

Ueber die Sexualität der Ectocarpeen.

Von
Friedrich Oltmanns.

Vor etwa zwei Jahren beobachtete ich¹⁾, dass gewisse Flagellaten die Schwärmer von *Ectocarpus* unter Formalitäten aufnehmen, welche einer echten Copulation eminent ähnlich sehen. Ich schloss daraus, dass möglicher Weise auch Berthold²⁾ s. Z. diese scheinbare und nicht eine wahre Copulation des *Ectocarpus siliculosus* vor sich gehabt habe. Berthold bestritt meine Vermuthungen.³⁾ Im letzten Frühjahr habe ich nun die Beobachtungen in Neapel noch einmal aufgenommen.

Ich finde wie früher die beschriebenen Flagellaten, aber ich finde auch, dass Berthold's Angaben vollauf richtig sind. Beide Vorgänge existiren also, und das glaube ich betonen zu sollen, da Sauvageau⁴⁾ ohne experimentelle Prüfung versucht hat, das Ganze lächerlich zu machen und den Anschein zu erwecken, als ob ich überhaupt Gespenster gesehen hätte.

Nach freundlicher Bestimmung von Herrn Dr. Kuckuck hatte ich diesmal nicht den früher benutzten *Ect. criniger* vor mir, sondern *Ect. siliculosus* in verschiedenen Formen. Beide Species wachsen auf *Scytosiphon lomentarius*, und wenn ich in der citirten Arbeit hervorhob, dass Berthold vielleicht auch den erst neuerdings unterschiedenen *Ect. criniger* vor sich gehabt habe, so glaube ich jetzt hervorheben zu müssen, dass auch er wohl sicher mit *Ect. siliculosus* arbeitete.

Experimentell verfuhr ich im Uebrigen wieder in der bekannten Weise, indem ich, wie Berthold, einzelne Rasen des *Ectocarpus* in mittelgrossen Glasgefässen isolirte. Die Schwärmer traten meistens bis 9 Uhr Morgens aus den Tags zuvor gesammelten Pflanzen aus. Nur in einzelnen Fällen war eine Verspätung zu verzeichnen — bis gegen 12 Uhr Mittags. Da das Ausschwärmen offenbar durch Beleuchtung begünstigt oder gar veranlasst wird, kann man durch Ver-

1) Flora 1897, S. 398.

2) Mittheil. d. zool. Stat. Neapel Bd. II (1881) p. 401.

3) Flora 1897, S. 415.

4) Sauvageau, La copulation isogamique de l'*Ectocarpus siliculosus*, est-elle réelle? Mém. de la soc. des sc. nat. et math. de Cherbourg T. 30.

dunkelung (oder starke Beschattung) und spätere Belichtung den Austritt der Schwärmer ziemlich erheblich verschieben, also auf spätere Tagesstunden verlegen.

Algen, welche Morgens etwa zwischen 8 und 9 Uhr in die Station gebracht wurden, entleerten in kürzester Zeit reichliche Mengen von Schwärmern und konnten mit fast noch besserem Erfolg verwandt werden als die mehrere Tage alten Culturen.

Die aus zwei verschiedenen Culturen, also auch von zwei differenten Individuen stammenden Schwärmer wurden dann zur Beobachtung im hängenden Tropfen durch eine Pipette vereinigt.

Das Zusammenbringen verschiedenartiger Sporangien in der feuchten Kammer ist natürlich auch von Erfolg begleitet. Doch vermag ich für diesen speciellen Fall dem Verfahren keinen besonderen Vorzug mehr zuzuerkennen.

