

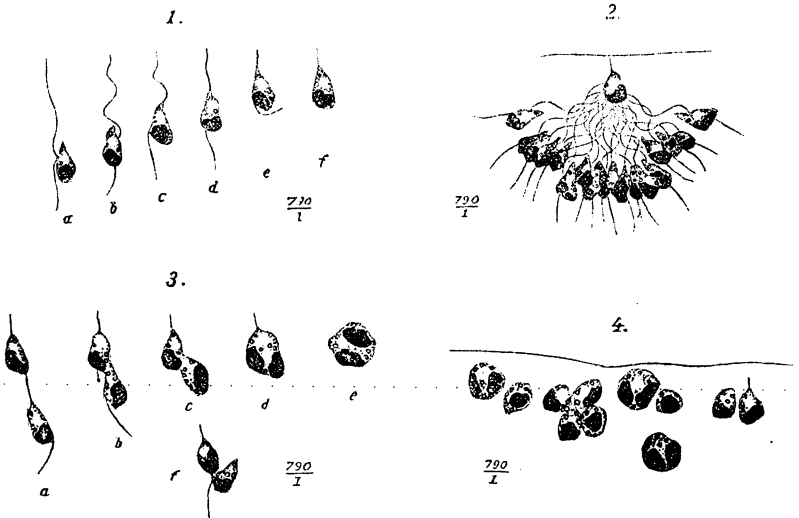
Ueber Scheincopulationen bei Ectocarpeen und anderen Algen.

Von

Friedrich Oltmanns.

(Hierzu Tafel VII und vier Textfiguren.)

Hinreichend bekannt sind die Angaben Berthold's¹⁾ über die Copulation der Schwärmer aus den pluriloculären Sporangien von *Ectocarpus siliculosus* und *Scytosiphon lomentarius*. Dieser Forscher fand, dass eine (weibliche) Schwärmspore sich festsetzt und dass sich um diese andere (männliche) schaarenweise ansammeln. Eine oder zwei männliche Schwärmer verschmelzen mit dem Weibchen zur Zygote. Zur leichteren Orientirung gebe ich Bertholds Figuren hier wieder, soweit sie in Frage kommen. Berthold's Angaben haben



um so leichter Eingang in alle Lehr- und Handbücher gefunden, als die Befruchtung bei den Ectocarpeen in willkommenster Weise den Ausgangspunkt für die gleichnamigen Vorgänge bei den Cutleriaceen u. s. w. zu bieten schien.

Schon vor mehreren Jahren hatte ich in Rostock in Culturen von *Ectocarpus siliculosus* aus der Ostsee Anhäufungen gesehen, welche

1) G. Berthold, Die geschlechtliche Fortpflanzung der eigentlichen Phaeosporeen. Mitth. d. zool. Stat. Neapel Bd. II (1881) pag. 401.

den von Berthold gezeichneten auf ein Haar glichen — auch ich sah einen wenig grösseren Schwärmer umringt von vielen anderen. Ich sah auch die Vereinigung eines Schwärmers aus der Masse mit dem „Weibchen“, wurde aber schon stutzig, als sich diese „Copulation“ nicht selten 3—4mal wiederholte. Als ich dann die Dinge in der feuchten Kammer unter dem Mikroskop verfolgte, blieb die Keimung der „Zygote“ nicht bloss aus, sondern das Ganze ging nach 1—3 Tagen zu Grunde unter allen Erscheinungen, welche die Verdauung eines Organismus durch Amöben oder ähnliche Protisten zu begleiten pflegen. Ich konnte damals feststellen, dass der weibliche Schwärmer nichts anderes sei, als irgend ein Protist, der einen Schwärmer verspeist und sich darauf festgesetzt hatte; eine farblose plasmatische Hülle um den anfänglich scharf umgrenzten Schwärmer war deutlich sichtbar und es war kaum zweifelhaft, dass die Geisseln des Ectocarpus-schwärmers sich mit Pseudopodien oder dergleichen von dem Protisten verwickelt hatten. Ausser der weiteren Thatsache, dass die genannten Vorgänge sich fast ausschliesslich in Culturen abspielten, die mehrere Tage alt waren, kaum jemals dagegen an ganz frischem Material beobachtet wurden, stellte ich damals nichts fest, weil mich andere Dinge beschäftigten.

Bei einem Aufenthalt in Neapel im Frühjahr 1896 habe ich die Beobachtungen wieder aufgenommen. Ich operirte mit *E. criniger*.¹⁾ Da diese Species erst kürzlich aufgestellt wurde und dem *E. siliculosus* sehr ähnlich ist, hat möglicherweise auch Berthold diese Form vor sich gehabt. Die Algen wurden in der üblichen Weise in grösseren Gefässen cultivirt, nachdem ich mich durch vorgängige genaue Revision überzeugt hatte, dass nur pluriloculäre Sporangien vorhanden waren. Doch möchte ich betonen, dass man für absolutes Fehlen der uniloculären Sporangien nicht einstehen kann. Da man mit grösseren Algenrasen arbeiten muss, werden sich einzelne dieser Organe immer der Beobachtung entziehen, zudem werden gelegentlich neue nachgebildet, stehen doch nicht selten bei unserer Form uni- und pluriloculäre Sporangien neben einander. Uebrigens wird der Verlauf unserer Erörterungen zeigen, dass Beimengung einiger aus uniloculären Sporangien hervorgegangenen Schwärmer nichts ausmacht — ich wüsste zudem nicht, wie sie mit mathematischer Sicherheit fern zu halten seien.

Die Schwärmer traten während des März und April meistens in den Vormittagsstunden aus, wie das auch frühere Beobachter für ver-

1) Nach gütiger Bestimmung des Herrn Dr. Kuckuck. Vergl. auch Botan. Zeitg. 1895.

wandte Species angeben. Sie sammeln sich am Fensterrande der Gläser und es ist ein leichtes, sie mit einer Pipette in hohlgeschliffene Objectträger, in feuchte Kammern etc. zu übertragen. In diesen kann man häufig sehr rasche Haufenbildungen wahrnehmen, aber vielfach rühren dieselben daher, dass sich die Schwärmer um irgendwelche zufällige, z. B. anorganische, Beimengungen ansammeln oder um einen bereits völlig zur Ruhe gekommenen Schwärmer u. dgl. mehr. Von Copulation ist keine Spur sichtbar.

I.

