. Bei der oben erwähnten Cultur gelang es nach 3 Wochen nur mit Hülfe einer 0,5-Nährlösung die Zoosporenbildung hervorzurufen, nach 4 Wochen, wo die Zellen beträchtlich gewachsen waren, genügte ein Wechsel des Wassers, um dasselbe zu erreichen.

Wie verhält es sich jetzt mit der geschlechtlichen Fortpflanzung? Die früher besprochenen Beobachtungen haben gezeigt, dass dieselbe erfolgt, wenn die Anlage zur ungeschlechtlichen Fortpflanzung zurückgedrängt ist. Erstere steht zur letzteren in einem ähnlichen Verhältniss wie diese zum Wachsthum. Bei guten Culturen, bei frischem Material aus dem Freien, welches ja fast nie aus ausgewachsenen Zellen besteht, muss daher nach Unterdrückung des Wachsthums eine Neigung zur Zoosporenbildung zunächst hervortreten, bis nach Unterdrückung derselben die Neigung zur Gametenbildung sich durchbricht. Natürlich kommt es auch vielfach vor, dass junge Netze plötzlich in solche Bedingungen versetzt werden, dass sofort die Neigung zur Gametenbildung erweckt wird. Man würde vermuthen, dass vielleicht bei höherem Alter, bei der Annäherung an das Grössenmaximum aus inneren Gründen die Anlage zur geschlechtlichen Fortpflanzung in den Vordergrund tritt gegenüber der ungeschlechtlichen. Doch lassen die Beobachtungen bisher nichts davon bemerken; ich beobachtete sogar, dass die grössten Zellen von 8—10 mm im Herbst 1889, aus dem Freien geholt, sehr entschieden un-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0405-3

geschlechtlich gestimmt waren, wenn auch die Erregung der geschlechtlichen Neigung schliesslich gelang.

So lange lebhaft wachsende Culturen zur Verfügung stehen, befindet sich die Grösse der Zellen in einem proportionalen Verhältniss zum Alter. Da aber das Wachsthum so leicht für lange Zeit stillstehen kann, ist man meistens nicht im Stande aus der Grösse auf das Alter schliessen zu dürfen. Der grösste Theil der Versuche ist mit einem Material angestellt worden, dessen Alter nicht zu bestimmen war, sondern bei welchem sich sicher nur die allerverschiedensten Grössen nachweisen liessen. Es bietet daher ein gewisses Interesse, zu untersuchen, in wie weit die Fortpflanzung von der Grösse der Zellen abhängt. In noch viel stärkerem Grade, als vorhin festgestellt wurde, gelang der Nachweis, dass selbst sehr wenig ausgewachsene Zellen fähig sind, sich fortzupflanzen. So wurde Gametenbildung bei Netzen beobachtet, deren Zellen eine Länge von 0,09—0,11 oder von 0,15—0,22, von 0,22—0,25, von 0,24—0,32, von 0,32—0,48 u. s. w. besassen, und wenn man damit die ausgewachsenen Zellen von 8—10 mm vergleicht, so ergiebt sich innerhalb sehr weiter Grenzen eine Unabhängigkeit der Fortpflanzung von der Grösse der Zellen. Aehnlich, wenn auch nicht so auffallend, verhält es sich mit der Zoosporenbildung, welche noch bei Netzen beobachtet wurde, deren Zellen eine Länge von 0,24—0,48 oder 0,32—0,48 u. s. w. besassen.

Die auffallende Thatsache, dass so wenig ausgewachsene Zellen die Fähigkeit besitzen, sich fortzupflanzen, erklärt sich zum Theil aus der Annahme, dass auch ohne Wachsthum mit dem Alter Veränderungen in den Zellen vor sich gehen, welche die Entfaltung der Fortpflanzungsanlagen möglich machen. In jenen von Anfang an verfolgten Culturen liess sich in den ersten Wochen weder Zoosporen- noch Gametenbildung erreichen bei Zellen, welche unter 0,5 mm lang waren, während solche Zellen leicht dazu gebracht werden konnten, nachdem sie mehrere Monate bei unveränderter Grösse älter geworden waren. Wir können also sagen, dass bei 1—20 Tage alten Zellen von einer Länge unter 0,5 mm überhaupt bisher keine Fortpflanzung beobachtet wurde, dass mit steigendem Alter auch kleinere Zellen und zwar bis zu solchen von 0,1 mm die Fähigkeit erlangen, sich fortzupflanzen, dass dagegen die Zellen unter 0,1 mm gewöhnlich trotz noch so hohen Alters steril bleiben. Zellen von 0,5—10 mm gleichgültig welchen Alters, wachsen oder pflanzen sich fort je nach den äusseren Bedingungen.