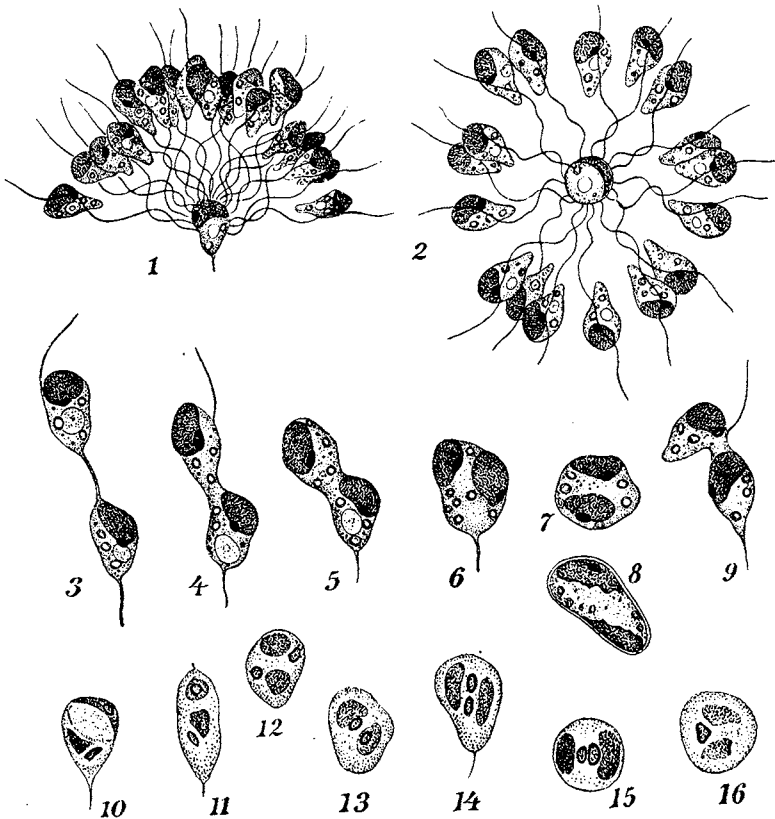
Jedenfalls ist es — gutes und geeignetes Material vorausgesetzt — nicht nöthig, nach Sauvageau'scher Vorschrift in aller Frühe bei der Lampe Dämmerchein zu beobachten. Die Copulationen gehen fast immer glatt bis in die Mittagsstunden. Ja, häufig empfiehlt es sich, wenn man z. B. den Akt sicher demonstrieren will, die Schwärmer nicht sofort nach dem Austritt aus den Sporangien zu vereinigen, sondern einige Zeit zu warten. Denn namentlich in der „feuchten Kammer“ zeigt es sich ganz evident, dass die Copulationsneigung der Gameten bei der Geburt noch minimal ist, dass die Sexualität aber mit dem Alter sich steigert, so etwa, dass sie 2—3, vielleicht auch mehr Stunden nach dem Ausschlüpfen am grössten ist.

Die Formalitäten des Sexualaktes von *Ect. siliculosus* sind seit Berthold's Untersuchungen bekannt. Ich gebe zu Berthold's Bildern noch einige eigene und hebe in Bestätigung der Berthold'schen Angaben Folgendes hervor.

Vermengt man die Schwärmer aus zwei geeigneten Culturen, einer männlichen und einer weiblichen, so setzen sich die weiblichen einigermassen rasch fest, die Männer bleiben länger in Bewegung. Ein Theil derselben sammelt sich um das Ei und zwar in geringer Zahl, wenn nur wenige männliche Schwärmer zugegen, in ganzen Schaaren aber, wenn diese reichlich vertreten sind, — und so ist es meistens. Berthold hat das ja hübsch abgebildet. (Fig. 1.)

Freilich hat die Sache gelegentlich ein etwas anderes Aussehen. Setzen sich die Weibchen am Tropfenrande fest, so trifft Berthold's Zeichnung genau zu, in anderen Fällen aber haftet die Cilie des weiblichen Gameten an Partikelchen etc., welche an der Wölbung

des Tropfens hängen. Dann erkennt man das Ei von oben als kreisrunde Zelle, welche von einem riesigen Kranz radial gerichteter Schwärmer umgeben wird. (Fig. 2.) Die Bewegungen letzterer sind gelegentlich so energisch, dass das Ei von seiner Stelle losgerissen wird.