Unter den am Tropfenrande sich sammelnden Schwärmern bemerkt man einzelne, welche ihre Genossen wenig an Grösse übertreffen und auch etwas andere Bewegungen ausführen — sie laufen nicht so geradlinig wie die ersteren, sie schaukeln und pendeln ausgiebiger. Diese grösseren Schwärmer setzen sich ebenfalls am Tropfenrande, meist auch auf der Lichtseite, fest, genau so wie Berthold das abbildet (Fig. 1, oben). Im Wesentlichen wie Berthold sah ich dann einzelne oder mehrere Schwärmer von *Ectocarpus* an den zuerst zur Ruhe gekommenen haften, dann ein Einziehen der vorderen Cilie und weiterhin eine Copulation des zweiten Schwärmers mit dem ersten (Fig. 14—17 Taf. VII) unter Abrundung des Ganzen.

Der sich festsetzende Schwärmer, von welchem wir soeben redeten, ist nun aber ein Flagellat, welcher vorher bereits einen *Ectocarpus*-schwärmer in sich aufgenommen hat. Wie das erfolgt, zeigen die Figuren 9—13 Taf VII. Man findet in den Feuchtkammern kleine farblose Organismen, die sich lebhaft schaukelnd bewegen, bei Jodfärbung besonders leicht eine Cilie erkennen lassen (Fig. 9) und sich gelegentlich mit dieser festsetzen; dann haftet ein *Ectocarpus*-schwärmer mit seiner Vordergeissel an dem Flagellaten, die Geissel wird verkürzt und der Schwärmer „copulirt“ mit dem Flagellaten, indem er sich häufig vorher abrundet. Ist die Verschmelzung erfolgt, so kann der Flagellat die Bewegung fortsetzen, um später erneut zur Ruhe zu kommen, wie schon betont, unter Contraction der Cilie, die in diesem Stadium relativ derb erscheint.¹⁾ Auf welche Weise das Haften der Geissel des Algenschwärmers an dem Flagellaten statt hat, ist mir nicht ganz klar geworden, da ich Pseudopodien etc. auf diesen Stufen nicht wahrnahm.

1) In den Figuren ist sie freilich etwas zu dick ausgefallen.

Was nun weiter aus der in Fig. 17 abgebildeten Pseudozygote wird, ergeben Fig. 18—23 Taf. VII die mit Fig. 14—17 dasselbe ständig beobachtete Individuum repräsentiren. Die Stadien der Fig. 14—17 wurden in wenigen Minuten durchlaufen, etwa um 12 Uhr Mittags. 3¹/₂ Uhr Nachmittags war die ursprünglich runde Pseudozygote etwas in die Breite gezogen, man sah einen braunrothen Klumpen am oberen Rande, welcher gegen 4 Uhr ausgestossen wurde unter gleichzeitiger Abrundung des Ganzen (Fig. 19). Der braune Klumpen rührt von der Verdauung der aufgenommenen Schwärmer durch den Flagellaten her; diese wird fortgesetzt, indem die Chromoplasten in weitere braune Klumpen zerfallen, die theils am selben Tage, theils im Laufe der Nacht ausgeschieden werden, so dass man am folgenden Morgen nur noch eine farblose Kugel vorfindet. Die Fig. 24 und 25, sowie 26—28 zeigen die Ausstossung der unverdauten Nahrungsballen an anderen Individuen noch besser und demonstrieren auch, dass die beschriebenen Prozesse verbunden sind mit einem wiederholten, ja häufigen Ausstrecken und Wiedereinziehen von Pseudopodien. In Jodpräparaten glaubte ich auch die ursprüngliche Geissel noch unterscheiden zu können.

Die Pseudopodien scheinen auch bei einem eventuellen, erneuten Fang von Schwärmern betheiligt zu sein, der auf allen oben wiedergegebenen Stufen sich abspielen kann; denn häufig begnügt sich der Flagellat nicht mit zwei Schwärmern, sondern nimmt 3, 4, 5 oder gar noch mehr derselben auf, und zwar sofort nach dem Vertilgen des zweiten oder später, ganz wie ihm seine Beute in den Weg läuft. Je mehr schwärmende Algenzellen vorhanden, um so leichter kommen natürlich auch Anhäufungen zum Vorschein.

Fixirt man die fraglichen Organismen z. B. mit vom Rath's Pikrin-Osmium-Platinchlorid-Essigsäure und färbt mit Haemalaun, so geben die Flagellaten vor der Mahlzeit das in Fig. 5 gezeichnete Bild; man sieht nur einen relativ grossen Kern, umgeben von hellem Plasma. Fig. 6 und 7 repräsentiren Individuen, die sich mit der Aufnahme eines Schwärmers begnügen mussten, Fig. 8 ein solches nach Aufnahme zweier Schwärmer. Die Kerne der Algen sind von denen des Flagellaten deutlich unterscheidbar, man kann auch leicht verfolgen, wie die ersteren bei verschiedenen Exemplaren verschieden färbbar sind; sie lösen sich offenbar auf, wohl meistens unter blasiger Aufschwellung. Anfangs sind noch, darauf mag hingewiesen sein, sowohl am lebenden als auch am fixirten Material die Umrisse der Algenschwärmer im Plasma des Wirthes deutlich sichtbar, später schwinden sie, wenn die Auflösung vorschreitet.

II.

Der soeben beschriebene Organismus ist nun keineswegs der einzige, der Algenschwärmer verzehrt. Ich nenne weiter den in Fig. 29—41 Taf. VII skizzirten. Bringt man Deckgläser auf Culturen zum Schwimmen, so sammeln sich auf diesen nicht bloss reichlich Ectocarpusschwärmer an, sondern zwischen denselben finden sich (häufig ungemein reichlich) Gebilde, welche wieder Berthold's Zygoten ausserordentlich ähnlich sehen (Fig. 29). Scharfe, wenn auch sehr feine Conturen in diesen Körperchen lassen aber meistens sofort zwei Ectocarpusschwärmer, umgeben von einem Protisten, erkennen und die Färbung bestätigt das, indem sie drei Kerne nachweist (Fig. 37 und 38). Die continuirliche Beobachtung zeigt dann auch hier das Verschwinden der Schwärmergrenzen und weiterhin die Auflösung der Chromatophoren, die hier noch lange als braune Körnchen und Klumpen sichtbar bleiben. Auch die Kerne werden allmählich kleiner und schwinden. Es ist ein Leichtes, den Kern des Parasiten, der völlig abgerundet und mit einem centralen „Nucleolus“ versehen ist, jedesmal von den Kernen der aufgenommenen Schwärmer zu unterscheiden. Wie im erstbesprochenen Fall, werden auch hier häufig die Algenzellen in Mehrzahl verspeist, so dass der „Fresser“ das vielfache seiner ursprünglichen Grösse annimmt (Fig. 41). Es kann nicht Wunder nehmen, dass neben solchen Individuen andere sich mit einem Schwärmer begnügen müssen (Fig. 33 und 39) und dass gelegentlich in Mischculturen Schwärmer verschiedener Species den Protisten zur Beute fallen. Fig. 31 stammt aus einer Cultur, in welcher sich mehrere Braunalgen neben einander befanden.