Die Anlagen der beiden Fortpflanzungsformen sind daher nicht gleich zur vollständigen Entwickelung zu bringen in dem Zustande, in welchem sie sich in der Zoospore befinden, sie erlangen erst die Fähigkeit von einem gewissen Entwickelungszustande der aus den Zoosporen entstehenden Zelle. Die eine Möglichkeit wäre, dass die Anlagen zwar an und für sich von Anfang an entfaltungsfähig sind, aber die ganze Zelle erst dann in

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0406-9

Mitleidenschaft ziehen können, wenn die anderen Bestandtheile und Organe derselben, das Protoplasma, die Zellkerne, der Zellsaft sich etwas entwickelt haben. Auf der anderen Seite liegt die Annahme nahe, dass die Anlage selbst eine innere Entwickelung durchmachen müsse: z. B. eine gewisse Grösse erlangen oder sich vermehren müsse, bis die Aussenwelt entscheidet, ob überhaupt und welche von den Anlagen sich entfalten kann. Wahrscheinlich werden beide Momente, innere Entwickelung der Anlage und Entwickelung der übrigen Zellbestandtheile erforderlich sein, so dass erst von einer gewissen Grösse der Zelle resp. von einem gewissen Alter derselben an die Fortpflanzung erfolgen kann. Dabei bleibt die interessante Thatsache bestehen, dass in so auffallendem Grade Fortpflanzung und Wachsthum von einander unabhängige Processe vorstellen. Weil aber zugleich beide mit derselben Function der Ernährung im engsten Zusammenhange stehen, so existirt die früher hervorgehobene Beziehung, dass der Stillstand des Wachsthums in Folge äusserer Bedingungen den Eintritt der Fortpflanzung nach sich zieht, vorausgesetzt, dass die Bedingungen derselben sonst günstig sind.

6. Das Verhalten des Wassernetzes in der freien Natur.

In der bisherigen Untersuchung war versucht worden auf dem Wege des Experimentes über die Abhängigkeit der Fortpflanzung von der Aussenwelt Aufschluss zu gewinnen. Die andere Methode, welche von den meisten ähnliche Fragen behandelnden Arbeiten befolgt wird, geht darauf aus, das Verhalten des Organismus in der freien Natur während des ganzen Jahres zu beobachten. Auf diesem Wege müsste sich schliesslich entscheiden lassen, ob ein regelmässiger Generationswechsel existirt oder ob die Fortpflanzungsformen in mannigfaltigstem Wechsel anscheinend in Abhängigkeit von der Ausenwelt auftreten.

Leicht lässt sich auch feststellen, dass bei Hydrodictyon in der freien Natur eine vollständige Regellosigkeit in der Fortpflanzungsweise herrscht, welche um so auffallender erscheint, wenn man mehrere Jahre hintereinander die Beobachtungen macht, und welche sich mit der Auffassung des Generationswechsels kaum vereinigen lässt. In allen Jahreszeiten, mit Ausnahme der eigentlichen Wintermonate, während welcher kein Standort mit Hydrodictyon mir zur Verfügung stand, kommen nebeneinander, oder bald die eine bald die andere Form vorherrschender, beide Fortpflanzungsarten vor. Schon Alexander Braun[1]) bemerkte es, in Folge dessen er den Gedanken aussprach, dass äussere Verhältnisse massgebend einwirken müssen. So wie ich aber die nothwendigen Beziehungen zu erforschen suchte, welche zwischen der Beschaffenheit eines bestimmten Standortes und der an ihm auftretenden Fortpflanzungsweise existiren,

---

(1 Al. Braun, Verjüngung etc. S. 238. Anmerkung 2.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0407-5

legten sich so grosse Schwierigkeiten in den Weg, dass es im besten Falle nur möglich erschien, allgemeine und wenig präcise Vorstellungen dieser Beziehungen zu gewinnen. Diese Erkenntniss der Mängel der Methode führte auf die Nothwendigkeit des Experimentes.