Ectocarpus siliculosus.

1. Weiblicher Schwärmer von vielen Männchen umgeben, von der Seite gesehen (n. Berthold). — 2. Derselbe von oben gesehen. — 3—7 u. 9. Verschiedene Stufen der Verschmelzung nach lebenden Objecten (n. Berthold). — 8. Keimling nach 24 Stunden. — 10—16. Fixirtes und gefärbtes Material: Vereinigung der Zellkerne.

Nur einer (oder ausnahmsweise zwei) von den männlichen Schwärmern vereinigen sich bekanntlich mit dem Weibchen und es ist sehr lustig anzusehen, wie nach einiger Bewegung der ganzen Schwärmermasse sich plötzlich einer von ihnen dem Ei nähert, während fast momentan alle übrigen von dannen ziehen.

Die Verschmelzung beider Gameten kann an jeder beliebigen Körperstelle Platz greifen. Berthold deutet das an (Fig. 9), doch gewinnt man aus seinen Bildern leicht den Eindruck, als ob das Hinterende des Eies die bevorzugte Copulationsstelle sei. Ich glaube, das ist nicht der Fall. Besonders an den mehr freiliegenden weiblichen Gameten finde ich nichts, was auf bevorzugte Copulationsstellen hinweisen könnte, und wenn am Rande des Tropfens die Vereinigung in der skizzirten Weise statt hat, so halte ich das für eine Platzfrage. Das Männchen kann dort, wo die Spitze des Weibchens zwischen Glasplatte und Wasserfläche keilförmig eingeklemmt ist, wohl kaum an das Vorderende hingelangen.

Nach der Berührung beider Gameten erscheint natürlich die junge Zygote zunächst unregelmässig, rundet sich aber in kürzester Zeit ab, und saugt sich, wohl unter geringer Abflachung, am Substrat etc. fest. Bald folgt auch die Membranbildung. Schon Berthold zeigte, dass an Stelle der beiden Kerne, die ursprünglich vorhanden sind, nachher ein einziger tritt. Meine Figuren 10—16 ergeben die Verschmelzung. Es ist leicht ersichtlich, dass zunächst, auch nach Beseitigung der trennenden Schicht, noch die Plasmamassen neben einander liegen (Fig. 10 u. 11). Darauf beginnt in Zusammenhang mit der Abrundung eine Verschiebung sowohl der Chromatophoren als auch der Kerne; die ersteren werden mehr an die Peripherie gebracht, die Kerne rücken gegen die Mitte (Fig. 13—15), sie lagern sich aneinander (Fig. 15) und vereinigen sich schliesslich, wie kaum anders zu erwarten war (Fig. 16).

Der aus der Vordercilie gebildete Fuss dürfte nicht eingezogen werden, sondern wohl, wie in so manchen anderen Fällen, zu Grunde gehen.¹⁾ Wenigstens finde ich dies Organ noch ziemlich lange, auch dann, wenn die Membran bereits gebildet ist.

Die Kernverschmelzung erfolgt bisweilen sehr rasch, in anderen Fällen etwas langsamer. Zygoten, welche Vormittags zwischen 10 und 11 Uhr gebildet waren, besaßen Abends um 10 Uhr fast alle nur einen Kern. Aber einerseits waren bereits um 1—2 Uhr Mittags manche vereinigt, andererseits zeigten einige Zygoten noch am folgenden Morgen zwei Kerne, von welchen ich nicht annehmen kann, dass sie durch Theilung aus einem entstanden seien. Diese verzögerte Kernverschmelzung dürfte ihren Grund in der Tropfencultur haben.

1) Vgl. Rothert, Ber. d. D. bot. Ges. 1894. 12, 269.

Ich bin überzeugt, dass im Freien bereits am Abend alle Kerne der Zygoten sich vereinigt haben.

Berthold's Angabe, dass sich die Chromatophoren nicht vereinigen, kann ich bestätigen und finde auch keine Anzeichen dafür, dass einer derselben zu Grunde ginge, wie Chmielewsky das für *Spirogyra* angibt.