Das Verschlingen des ersten Schwärmers durch den Parasiten habe ich in diesem Fall nicht verfolgen können, weiss also auch nicht anzugeben, wie das fragliche Lebewesen ohne aufgenommene Nahrung aussieht. Die Fig. 34 und 35 stellen die Form dar, nachdem die grösste Menge der Nahrung verdaut war. Man sieht, dass Pseudopodien gebildet werden; aber das dürfte zur genaueren Kenntniss kaum genügen.

Während der Verdauung liegt der Organismus annähernd ruhig, doch kommen schwache amoeboiden Bewegungen vor und mehrfach wurden auch Theilungen (Durchschnürungen) wahrgenommen. Dabei wird der Nahrungsinhalt auf beide Hälften gleichmässig vertheilt. Kerntheilungen fand ich in fixirtem Material nicht, wohl aber in grossen Exemplaren zwei Kerne, welche ich ihrem Aussehen nach dem „Fresser“ zuschreiben musste. Solche Individuen ständen dann vor der Theilung.

III.

Weniger in den Culturen als vielmehr nachher im fixirten Material beobachtete ich eine dritte Protistenform mit Algenschwärmern. Dieselbe ist in Fig. 52 bis 65 wiedergegeben. Eine kontinuierliche Beobachtung war nach Lage der Dinge ausgeschlossen, und Reinculturen des fraglichen Organismus waren auch nicht zu erhalten. So war ich auf Vergleichung und Combination angewiesen — ich glaube indes in derselben nicht fehl gegangen zu sein.

Zuerst fielen mir Bilder auf wie Fig. 55 und 56. Ich glaubte anfänglich, eine regelrechte Copulation vor mir zu haben, allein die Auffindung eines schwer sichtbaren dritten Kernes überzeugte mich bald, dass auch hier ein schwärmerfressender Organismus vorliegt. Der Protistenkern ist sehr klein und liegt meistens, wie die Fig. 55 und 56 angeben, zwischen den beiden Schwärmern. Doch kommen auch andere Stellungen vor, und dann war der Nachweis noch schwieriger. Die Fig. 52, 53, 54 finden nach dem früher von anderen Formen Berichteten von selber ihre Erklärung: es ist nur ein Schwärmer von dem Protisten aufgenommen.

Fig. 56 zeigt dann, dass die ursprünglich nackte Masse sich mit einer Membran umgibt und das erhöht natürlich noch die Aehnlichkeit mit einer Zygote. Im weiteren Verlauf der Entwicklung schwindet die Abgrenzung der Schwärmer gegen das Plasma des anderen Organismus, die Chromatophoren und die Algenkerne rücken etwas gegen die Mitte (Fig. 57), die Umrisse der ersteren werden etwas undeutlicher und es sieht aus, als ob sie mit einander verschmelzen wollten; späterhin sieht man nur noch (Fig. 58—68) unregelmässige Ballen, welche die Reste der Chromatophoren darzustellen scheinen. Die Kerne der Schwärmer schwellen blasig auf (Fig. 58—59) und sind später nicht mehr sichtbar (Fig. 60—61), sie gehen sicher zu Grunde. Der Kern der Protisten wächst etwas heran, um sich dann successive zu theilen (Fig. 62, 63) und schliesslich eine Art Sporangium mit vielen kleinen Schwärmern zu bilden, die später ausschlüpfen (Fig. 64 und 65). Körper wie der in Fig. 65 gezeichnete können sogar Fortsätze treiben und so keimenden Sporen sehr ähnlich werden. Ich möchte bemerken, dass bezüglich der Zugehörigkeit der Fig. 63—65 zu den übrigen nicht volle Sicherheit herrscht, doch halte ich die Sache für hochwahrscheinlich.

IV.

Die in den Fig. 42—47 wiedergegebene Art kam nicht sehr häufig und reichlich zur Beobachtung. Fig. 42 und 43 sind nach lebendem

Material, Fig. 44—47 nach gefärbten Präparaten gezeichnet, es bedarf kaum weiterer Erklärung. Da die vorliegende Form meistens nur einen Schwärmer aufnimmt und zwar an einer ganz bestimmten Körperstelle, so kann das kaum eine Täuschung bei lebenden Objecten veranlassen, wohl aber können in gefärbten Präparaten die zwei Kerne Unheil stiften, um so mehr, da auch in diesem Fall während der Verdauung Ruhe eintritt (Fig. 47).

V.

Erscheinungen und Vorkommnisse wie die eben geschilderten sind nun nicht bloss bei den Ectocarpeen zu beobachten, sondern auch bei anderen Algen. Für Bryopsis konnte ich die normale Copulation der grossen und kleinen Schwärmer nachweisen — darüber soll an anderer Stelle berichtet werden —, aber auch die Bethätigung von Flagellaten wurde bei dieser Gelegenheit wahrgenommen. Die Beobachtung der Copulation erfolgte in relativ grossen Feuchtkammern, in welchen ein männliches und ein weibliches Pflänzchen von Bryopsis Platz gefunden hatten. Frisch aus der See in die Kammern übertragene Pflänzchen gaben grösstentheils normale Erscheinungen; waren dagegen die verwendeten Bryopsis vorher auch nur wenige Tage in grösseren Glasgefässen cultivirt, in denen sie bekanntlich ganz gut fortkommen, so setzte in den Feuchtkammern vielfach eine Scheincopulation ein. Man findet reichlich farblose Flagellaten, eine Form mit einer, etwas seltener eine andere Form mit zwei Cilien (Fig. 66 und 67). Der Parasit verwickelt sich mit den Cilien des Schwärmers von Bryopsis, man sieht eine sehr lebhafte Bewegung beider, ähnlich wie bei einer echten Copulation, und wie bei dieser ist kaum etwas anderes am lebenden Object sichtbar, als die bewegliche grüne Zelle mit einer farblosen oder schwach gefärbten, die ihr an irgend einer Stelle anhaftet. Jodfixirungen geben dann die in Fig. 68, 69, 70 reproducirten Bilder, die den Zusammenhang erkennen lassen. Man sieht häufig, dass die Bryopsisschwärmer sich abrunden und dann von den Flagellaten „umflossen“ werden. Besonders eigenartig sind Bilder wie Fig. 70, in welchen wohl zwei Cilien dem Bryopsisschwärmer zukommen, die eine, derbere, dem Flagellaten angehört. In diesen Fällen ist der Nachweis einer Scheincopulation noch leicht, die Unterscheidung kann aber schwieriger werden, wenn ein Flagellat erst einen kleinen männlichen Schwärmer aufnimmt und dann später einen weiblichen überfällt. Das geht so weit, dass man in manchen Fällen zweifelhaft bleibt, ob man es mit einer echten oder mit einer Schein-

copulation zu thun habe. Es können auch hier mehrere weibliche Schwärmer aufgenommen werden.