Die Hauptschwierigkeit liegt in der Beurtheilung der physiologischen Verhältnisse eines Standorts, besonders wenn es sich um Zellenpflanzen des Wassers handelt wie bei Hydrodictyon. Bei einem Standort, wie z. B. dem grossen Teich bei Neudorf in der Nähe von Basel, wirken Verhältnisse zusammen, welche quantitativ und qualitativ sehr schwer ihrer Bedeutung nach abgeschätzt werden können, zumal die Zellen für Unterschiede empfindlich sind, welche sich der directen Beobachtung entziehen. Die Beschaffenheit des Bodens, des Wassers, die Temperaturen bei Tag und Nacht, die Beleuchtung, die Wirkung anderer Gewächse, die Concurrenz mit anderen Netzen bei sehr dichtem Wuchs, alles vereinigt sich in mannigfaltigen, dabei von Tag zu Tag wechselnden Combinationen. Man macht sich die grosse Schwierigkeit besonders klar, wenn man an demselben Standort zu gleicher Zeit Netze mit geschlechtlicher, andere mit ungeschlechtlicher Fortpflanzung findet oder Netze, welche beides gleichzeitig zeigen. Wie soll man herausfinden, auf welche physiologischen Bedingungen diese Verschiedenheit zurückzuführen ist? Man kann sich ungefähre Vorstellungen bilden, welche in den meisten Fällen falsch sein werden.

Dazu kommt die schon mehrfach erwähnte Erscheinung der Nachwirkungen, in Folge deren die an einem Standort beobachtete Fortpflanzung in keiner Beziehung zu stehen braucht zu den gerade waltenden Verhältnissen, vielmehr das Resultat früherer, nicht mehr vorhandener Bedingungen sein kann. Schliesslich ist noch zu berücksichtigen bei Algen wie Hydrodictyon, dass die Feststellung der an einem Standort herrschenden Fortpflanzung mit kritischer Vorsicht erfolgen muss. In den meisten Fällen findet die Untersuchung des Materiales zu Hause statt, vielleicht erst mehrere Tage nachdem die Algen in anderem Wasser unter ganz anderen Licht- und Temperaturbedingungen im Zimmer gelebt haben. Dadurch können aber die Neigungen oder die Fortpflanzungsweisen direct andere werden als an dem Standort selbt.

Da stets die Beobachtungen in der freien Natur für die vorliegenden Fragen sehr wichtig sind, ist es um so nothwendiger, die bezeichneten Schwierigkeiten im Auge zu behalten und nicht die dadurch bedingten Schranken zu übersehen, welche sich der Erkenntniss der physiologischen Ursachen der Fortpflanzung gegenüberstellen. Selbst bei Experimenten, bei welchen die Wirkung einer einzelnen äusseren Bedingung für sich in Betracht gezogen und ihrem Werth nach beurtheilt werden kann, ist der richtige Einblick oft schwer zu erhalten. Es wäre ein Irrthum, zu glauben, mit Hilfe von Experimenten gleich vollen Aufschluss zu gewinnen. Die grosse Unkenntniss