Etwa 24 Stunden nach der Copulation erfolgt die Keimung der Zygoten (Fig. 8), die dann zu normalen Pflänzchen heranwachsen, wie Berthold richtig beschrieben hat.

In weiterer Uebereinstimmung mit Berthold fand ich Exemplare, deren Schwärmer nicht unter sich, wohl aber mit denen anderer Individuen copulirten. Unter Berücksichtigung der Formalitäten beim Sexualakt selber hat Berthold demnach zweifellos Recht, wenn er nicht bloss männliche und weibliche Gameten, sondern auch gleichnamige Individuen unterscheidet. Ich habe nun noch nach Unterschieden in Grösse, Wuchs etc. der männlichen und weiblichen Individuen, der Gametangien und auch der Schwärmer gesucht, aber nichts Derartiges gefunden — ebenso wenig wie andere Beobachter. Das ändert natürlich an der Berthold'schen Auffassung nichts, physiologisch sind trotzdem Eizellen und Spermatozoiden vorhanden.

Nach dem Gesagten würde *Ect. siliculosus* zweihäusig sein. Es kommen aber zweifellos auch monöcische Individuen, resp. Rassen, Formen etc. vor. Berthold selbst fand ab und zu solche Exemplare und ich beobachtete die Monöcie gar nicht selten. Sie fiel besonders an Pflanzen auf, welche an der Sta. Lucia gesammelt waren. Freilich wird man mit der Beurtheilung solcher Dinge sehr vorsichtig sein müssen. Auch wenn man die Rasen sorgfältig vom Substrat loslöst, ist man niemals sicher, dass sich nicht zwei Exemplare unmittelbar neben- oder gar aufeinander entwickelt haben.

Soweit ich sehe ist die Zahl der männlichen Individuen resp. Gametangien grösser als die der weiblichen — eine Erfahrung, die ja für andere Pflanzen nicht neu ist.

Doch ist wohl hervorzuheben, dass dieser Fall nicht immer und vor allem auch nicht bei allen *Ectocarpeen* realisirt sein dürfte. Ein lehrreiches Beispiel liefert in dieser Beziehung *Ect. secundus*.¹⁾ Derselbe ist wohl meist monöcisch, aber zweifellos treten (nach Sauvageau) zu gewissen Zeiten die Spermatozoiden stark zurück oder schwinden ganz, und damit wird dann Parthenogenesis eingeleitet.

1) Sauvageau, Observations relatives à la sexualité des Phéosporées. *Journal de botanique* 1896—97.

Weshalb wurde nun die Copulation des *Ectocarpus* von so vielen Beobachtern so oft vergeblich gesucht? Kaum wegen des Ungeschicks der Autoren oder wegen der Methode, welche in Anwendung kam. Die letztere war ja fast immer die gleiche, wenigstens was mich selbst betrifft. Zudem hätte ich zum mindesten die Zygoten an den Wänden der Gefässe, die ich stets revidirte, und die Keimungsprodukte dort finden müssen. Beide sind an den zwei Chromatophoren und an den Augenflecken, die recht lange persistiren, unschwer erkennbar.

Die Sache liegt auch nicht unmittelbar an der Behandlung der Algen in der Cultur, denn ich konnte die *Ectocarpus*rasen einige Wochen in kleinen Gefässen sehr wohl erhalten — theils mit, theils ohne Zusatz frischen Wassers — und ich verfolgte auch gelegentlich an solchen Exemplaren die Copulation noch nach 14 Tagen, wenn sie auch nicht mehr in der Massenhaftigkeit wie zu Anfang einsetzte.