Wenn nun der Schwärmer ganz von dem Flagellaten umgeben ist, wird (von diesem?) eine Membran ausgeschieden und das Ganze stellt einen kugeligen oder eiförmigen Körper dar (Fig. 71), in welchem der oder die Chlorophyllkörper der Bryopsis besonders deutlich mit dem Pyrenoid in die Augen springen. Scharf tritt auch der rothe Augenpunkt hervor. Der Körper vergrössert sich oft nicht unerheblich und dazu bildet sich eine grosse Vacuole (Fig. 71—73). Nach einigen Tagen tritt meist eine Häutung ein, der Inhalt schlüpft aus und umgibt sich mit einer neuen Membran.

Ich habe diese Objecte drei Wochen lang in der Feuchtkammer beobachtet, ich constatirte eine langsame Vergrösserung, Abrundung etc., aber die Chlorophyllplatten blieben glänzend grün und mit den Pyrenoiden auffallend frisch, nur vereinzelte schienen schliesslich in Auflösung begriffen zu sein. Der rothe Augenfleck scheint ganz langsam zu zerfallen. Die Beobachtung musste dann abgebrochen werden. Ich bemerke noch, dass in manchen Culturen kaum eine Schwärmer-spore von den fraglichen Organismen verschont blieb.

Beobachtungen an fixirtem und gefärbtem Material ergeben die in Fig. 74—80 gezeichneten Bilder. Auch in denjenigen Zellen, welche nur einen Chloroplasten enthalten (Fig. 74—76), sieht man zwei Kerne, die nach dem vorstehend Geschilderten unschwer als Flagellaten- und als Algenkern zu deuten sind. Körper mit zwei Chlorophyllplatten enthalten drei Kerne. Die Fig. 74—76 beziehen sich auf etwa acht Tage alte Zellen dieser Art; in älteren Gebilden findet man (nach ca. drei Wochen) häufig nur einen Kern, bisweilen 2—3, aber dann ist immer nur einer mit Deutlichkeit sichtbar, die anderen erscheinen schwächer gefärbt (Fig. 77—80). Die Chlorophyllkörper sind in Ein- oder Mehrzahl noch intact.

Bisweilen glaubte ich Vergrösserungen und Theilungen der Chloroplasten wahrzunehmen, indes konnte ich Bestimmtes nicht ermitteln.

Während in den bei *Ectocarpus* culturen beobachteten Fällen die Auflösung und Zersetzung der aufgenommenen Schwärmer relativ rasch vor sich geht, fällt hier der ungemein langsame Verlauf der ganzen Erscheinungen sofort auf und man möchte sich die Frage vorlegen, ob etwa hier eine Symbiose oder ein Parasitismus vorliege. Nicht undenkbar wäre, dass der Parasit die Algenzelle — wenn auch nur eine Zeit lang — für sich assimiliren lässt; indes kann eine Erörterung darüber kaum etwas helfen, so lange man die Thatsachen

nicht besser kennt, deren weitere Untersuchung in Angriff genommen ist.

Aehnliche Erscheinungen an Algen dürften übrigens schon mehrfach beobachtet sein, z. B. erwähnt Janczewski¹⁾, dass die unbefruchteten Eier der *Cutleria* zum Theil sofort zu Grunde gehen, zum Theil sich aber mit Membran umgeben, aus welcher sie mit Hilfe von Fortsätzen, Tuben etc. ausschlüpfen. Aber eine Keimung findet nicht statt. Mein Verdacht, dass es sich auch hierbei um parasitirende Protisten handle, wird bestärkt durch Beobachtungen, welche ich an *Dasycladus* im October d. J. in Neapel machte. Ich fand die normale Copulation, wie sie Berthold²⁾ berichtet hat. Daneben aber entstanden Körper, die den von Janczewski bei *Cutleria* beschriebenen ausserordentlich ähnlich sind und welche Derbès und Solier als Keimlinge abbilden.³⁾ Konnte ich auch vorläufig nicht Schritt für Schritt die Prozesse verfolgen, so geht doch z. B. aus dem Vorhandensein mehrerer offenbar ungleichwerthiger Kerne in diesen Körperchen unzweideutig hervor, dass hier wiederum nicht normale Produkte des *Dasycladus* vorliegen.

Die vorstehenden Angaben sind in hohem Maasse lückenhaft, hoffentlich aber in nicht allzu ferner Zeit meinerseits zu ergänzen, soweit es die Natur der Flagellaten betrifft. Ich habe mich an ganz allgemeine Namen gehalten, weil ich über die Zugehörigkeit der fraglichen Formen zu bestimmten Gattungen und Arten keine Auskunft zu geben vermag, und vielleicht an den fraglichen Organismen Manches nicht gesehen, was ein gründlicherer Kenner beobachtet haben würde. Möglich, dass die Monaden und die *Dimorpha Klebs* in Frage kommen.

Ferner kann ich nicht sagen, wie weit die behandelten Flagellaten für Aufnahme bestimmter Algenschwärmer specialisirt sind. Diejenigen Formen, welche die *Ectocarpus*schwärmer verzehren, dürften auch beliebige andere Algenzellen aufnehmen; ich sah wenigstens ganz ähnliche Organismen im Herbst mit *Dasycladus*schwärmern, ohne freilich die Formalitäten der Aufnahme zu beobachten. Begründeter dürfte die gestellte Frage für diejenigen Organismen sein, die sich in den *Bryopsis*- und *Dasycladus*culturen bemerkbar machten, um so mehr, als ich bei

1) Ed. de Janczewski, Note sur la fécondation du *Cutleria adspersa* etc. Ann. sc. nat. 6 série T. 16.

2) Göttinger Nachrichten 1880.

3) Derbès et Solier, Memoire sur quelques points de la physiologie des Algues, Taf. XIII, Fig. 12.

Codium Analoges nicht wahrnahm. Aber eine irgendwie bestimmte Antwort kann ich auch hier nicht geben.