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0408-1

der verwickelten Lebensprocesse, welche mit und nebeneinander in einer Zelle vor sich gehen, führt es mit sich, dass die Wirkung der einzelnen Bedingung, welche doch meistens auf alle Lebensprocesse Einfluss ausübt, nur in Rücksicht auf die Fortpflanzung oft schwer genau abzuschätzen ist. Die bisherigen Experimente entsprechen auch noch nicht allen Anforderungen exacter Versuche wie in der Chemie und Physik, da gewisse Bedingungen besonders die sehr wichtige des Lichtes nicht in genau bekanntem und bei den Versuchen sich gleich bleibendem Maasse angewendet wurden. Man müsste wohl zu künstlichen Lichtquellen greifen, um constante bekannte Lichtmengen für die Versuche zur Verfügung zu haben. Ebenso lässt sich bisher der Eintritt der Nährsalze in die Zelle, welcher doch vor allem wichtig erscheint, nicht genau bestimmen. So erklärt es sich, dass man bei den vielen Versuchen im Laufe mehrerer Jahre doch auf Resultate stösst, welche nicht mit der Erwartung übereinstimmen, was sich allerdings wesentlich nur auf die geschlechtliche Fortpflanzung bezieht.

Wenn nun auch die Experimente in ihren Resultaten einer stetigen scharfen Kritik wegen der noch bestehenden Fehlerquellen zu unterziehen sind, so geben sie uns doch, wie ich glaube gezeigt zu haben, sichere Andeutungen über die Wirkung der Aussenwelt auf die Zelle. Von dem gewonnenen Standpunkt aus kann man jetzt eher daran gehen, die Standortsverhältnisse in der freien Natur zu beurtheilen und sie andererseits zur Bestätigung oder Erweiterung der Anschauungen zu benutzen. Am richtigsten wird die Erklärung ausfallen, wenn an einem freien Standort ein auffallender Wechsel in der Fortpflanzung erfolgt, wenn nach langer ungeschlechtlicher Vermehrung Gametenbildung auftritt in einem Grade, der völliges Verschwinden der Algen nach sich zieht, wie es z. B. der Fall war im Juli 1889 im Teich von Neudorf. Hier hing die Erscheinung wahrscheinlich damit zusammen, dass das Wasser des Teiches, welcher an der einen Stelle vollgepfropft mit Netzen war, gerade dort zurückging, so dass die Unmasse Netze in relativ wenig Wasser einer glühenden Julihitze während des Tages ausgesetzt waren. Ganz andere Ursachen wirken vielleicht dahin, dass im Herbst häufig die Gametenbildung sehr reichlich auftritt. Die kühlen Nächte behindern die Zoosporenbildung, ebenso die vielen trüben Tage, welche andererseits ausreichend Licht geben, so dass die Bildung von Nahrungsstoffen vor sich gehen, und die Gametenbildung um sich greifen kann. In der freien Natur handelt es sich jedenfalls in der Mehrzahl der Fälle um Netze, bei welchen die beiden Anlagen der Fortpflanzung ungefähr sich das Gleichgewicht halten, in Folge dessen alles in Betracht kommt, was ich früher ausführlich über diesen Punkt behandelt habe (S. 395). Dabei kann es sehr wohl sich ereignen, dass unter besonderen Umständen, bei bestimmten Standorten lebhafte Neigungen zu der einen Fortpflanzungsform sich bemerkbar

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0409-9

machen, wie es der Fall sein muss bei jenen Netzen, welche nach Klein[1]) in der Nähe von Freiburg bis in den Winter hinein sich durch Zoosporenbildung erhielten. Hier könnte in der That eine reichliche Zufuhr von Nährsalzen die wesentliche Rolle gespielt haben. So wird man sich meistens eine Vorstellung bilden können über den Zusammenhang von Standort und Fortpflanzung, ohne dabei zu vergessen, dass die Gefahr sehr nahe liegt, in Irrthümer zu verfallen.

7. Der Generationswechsel bei Hydrodictyon und anderen Algen.

In meiner vorläufigen Mittheilung habe ich die Resultate meiner Arbeit in folgender Weise bezeichnet. Das wichtigste Ergebniss meiner Untersuchung besteht darin, dass das Wassernetz keinen bestimmten, auf inneren Gründen beruhenden Wechsel von geschlechtlichen und ungeschlechtlichen Generationen zeigt, dass überhaupt keine besonderen Generationen, sei es der einen oder der anderen Fortpflanzungsform existiren; vielmehr besitzt jede Zelle des Netzes die Anlagen für beide Formen, und über das jedesmalige Eintreten derselben entscheiden die äusseren Bedingungen. Ich fügte noch bei, dass man in gewisser Weise die Zellen mit jenen enantiotropen Substanzen wie Schwefel, Salpeter etc. vergleichen könne, welche in zweierlei Formen vorkommen und welche die eine oder die andere annehmen je nach den äusseren Bedingungen. Mit diesem Vergleiche sollte nur soviel gesagt werden, dass in beiden Fällen die Fähigkeit, in verschiedenen Formen aufzutreten, in der specifischen unerklärlichen Natur, sei es der Zelle oder der Substanz des Schwefels etc. begründet ist, dass aber die Entscheidung darüber, welche Form angenommen wird, von der Aussenwelt abhängt.