Auch Hemmungen der Copulation durch irgendwelche Beeinflussung der bereits ausgetretenen Gameten konnte ich nicht mit Sicherheit erkennen, wenn auch bisweilen Verzögerungen eintraten, für welche einen Grund ausfindig zu machen ich nicht in der Lage war. Demnach schliesse ich: hat man die richtigen Pflanzen und die richtigen Schwärmer, so geht die Copulation. Diese so gearbeteten Schwärmer sind aber nicht zu allen Zeiten vorhanden, sondern es gibt, worauf Berthold bereits hinwies¹⁾, neben den Gameten massenhaft und reichlich „neutrale“ Schwärmer, die ebenfalls aus pluriloculären Sporangien stammen. Gerade hierüber versuchte ich etwas weiteren Aufschluss zu erhalten und glaube Folgendes feststellen zu können:

Die Grösse der aus den pluriloculären Sporangien hervorgehenden Schwärmer differirt nicht unerheblich, die grössten sind um $\frac{1}{3}$ länger als die kleineren, und während die letzteren meist regelmässig umgrenzt und birnförmig erscheinen, sind die kleinen mehr spindelförmig und haben unregelmässige Konturen (Berthold zeichnet das ganz richtig; vgl. Fig. 1). Die kleinen Schwärmer fahren sehr rasch, fast nervös umher, während die grossen ruhiger und bedächtiger ihre Kurse steuern, und schliesslich sind beide auch etwas verschieden lichtempfindlich. In grösseren Gefässen war das weniger deutlich; in Hängetropfen aber wanderten die kleinen gegen den Fensterrand, die

1) Flora 1897, pag. 424.

grossen gegen das Zimmer. Das geschah bei bedecktem Himmel und mässiger Wärme; besonders Nachmittags, wenn helle Sonne gegen die Zimmerfenster schien, begaben sich fast alle beweglichen Zellen an die Zimmerseite des Tropfens, der immer ziemlich flach war.

Nach einiger Uebung und Beobachtung vermochte ich die grossen und kleinen Schwärmer zu unterscheiden und konnte meistens im Voraus sagen, was aus ihnen wird. Die grossen bewegen sich nur kurze Zeit, setzen sich dann fest und keimen rasch; die kleinen bleiben lange beweglich und copuliren absolut prompt, wenn sie richtig vereinigt werden. Dazu ist ihre Keimfähigkeit ohne Copulation sehr gering, fast gleich Null.¹⁾

Die Sache wäre nun sehr einfach, wenn es damit sein Bewenden hätte, aber leider ist dem nicht so; es gibt mancherlei Uebergänge. Nicht bloss ist die Theilung in positiv und negativ phototaktische Schwärmer häufig etwas verwischt, sondern es copuliren auch bisweilen relativ grosse Schwärmer u. s. w. Trotz der mancherlei Uebergänge und Abstufungen der sexuellen Eigenschaften bleiben aber die Extreme deutlich erkennbar.

Exemplare, welche typische und sicher copulirende Gameten ausschliesslich enthalten, fand ich nicht häufig, meistens sind nicht copulirende — nennen wir sie mit Berthold neutrale — Schwärmer mehr oder weniger beigemengt. Das fand schon Berthold. Und Sauvageau²⁾ dürfte Exemplare vor sich gehabt haben, die neben vielen neutralen nur sehr wenige Gameten producirt. Ich meinerseits habe fast alle Mischungen vor mir gehabt, und zwar von Anfang März bis über die Mitte des April 1898 hin derart, dass mir im März die Gameten, späterhin die neutralen Schwärmer zu überwiegen schienen.

Berthold hat denn auch bereits angedeutet, dass zu anderen Zeiten, demnach auch wohl unter anderen Bedingungen, nur die neutralen Schwärmer vorhanden sind, und nur diese letzteren dürfte ich im Jahre 1896 vor mir gehabt haben, ebenso wie andere Beobachter, welche keine Copulation nachweisen konnten.

Das ist um so wahrscheinlicher, als ich bei keiner anderen Phaeosporee um die gleiche Zeit Copulationen wahrnahm, obgleich ich einige andere Ectocarpusarten und ausserdem Scytosiphon wieder-

1) Dasselbe bei Berthold, Flora 1897 pag. 423.