Auf solche Fragen kommt es mir hier vorläufig auch nicht an, sondern die Hauptsache ist mir, einmal zu zeigen, dass bei allen Beobachtungen der Algencopulationen grosse Vorsicht geboten ist. Klebs hat mit Recht betont¹⁾, dass die Reincultur auch bei Algen unerlässlich ist. Er spricht naturgemäss zunächst von Culturen, die eine Alge — event. neben geringen Bacterien- etc.-Mengen — enthält. Ich möchte für gewisse Fälle auf Grund meiner Erfahrungen weiter gehen und auch die Entfernung jeglichen Bacterien- und Flagellaten-Gesindels aus den Culturen fordern. Zwar weiss ich, dass das eminent schwierig ist und weiss nicht eine Methode dafür anzugeben, weil den ausgesäten Algenkeimen solche Mikroorganismen anhaften dürften. Aber es mag doch darauf hingewiesen sein, dass frisches Material, direct der See entnommen, meistens nur wenige Flagellaten enthält, dass diese erst auftauchen, wenn man die Algen ohne constanten Wasserzufluss in kleinen Gefässen hält. An frischem Material wird man, bei genügender Aufmerksamkeit, wohl vor größeren Irrthümern bewahrt bleiben, wenn nicht ganz ungünstige Verhältnisse obwalten.

Man wird natürlich nicht nöthig haben, auf Grund der vorliegenden Daten nun jegliche Copulation von Algenschwärmern stürmisch zu negiren oder mit parasitirenden Mikroben in Zusammenhang zu bringen; aber man wird die Frage aufwerfen dürfen, ob nicht die mancherlei abnormen Erscheinungen, welche gelegentlich wahrgenommen wurden, auf diesem Wege eine einfache Erklärung finden möchten. Dahin gehört event. die Angabe, dass häufig mehr als 2, 3 ja 4 und mehr Gameten copuliren, wie das z. B. Strasburger²⁾ für *Acetabularia* angibt. Nach eigenen Beobachtungen an *Dasycladus* handelt es sich in manchen Fällen um Missgeburten. Bei mangelhafter Entwicklung, bei vorzeitiger Entleerung etc. der Sporangien kommen Klumpen zu Stande mit mehreren Zellkernen und der doppelten Zahl von Geisseln; das sind Produkte mangelhafter Theilung und als solche leicht diagnosticirbar. Vielleicht setzt auch gelegentlich Flagellatenarbeit ein. Indes habe ich bei *Dasycladus* auch andere Fälle gesehen, in welchen sich drei Gameten vereinigt hatten, und Klebs³⁾ hebt für *Protosiphon* hervor, dass unter gewissen Umständen die Vereinigung von drei

1) G. Klebs, Fortpflanzung bei Algen und Pilzen, pag. 177. Jena 1896.

2) Botan. Zeitg. 1877.

3) Klebs, Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen, pag. 209. Jena 1896.

Schwärmern nicht selten ist. Hier dürften fremde Organismen unbetheilt sein. Um so mehr aber bleibt zu untersuchen, was es mit dieser doppelten Copulation auf sich habe, die sich doch nur sehr gezwungen in das einreihet, was wir von der Sexualität der Organismen heute wissen.

Worauf es für mich in diesem Falle besonders ankommt, ist die Frage, ob Berthold's Angaben über *Ectocarpus* richtig seien. So lange ich nur meine wenigen Rostocker Beobachtungen zur Verfügung hatte, war ich im Zweifel, ob nicht durch irgend einen niederen Organismus Erscheinungen hervorgerufen werden könnten, die einer normalen Copulation völlig gleichen. Nachdem ich aber in Neapel die verschiedenen oben beschriebenen Formen näher studirte, glaube ich bestimmt, dass auch Berthold dies vor sich hatte. Unsere beiderseitigen Bilder stimmen auf ein Haar überein. Man vergleiche nur Berthold's Fig. 3 und 4 auf pag. 400 dieser Abhandlung mit meinen Fig. 14—17 oder auch 29—32. Es ist alles dasselbe, die Lage der Chromatophoren, die kleinen und grossen Körnchen, die Geissel und der helle, mehr oder weniger central gelegene Körper mit hellem Hof, der unzweifelhaft den Zellkern darstellt. Wie diese Bilder zustande kommen, ist oben hervorgehoben, und leicht begreiflich ist nun auch, wie auf diesem Wege zwei Kerne oder mehr in die Körper hineinkommen, die Berthold für Zygoten hielt. Uebrigens gibt der genannte Autor¹⁾ nur an, dass er anfänglich zwei, später einen Kern in den Zygoten fand. Direct beobachtet dürfe er demnach keinerlei Vermelzung der Kerne haben.

Berthold gibt ferner an, dass er einige Male bei *Scytosiphon* Copulationsprodukte mit drei Chromatophoren gefunden habe und dass er einmal die Verschmelzung zweier Spermatozoiden mit dem Ei direct verfolgte. Diese Angaben, verbunden mit der ganzen Beschreibung, die auf die von mir beobachteten Prozesse fast wörtlich passt, bestärken mich wesentlich in der Auffassung, dass wir beide Gleiches vor uns hatten.

Wenn Berthold die Scheincopulation z. B. bei *Scytosiphon* unter Verwendung frischen Materials nicht immer fand, sondern nur bei einigen Exemplaren, so ist das leicht erklärt aus dem Fehlen der Parasiten im einen, aus deren Vorhandensein im anderen Falle. Zudem wäre es immerhin auffallend, wenn so viele weibliche und ausserordentlich wenige männliche Exemplare vorkämen, was doch wohl nach Berthold's Angaben der Fall sein müsste.

1) l. c. pag. 406.

Ich halte jetzt alle die Fälle für verdächtig, in welchen nur einzelne Exemplare unter vielen die Copulation geben, wenn man nicht nach Klebs'schem Muster die Bedingungen aufzeigen kann, unter welchen die einzelnen Exemplare grosse Neigung zur sexuellen Fortpflanzung erlangt haben.

Man möchte einwenden, dass Berthold die Keimung seiner Zygoten gesehen habe. Indes ist hier in seinen Angaben und Zeichnungen unverkennbar eine Lücke. Man liest nirgends, dass die Entwicklung direct unter dem Mikroskop verfolgt sei, und wenn Berthold angibt, dass die Zygoten rascher keimen als die nicht copulirt habenden Schwärmer, so kann das sehr wohl davon herühren, dass er verschieden grosse Schwärmer vor sich hatte. In einigen Culturen kamen auch mir dieselben vor, sie fallen besonders auf, wenn sie sich festgesetzt und abgerundet haben. Naturgemäss sprach ich diese zunächst als Zygoten an, aber eine genauere Untersuchung zeigte, dass sie immer nur ein Chromatophor und (soweit derselbe überhaupt noch sichtbar war) nur einen Augenfleck besaßen. Ob diese etwas grösseren Schwärmer aus uniloculären Sporangien stammten oder ebenfalls aus pluriloculären, ist mir nicht ganz klar geworden. Es scheint die Grösse der „Sporenmutterzellen“ und demnach die Grösse der Schwärmer aus pluriloculären Sporangien nicht immer genau gleich zu sein.