Die seit jener Mittheilung neu beobachteten Thatsachen haben diese Sätze nur noch bestätigt, und es existirt eine nothwendige Aufeinanderfolge von ungeschlechtlichen und geschlechtlichen Generationen bei dem Wassernetz jedenfalls nicht. Die Frage des Generationswechsels ist aber damit noch nicht gelöst, weil ein sehr wichtiger Punkt, die Entwickelung der Zygoten, bisher nicht berücksichtigt worden ist. Wir wissen durch Pringsheim's[2]) treffliche Untersuchung, dass die Zygoten bei der Keimung grosse ungeschlechtliche Schwärmer bilden, dass die daraus entstehenden Polyeder auf ungeschlechtlichem Wege die ersten jungen Netze erzeugen. Liegt hier ein nothwendiger Entwickelungsgang vor, so müsste man von einem wahren Generationswechsel sprechen. Die Frage lässt sich theoretisch nicht entscheiden, sondern einzig auf dem Wege des Experimentes. Man

1) L. Klein, Vergleichende Untersuchungen über Morphologie und Biologie der Fortpflanzung bei der Gattung Volvox; Berichte der Naturf. Gesellsch. Freiburg V 1, 1890, S. 81.

2) Pringsheim, Monatsberichte der Kgl. Akad. d. Wissensch. Berlin 1861.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0410-0

müsste versuchen sowohl die Polyeder wie auch schon die Zygoten direct zur Erzeugung von Gameten zu nöthigen; es könnte auch bei ersteren gelingen [1]), bei letzteren nicht. Meine eigenen Versuche sind negativ ausgefallen, doch kann ich kein Gewicht darauf legen, weil sie zu wenig zahlreich und mannigfaltig waren. Nur eine Beobachtung machte ich dabei, welche der Erwähnung werth ist. Wie Pringsheim nachgewiesen hat, und ich bestätigt gefunden habe, bleiben die Zygoten eine ganze Zeit hindurch ruhend, bis sie keimen. Diese Ruhezeit ist aber keine nothwendige, da es gelingt, die Zygoten gleich nach ihrer Bildung zum Wachsthum zu bringen, indem man sie in 0,5-Nährsalzlösung bei vollem Licht cultivirt. Sie wachsen allmälich heran und bilden nach einigen Wochen Zoosporen, sowie sie in frisches Wasser übergeführt werden. Die gewonnenen Polyeder erzeugten bisher nur ungeschlechtliche Zoosporen.

Es bleibt also die Möglichkeit bestehen, dass Hydrodictyon einen Generationswechsel in dem Sinne besitzt, dass aus den auf geschlechtlichem Wege erzeugten Zygoten immer zuerst aus inneren Ursachen 1 oder 2 ungeschlechtliche Generationen entstehen. Von diesen ab entscheiden dann die äusseren Bedingungen, welche Art der Fortpflanzung stattfindet.

Die bei Hydrodictyon sich darbietenden Probleme des Generationswechsels drängen sich auch bei allen anderen Algen auf; ein weites Gebiet neuer Untersuchungen eröffnet sich, da die bisher herrschenden Auffassungen mehr auf gelegentliche Beobachtungen als auf planvoll durchgeführte Versuche sich gründen. Bereits Vines [2]) hat den Generationswechsel für alle Thallophyten geleugnet mit Ausnahme der Coleochaete und Characeen, obwohl auch für diese bisher der Nachweis nicht geliefert ist. Denn bei Coleochaete wäre es möglich, dass die Zellscheibe, welche aus der Oospore sich entwickelt, unter geeigneten Bedingungen direct zu einer geschlechtlichen Pflanze wird, und die Characeen haben überhaupt keinen Generationswechsel, weil der wesentliche Charakter, die Selbstständigkeit der ungeschlechtlichen Generation, die aus der Eispore entwickelt wird, nicht vorhanden ist.