Nachdem ich die vorstehenden Zeilen bereits niedergeschrieben hatte, bat ich Herrn Prof. Berthold um einige von seinen Präparaten, welche sich auf die früheren Beobachtungen bezogen. Ich erhielt nicht bloss diese bereitwilligst, sondern auch die Notizen, welche Berthold s. Z. gemacht hat und danke dem Herrn Collegen auch an dieser Stelle für die Zusendung. Die genaue Durchsicht der Präparate hat mich aber überzeugt, dass ich thatsächlich mit meiner Auffassung im Recht bin. In einem nicht gefärbten Präparat sehe ich neben den Ectocarpusschwärmern reichlich kleine Flagellaten, welche zum Theil den Schwärmern aufsitzen (Fig. 48 und 49, nach B.'s Präparat gezeichnet); in den gefärbten sehe ich sehr reichlich Berthold's Zygoten, aber ich finde auch, dass die Bilder zum grossen Theil meinen Fig. 52—56 sehr ähnlich sind. Die Präparate sind sehr gut fixirt und gefärbt und so lässt sich vielfach sehen (Fig. 49 a), dass zwar zwei Kerne, aber nur ein Chromatophor vorhanden ist, wie in meinen Fig. 52 und 53, in anderen Fällen dagegen

sehe ich zwei Chromatophoren und zwei Kerne, daneben häufig einen dritten (Fig. 50 und 51), der aber nicht immer nachweisbar ist — dafür dürfte die angewandte Carminfärbung nicht ganz ausgereicht haben. Da ich auch in Berthold's Präparaten nirgends etwas von Verschmelzungen der Kerne gesehen habe, scheint mir erwiesen, dass Berthold irregeleitet ist oder mindestens neben normaler Copulation Fremdes vor sich hatte. Freilich muss ich hervorheben, dass jeder Andere die Sache auch so aufgefasst haben würde, da die Aehnlichkeit mit Zygoten eine ganz frappirende ist und ein Eingreifen von Protisten nicht ohne Weiteres vermuthet werden konnte.

Die Angaben Berthold's sind kürzlich von Sauvageau¹⁾ bestätigt worden. Indes fand dieser Beobachter die Copulation nur selten und beobachtete sie direct nur zwei Mal an Schwärmern, welche zwischen 4 und 5 Uhr Morgens ausgetreten waren. Viel mehr ist aus der kurzen Mittheilung nicht zu ersehen; zunächst halte ich auch in diesem Fall die Mitwirkung von Flagellaten für wahrscheinlich. Wenn nur wenige von solchen Organismen zugegen waren, musste natürlich die Scheincopulation auf die zuerst ausgetretenen Schwärmer beschränkt bleiben. — Interessant ist, dass Sauvageau bei Litosiphon Laminariae Schwärmer mit zwei rothen Punkten nicht selten fand. Er hält sie für Missbildungen. Liegt vielleicht auch hier Flagellatenarbeit vor?

Nun sind bekanntlich in der Litteratur ausser den Angaben von Berthold noch andere vorhanden, welche die Copulation der Ectocarpusschwärmer nach einem anderen als dem von Berthold angegebenen Modus darthun.

Goebel²⁾ hat zunächst für *Ectocarpus globifer* Kütz.³⁾ und *Giraudia sphacelarioides* einen Copulationsmodus angegeben und dieser ist für *Ectocarpus siliculosus* von Reinhardt⁴⁾, für *Myriotrichia clavaeformis* und *M. filiformis* von Karsakoff⁵⁾ im Wesentlichen be-

1) Sauvageau, Conjugaison des zoospores de l'*Ectocarpus siliculosus*. Comptes rendus T. 123, pag. 436. — Id. Sur la sexualité des Phéosporées. Journal d. botanique 1896, pag. 364.

2) Zur Kenntniss einiger Meeresalgen. Bot. Zeitg. 1878.

3) Vergl. Ed. Bornet, Note sur quelques *Ectocarpus*. S.-A. aus Bull. d. la soc. bot. de France.

4) L. Reinhardt, Ueber die Phaeosporen der Sewastopol'schen Bucht. Sitzungsber. d. bot. Sect. d. 7. Vers. russ. Naturf. u. Aerzte zu Odessa. Botan. Centralblatt XVIII, Bd. pag. 126.

5) N. Karsakoff, Quelques remarques sur le genre *Myriotrichia*. Journal de botanique, Vol. VI, pag. 433 (1892).

stätigt worden; während Berthold (l. c.) Goebel's Angaben bemängelt hatte. Ich kann nicht leugnen, dass einzelne der Goebel'schen Bilder möglicherweise pathologische Produkte darstellen, wie sie leicht einmal in Culturen vorkommen; auch glaube ich, dass in Goebel's Culturen ebenso wie in denjenigen aller anderen Beobachter Flagellaten zugegen waren — er spricht von stark lichtbrechenden Plasmakügelchen. Das genügt aber nicht, um seine Angabe zu bestreiten; erneute Untersuchungen müssen hier Klarheit schaffen. Vielleicht ist es aber nicht ganz überflüssig, darauf hinzuweisen, dass Goebel den Weg eingeschlagen hat, der auch nach meinen Erfahrungen, z. B. an Bryopsis, am leichtesten zum Ziel führen dürfte: die Cultur einiger Aeste in der feuchten Kammer. Neben vielen anderen hat dies Verfahren den Vortheil, dass die Schwärmer nach dem Austritt aus den Sporangien keinerlei Störung erfahren.

Ueber Reinhardt's Angaben lässt sich kaum ein Urtheil gewinnen, da sie mir nur in einem kurzen Bericht aus dem botan. Centralblatt ohne Abbildungen vorliegen.

Karsakoff berichtet von der Copulation zweier Schwärmer, die etwas verschiedene Grösse haben. Die Vereinigung erfolgt bisweilen in der Bewegung — der grössere Schwärmer scheint den kleineren zu absorbiren —, meistens aber, nachdem die Bewegung fast sistirt ist und die Schwärmer sich abgerundet haben. Die Figuren, welche dazu gegeben werden, haben in ihren Umrissen eine nicht unbedenkliche Aehnlichkeit z. B. mit meiner Fig. 40 und mit den Vorgängen, welche sich bei Bildung der in Fig. 29—39 gezeichneten Körper abspielen. Leider sind ausser den Umrissen nur die rothen Augenflecke angedeutet, von Protoplasma und den Chromatophoren ist nichts sichtbar. Auch die anderen Figuren, welche die Copulation während der Bewegung darthun sollen, entbehren der Details, zudem erinnern sie ebenfalls in mancher Beziehung an die oben beschriebenen Scheincopulationen. Nach allem muss ich diese Angaben für verdächtig halten. Sie sind keine ausreichende Bestätigung der Goebel'schen Berichte.