Wenn man von der Entwickelung der Geschlechtsproducte absieht und sich zunächst darauf beschränkt, das Verhältniss von ungeschlechtlicher und geschlechtlicher Fortpflanzung bei den Algen zu erkennen, so tritt schon jetzt aus den Beobachtungen Anderer und von mir aufs Deutlichste hervor, dass die Aussenwelt dieses Verhältniss in sehr hohem Grade beeinflusst. Ein sehr anschauliches Beispiel dafür liefert uns Botrydium granulatum, dessen Lebensgang in so ausgezeichneter Weise durch

---

1) Pringsheim l. c. S. 10 erwähnt, dass er in dem Polyeder zweierlei Schwärmsporen, grössere und kleinere, beobachtet habe; doch treten beide Formen zu jungen Netzen zusammen.

2) S. Vines, On alternation of generations in the Thallophytes. Journal of Botany 1879.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0411-6

Rostafinski[1]) und Woronin bekannt geworden ist. Je nach den äusseren Bedingungen erzeugen die vegetativen Pflanzen Zoosporen oder vegetative Ruhezustände in verschiedenen Formen; durch Einwirkung der Insolation, der Trockenheit lassen sich Sporen hervorrufen, welche Gameten bilden. Botrydium wäre jedenfalls einer besonderen Untersuchung werth, um die physiologischen Bedingungen der Fortpflanzung zu erkennen. Wenn auch selten so deutlich, zeigt sich immerhin bei anderen Algen die gleiche Erscheinung der Abhängigkeit von der Aussenwelt. Strasburger[2]) äusserte sich auf Grund seiner reichen Erfahrungen, dass die Algen unter den günstigsten Verhältnissen sich gewöhnlich nur auf ungeschlechtlichem Wege vermehren, meist aber reichlich Geschlechtsorgane erzeugen, sobald ihnen der Tod zu drohen beginnt. Besonders abhängig von äusseren Bedingungen erscheint die ungeschlechtliche Fortpflanzung; es ist bekannt, wie leicht viele Algen wie Ulothrix, Oedogonium, Conferva etc. zur Zoosporenbildung zu bringen sind. Es scheint als wenn bei diesen Algen unter normalen Verhältnissen die Anlage zur Zoosporenbildung in der Zelle schon meist entfaltet ist, so dass ein leichter Anstoss, eine Veränderung des Mediums genügt, um die Entwickelung der Schwärmer hervorzurufen. Die Ansicht von Walz, dass der Sauerstoff des Wassers einen solchen Reiz abgiebt, ist für viele Fälle richtig aber nicht allgemein gültig. Vaucheria geminata, welche gern in rasch fliessendem Wasser vorkommt, bildet Zoosporen, wenn man sie in stehendes Wasser überführt, obwohl ihr in letzterem weniger Sauerstoff zur Verfügung steht als in ersterem. So werden die verschiedensten Momente die Veranlassung zur ungeschlechtlichen Fortpflanzung werden können, und sie werden auch nicht immer so einfach herauszufinden sein, so z. B. bei Algen wie den Cladophora-Arten, bei welchen die Zoosporenbildung anscheinend so unregelmässig und launenhaft auftritt.

Verwickelter und zweifelhafter liegt die Frage bezüglich der Abhängigkeit der geschlechtlichen Fortpflanzung von der Aussenwelt bei vielen Algen, sei es isogame oder oogame Befruchtung. Hierbei können die gelegentlichen Angaben über das Erscheinen der Geschlechtsorgane wenig entscheiden, und richtig ausgeführte Versuche fehlen. Doch weist wenigstens jetzt schon eine Reihe Erfahrungen darauf hin, dass äussere Bedingungen eine massgebende Rolle dabei spielen, so z. B. gerade die Angaben von Rostafinski und Woronin, nach welchen die Geschlechtssporen bei Botrydium durch allmähliches Eintrocknen bei hellem Licht hervorgerufen werden. Eigene Beobachtungen und Versuche sind von mir bei Chlamydomonas und Vaucheria angestellt worden. Seit vielen Jahren wende ich eine einfache Methode an, um bei Chlamydomonas pulvisculus mit Sicherheit Gameten zu erlangen. Die Zoosporen werden auf Torf aus-

1) Rostafinski und Woronin, Ueber Botrydium granulatum. Leipzig 1877.
2) Strasburger in Pringsheims Jahrbücher, VII. 1869—70. S. 420.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0412-2

gesät, welcher mit einer sehr verdünnten Nährsalzlösung getränkt worden ist. Allmählich bilden sich grosse pallmellenähnliche Gallertmassen durch lebhafte vegetative Theilung. Wenn man solche Torfstücke in Wasser bringt, so werden schon nach 24 Stunden unzählige Gametenschaaren entwickelt. Ebenso gelingt es zu verschiedenen Zeiten des Jahres die Geschlechtsorgane der Vaucheria geminata zu erhalten. An solchen Standorten, wo lebhaft fliessendes Wasser vorhanden ist, scheint die Alge selten zu fructificiren. Bringt man aber sterile Rasen der Alge in Culturgefässe und stellt sie im Zimmer hell, so entwickeln sich in einigen Wochen stets die Geschlechtsorgane in grösster Anzahl. Diese Beobachtungen sind natürlich zu vereinzelt und lassen verschiedene Deutungen zu; doch genügen sie, um die Wahrscheinlichkeit zu stützen, dass äussere Bedingungen das Auftreten der Geschlechtsorgane reguliren.

In neuester Zeit hat auch Klein[1]) in einer interessanten Arbeit über Volvox den grossen Einfluss der Aussenwelt auf die Fortflanzung hervorgehoben und die Idee eines regelmässigen Generationswechsels aufgegeben, welche er noch in der vorletzten Abhandlung zu retten gesucht hatte[2]). Klein stützt seine Ansicht ausschliesslich auf das Verhalten von Volvox in der freien Natur, in welcher statt einer regelmässigen Aufeinanderfolge ungeschlechtlicher und geschlechtlicher Colonieen eine bunte Mannigfaltigkeit und vollständige Regellossigkeit derselben zu beobachten ist. Zwischen den Extremen, rein ungeschlechtlichen, rein weiblichen, rein männlichen Colonieen gibt es eine grosse Menge Mittelformen, verschiedene Combinationen, von welchen Klein nicht weniger als 20 aufzählt. Diese Combinationen finden sich an den verschiedensten Standorten in sehr verschiedenen Mengeverhältnissen; die sexuellen Colonieen können den Höhepunkt ihrer Entwickelung zu den verschiedensten Zeiten des Jahres erreichen, und an benachbarten Standorten können alle möglichen Formen dieser Colonieen gleichzeitig entwickelt sein. Klein glaubt nun, auf sein reiches Beobachtungsmaterial gestützt, dass die ganze chaotische Mannigfaltigkeit in der Zusammensetzung von Volvox aureus der Hauptsache nach, der Eintritt oder das Ausbleiben der sexuellen Fortpflanzung ausschliesslich durch äussere Ursachen bedingt ist. In welcher Weise allerdings die Aussenwelt eingreift, wie es zu erklären ist, dass zu derselben Zeit an demselben Standort die verschiedenen Combinationen vorkommen, ist bisher vollkommen räthselhaft. Die Versuche Klein's sind negativ ausgefallen; seine Ideen werden sich kaum beweisen lassen und erhellen das Dunkel nicht.

Gerade die verwickelten Erscheinungen bei Volvox mahnen zur Vorsicht, diesen Gedanken über die Abhängigkeit der Fortpflanzung von äusseren Ursachen nicht gleich zu schnell auf alle Fälle zu übertragen und

1) L. Klein, Vergleichende Untersuchungen über Morphologie und Biologie der Fortpflanzung bei der Gattung Volvox; Ber. der Naturf. Gesellsch. Freiburg V, 1.