Natürlich habe ich meinerseits nicht unterlassen, nach einer Copulation der Schwärmer von *Ectocarpus* zu suchen. Zunächst wurde in allbekannter Weise mit Hilfe einer Pipette ein Tropfen mit Schwärmern in die feuchte Kammer gebracht. Darin fand ich nichts, was auf Copulation hindeutete, die Schwärmer kamen mehr oder weniger rasch isolirt zur Ruhe, nur Scheincopulationen wurden wahrgenommen.

Derartige Versuche sind aber auch kaum einwandfrei; es ist gar nicht zu übersehen, ob die Schwärmer nicht alterirt werden. Solche Zweifel erstrecken sich nicht bloss auf die *Ectocarpus*-Schwärmer, sondern auch auf diejenigen anderer Algen. Z. B. hatte ich oft sehr reichlich *Bryopsis*-Schwärmer zur Verfügung, die sämmtlich in den grösseren Culturegefässen positiv phototaktisch reagirten; wurden sie mit einer Pipette in hohl geschliffene Deckgläser u. dergl. übertragen, so reagirten einige positiv, andere negativ, wieder andere waren indifferent. Ich habe auch auf diesem Wege niemals eine Copulation bei *Bryopsis* gesehen, obwohl ich sie auf anderem Wege fand.

Demnach sah ich von einer solchen Versuchsanstellung ganz ab und begnügte mich damit, einfach Objectträger an der Fensterseite der gläsernen Culturegefässe aufzustellen und zwar so, dass ein Theil derselben über die Wasserfläche herausragte. Auf diese Weise sammeln sich bekanntlich ungezählte Schaaren von Schwärmern auf den Objectträgern an; oder ich brachte Deckgläser auf den Culturen zum Schwimmen. Bei Beleuchtung von oben erhält man auch hier reichliche Ansammlungen. Im Laufe des Vormittags wurden dann die Gläser in kurzen Zwischenräumen, von 8 Uhr Morgens beginnend, herausgenommen und theils lebend, theils nach dem Fixiren und Färben untersucht.

Ich habe trotz der Durchsuchung eines recht grossen Materials keine Anzeichen der Copulation gefunden. An lebenden Objecten fand ich keine in Verschmelzung begriffenen Schwärmer und auch keine Zelle, die zwei Chromatophoren mit zwei Augenpunkten besessen hätte — natürlich abgesehen von den oben beschriebenen Scheinzogoten. Diese fehlen aber auch fast völlig, wenn man frisches Material sofort am nächsten Morgen nach dem Fang untersucht. Man erhält dann völlig gleichmässiges Material, das auch im gefärbten Zustande nur die in Fig. 1—4 gezeichneten Bilder gibt, also immer nur einen Kern erkennen lässt. Solches keimt dann auch glatt, ohne dass wesentliche Unterschiede zu bemerken wären, und ich habe in kurzer Zeit gut wachsende, kräftige Pflänzchen aus den Schwärmern pluriloculärer Sporangien erhalten, die ich leider wegen meiner Abreise von Neapel nicht weiter cultiviren konnte. Schon früher hatte ich in Rostock in ähnlicher Weise kräftige Keimpflanzen erhalten, und die Angaben ähnlicher Art kehren seit Thuret in so vielen Arbeiten über die *Ectocarpeen* wieder, dass ich auf Citirung der Einzel-literatur bezüglich dieses Punktes wohl verzichten darf.

Aus allem scheint mir mit grosser Evidenz hervorzugehen, dass

die Schwärmer pluriloculärer Sporangien sich ohne jegliche Störung entwickeln, auch wenn sie nicht copulirt haben. Damit ist natürlich nicht gesagt, dass sie nicht unter gewissen Bedingungen sich als Gameten erweisen könnten. Diese Bedingungen aber kennen wir nicht und haben auch keinen unbestrittenen Nachweis, dass tatsächlich ein Sexualakt sich abspielt. Eventuell liegt ja hier ein Fall vor wie bei *Draparnaldia* ¹⁾, wo die Mikrozoosporen bald copuliren, bald nicht und trotzdem sich weiter entwickeln. Das alles wäre noch zu untersuchen und wohl in erster Linie zu berücksichtigen, dass die Pflanzen in der Cultur unter ganz anderen Bedingungen leben, als an ihrem natürlichen Standort, wo ja vielleicht ein Sexualakt häufig oder regelmässig einsetzt, der bei empfindlichen Pflanzen durch Uebertragung in kleine Gefässe und alle damit verbundenen Veränderungen der Umgebung unmöglich gemacht wird.

Die Erörterung setzt voraus, dass die pluriloculären Sporangien copulationsfähige Schwärmer produciren, nicht die uniloculären. Den einzigen Anhaltspunkt für diese Voraussetzung bieten Goebel's Angaben und die Thatsache, dass bei den höheren Formen der Gruppe die Gameten pluriloculären Sporangien entstammen. Das letztere Argument hat um so mehr für sich, als Sauvageau neuerdings ²⁾ gezeigt hat, dass bei *Ectocarpus secundus* Kütz. kleinere und grössere Schwärmer aus pluriloculären Sporangien mit einander copuliren. Allein ich möchte doch darauf hinweisen, dass die Antheridien und die Oogonien der Fucaceen uniloculär sind, und wenn wir ausser den Ectocarpeen nur die Fucaceen kennen, würden wir vielleicht der Meinung sein, dass die uniloculären Sporangien den Ausgangspunkt für die Sexualorgane abgegeben hätten. Ich hebe das hervor, nicht weil ich glaubte, dass damit viel gewonnen sei, sondern um zu zeigen, dass unsere Kenntnisse über die niederen Phaeophyceen eigentlich nur aus Lücken bestehen.

Das Facit aus unseren Betrachtungen wäre also: Berthold's Angaben über die Copulation der *Ectocarpus*-Schwärmer beruhen auf einem Irrthum; auch die aus pluriloculären Sporangien entleerten keimen leicht und sicher in vielen Fällen ohne Copulation. Letztere setzt vielleicht in einzelnen Fällen ein, deren Bedingungen aber völlig unbekannt sind.

1) Klebs, l. c. pag. 420.