2) L. Klein, Morphologische und biologische Studien über die Gattung Volvox; Pringsheims Jahrb. f. wissenschaftl. Bot. XX, 1889.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0413-7

zu übertreiben. Denn innere Ursachen, mögen sie auch noch so räthselhaft für uns erscheinen, spielen jedenfalls eine wichtige Rolle; umfassen sie doch den ganzen verwickelten Complex von Stoffen und Kräften, welchen wir uns in der vererbten Anlage vorstellen müssen. Wahrscheinlich muss diese Anlage selbst wieder eine gewisse innere Entwickelung durchmachen, und es ist wohl möglich, dass bei manchen Algen auch die Zeit ihrer Fructification erblich fixirt ist wie bei höheren Pflanzen. Dabei bleibt auch die Frage noch offen, ob nicht die Producte der geschlechtlichen Fortpflanzung aus inneren Gründen zuerst ungeschlechtlich sich fortpflanzen müssen, bevor sie wieder zur Sexualität schreiten können. Nur ein Fall ist mir bisher bei Algen bekannt, wo die äusseren Bedingungen darüber entscheiden, in welcher Weise die sexuell erzeugten Keime sich entwickeln. Es ist dies die merkwürdige Alge Phyllobium dimorphum, welche in Blättern von Lysimachia lebt. Wie ich früher[1]) nachgewiesen habe, entstehen durch Copulation zweier geschlechtlich differenzirter Gameten Zygoten, welche sich in für sie günstigen Verhältnissen zu geschlechtlichen Sporen entwickeln, dagegen bei ungünstigen Bedingungen zu ungeschlechtlich sich fortpflanzenden Zellen heranwachsen. Hier ist augenscheinlich das Verhältniss der beiden Fortpflanzungsformen ein ganz abweichendes gegenüber Hydrodictyon. Schon mehrfach behauptet ist das vollständige Fehlen eines nothwendigen Generationswechsels bei den Pilzen, bei welchen überhaupt die Fortpflanzungserscheinungen in sehr auffallendem Grade von äusseren Ursachen, besonders von der Ernährung abhängen. Bei Mucorineen, deren Entwickelungsgang so häufig mit demjenigen der Algen verglichen worden ist, wird nicht bloss das Auftreten von Gonidien und Zygosporen-Fructification durch die Aussenwelt regulirt, sondern es gelang Brefeld[2]) auch die Zygosporen von Mucor dichotomus direct wieder zur Bildung von Zygosporen zu bringen, während gewöhnlich bei der Keimung zuerst ungeschlechtliche Fortpflanzung erfolgt. Allerdings sind auch bei den Pilzen die Verhältnisse durchaus noch nicht so aufgeklärt; hat doch selbst Brefeld[3]), welcher über ein so reiches Beobachtungsmaterial verfügt, später seine Ansicht zurückgenommen und die Meinung ausgesprochen, dass die äusseren Umstände von keiner wesentlichen Bedeutung für das Auftreten der geschlechtlichen Fortpflanzung seien.

Der rasche Ueberblick, welchen ich im Anschluss an meine Arbeit über Hydrodictyon gegeben habe, soll nur zeigen, welch' eine Fülle von neuen Untersuchungen sich aufdrängt, um die Frage zu entscheiden, welchen Einfluss die Aussenwelt auf die Fortpflanzungserscheinungen ausübt; meine eigene Untersuchung möge nur dazu anregen und den Weg anbahnen, mit Hülfe des Experimentes dem wichtigen Problem näher zu treten.

1) Klebs, Beiträge zur Kenntniss niederer Algenformen. Bot. Zeitg. 1881.
2) Brefeld, Botanische Zeitung 1875, S. 847—48.
3) Brefeld, Schimmelpilze; IV, 1881, S. 74—75.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0414-3

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1890

Band/Volume: 73

Autor(en)/Author(s): Klebs Georg Albrecht

Artikel/Article: Ueber die Vermehrung von Hydrodictyon utriculatum. Ein Beitrag zur Physiologie der Fortpflanzung 351-420