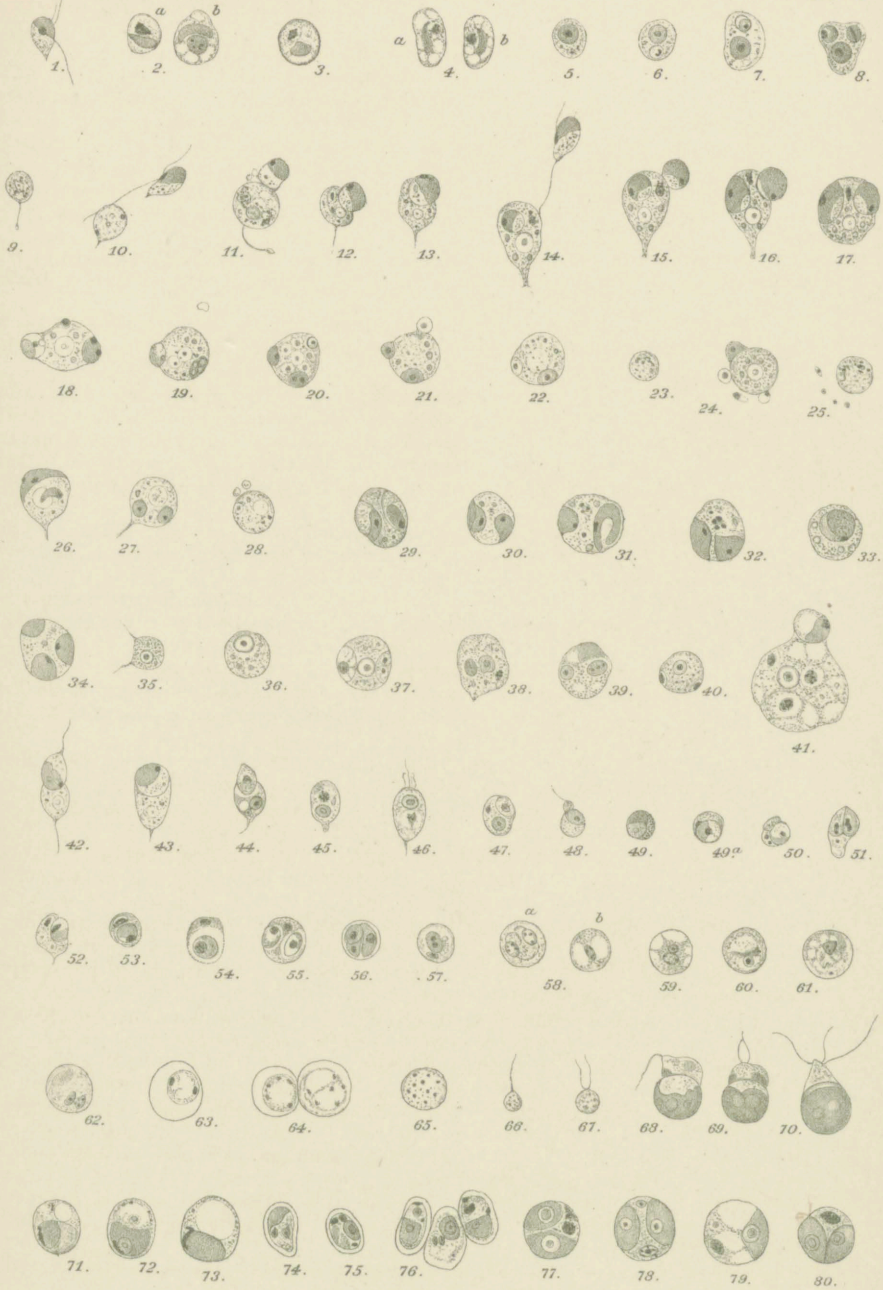
2) Sauvageau, Sur la fécondation heterogamique d'une algue phéosporée. Comptes rendus T. 123, 10. Aug. 1896. — Vergl. auch: Bornet, Notes sur quelques *Ectocarpus*. Bull. de la soc. bot. de France 1891.

An dieser Auffassung ändern auch die nachfolgenden Erörterungen Berthold's nichts. Alle Details zu discutieren führt zu nichts. Auch ich wünsche sehr eine erneute Untersuchung.

Figuren - Erklärung.

Die Figuren sind gezeichnet nach Zeiss' Apochrom. $\frac{2,00}{1,30}$ Ocul. 4 und grösstentheils mit Abbé's Zeichenapparat ohne Zeichenpult (Vergrößerung etwa 800) entworfen. Einzelne Figuren nach dem Leben wurden freihändig gezeichnet.

- Fig. 1—4. Ectocarpus criniger Kuck. Schwärmer-sporen aus pluriloc. Sporangien, fixirt und gefärbt.
- Fig. 1. Im bewegl. Zustand.
- Fig. 2. Nach dem Festsetzen.
- Fig. 3. Mit Membran umgeben.
- Fig. 4. Keimend.
- Fig. 5—28. Nr. I. — Fig. 5—8. Fixirt und gefärbt. Fig. 9—28. Lebend.
- Fig. 5. Flagellat allein.
- Fig. 6 und 7. Nach Aufnahme eines Ectocarpus-Schwärmers.
- Fig. 8. Nach Aufnahme zweier Schwärmer.
- Fig. 9. Flagellat nach Jodfixirung.
- Fig. 10. Lebend.
- Fig. 11. Jodfixirung.
- Fig. 12, 13. Successive Stufen derselben Individuen.
- Fig. 14—23. Desgleichen.
- Fig. 14—17. 31. März 1896, von 12 Uhr bis 12 Uhr 15 Min. Mittags.
- Fig. 18. " 3 $\frac{1}{2}$ Uhr Nachm.
- Fig. 19. " 4 Uhr Nachm.
- Fig. 20. " 4 Uhr 45 Min. Nachm.
- Fig. 21. " 5 Uhr Nachm.
- Fig. 22. " 5 Uhr 30 Min. Nachm.
- Fig. 23. 1. April 1896 9 Uhr Vormittags.
- Fig. 24—25. 31. März 1896.
- Fig. 26—28. 31. März, 11 Uhr Vorm. bis 6 Uhr Abends.
- Fig. 29—41. Nr. II. Fig. 29—34. Nach dem Leben. Fig. 35—41. Fixirt und gefärbt.
- Fig. 42—47. Nr. III. Fig. 42—43. Lebend. Fig. 44—47. Fixirt und gefärbt.
- Fig. 48—51. Aus Berthold's Präparaten. Fig. 48—49. Ungefärbt. Fig. 49a—51. Gefärbt.
- Fig. 52—65. Nr. IV. Alles fixirt und gefärbt.
- Fig. 66—79. Schwärmer von Bryopsis, durch einen Protisten überfallen.
- Fig. 66—69. Jodfixirung.
- Fig. 70. 10. April 1896. }
 Fig. 71. 11. " " } das gleiche Individuum.
 Fig. 72. 12. " " }
 Fig. 73—75. 3 Tage alt. } Fixirt.
 Fig. 76—79. 3 Wochen alt. }



Oltmanns del.

W.A. Mayr, Lith. Inst. Berlin S.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung](#)

Jahr/Year: 1897

Band/Volume: [83](#)

Autor(en)/Author(s): Oltmanns Friedrich

Artikel/Article: [Ueber Scheincopulationen bei Ectocarpeen und anderen Algen. 398-414](#)