2) l. c.

holt und eingehend prüfte. Hier waren immer nur die langsam beweglichen, rasch keimenden und neutralen Schwärmer zu verzeichnen und weiter nichts.

Nun war es natürlich erwünscht, zu erfahren, unter welchen Bedingungen die neutralen Schwärmer, unter welchen die Gameten entstehen. Ich habe denn auch eine ziemlich grosse Anzahl von Versuchen in dieser Richtung angestellt, bin aber zu einem abschliessenden Resultat nicht gekommen, weil die Zeit zur Entscheidung solcher Fragen nicht ausreichte.

Im Allgemeinen konnte beobachtet werden, dass bei längerer Cultur in kleinen Gefässen die Neigung zur Gametenbildung abnimmt, dass statt dessen aber neutrale Schwärmer auftreten. Immerhin geht die Sache langsam; noch nach 14tägiger Cultur wurde Copulation wahrgenommen, wie schon oben hervorgehoben. Die sexuellen Pflanzen verlieren ihre Eigenschaften also nicht so ohne Weiteres. Da ferner die neutrale Schwärmer produzierenden Pflanzen in keinem mir bekannten Falle durch die Cultur konnten zu sexuellen herangezogen werden, so wird man annehmen dürfen, dass die fraglichen Eigenschaften schon von langer Hand her vorbereitet sind. Freilich wird man sich dagegen sträuben, anzunehmen, dass bereits im Keim die Ausprägung der Sexualität gegeben sei. Sind die Erfahrungen auch unvollkommen, so zeigen sie doch mit grosser Wahrscheinlichkeit, dass die Umgebung bestimmend einwirkt, d. h. dass in der freien Natur Wärme und Licht oder Schatten das Nöthige leisten.

Ist das richtig, so wird auch leicht verständlich, dass nur zu bestimmten Zeiten die Sexualität gefunden wird, wenn nämlich alle sie bedingenden äusseren Umstände zusammentreffen. So wäre es auch denkbar, dass sie in weiten Meeresregionen überhaupt nicht anzutreffen ist. Kommen solche Verhältnisse doch sogar bei *Cutleria* vor (s. unten).

Im Einzelnen zeigten die Culturen sehr viele Abweichungen, „Launen“, die das Urtheil eminent erschwerten. Schon der Umstand, dass nicht täglich Schwärmerei beobachtet wurde, hemmte die Beobachtung; dazu kam, dass mehr als einmal sexuelle Pflanzen vorübergehend nicht copulirende Schwärmer aufwiesen. Alles das machte die Resultate der angestellten Experimente höchst unsicher.

Eine Erwärmung der Culturen während einiger Tage auf 28—30° hob die Bildung von Schwärmern fast auf. Nach Abkühlung auf Zimmertemperatur (15—20°) kamen einige Male specifisch neutrale Schwärmer zur Beobachtung, aber nach einem Aufenthalt

von mehreren Tagen im Zimmer begann die Copulation von Neuem.

Erwärmung auf 22—25° machte keinen nachweisbaren Eindruck.

Verdunkelung hemmt den Austritt von Schwärmern überhaupt und deshalb ist sie, wie bereits erwähnt, ein bequemes Mittel (innerhalb gewisser Grenzen), die Copulation auf eine gewünschte und für die Beobachtung geeignete Tagesstunde zu verlegen.

Starke Beschattung leistet annähernd das Gleiche.

Liess ich diese einige Tage andauern und brachte ich dann die Culturen in helleres Licht in die Nähe des Fensters, so entstanden in der Regel zunächst neutrale Schwärmer, nach einigen Tagen wurden wieder Gameten bemerkbar, die auch vorher gebildet worden waren. Da die Versuche indess nicht übermässig zahlreich waren, kann ich leider keinen grossen Werth auf dieselben legen; um so weniger, als auch nicht beschattete Culturen, wie bereits erwähnt, bisweilen plötzlich neutrale Schwärmer zeitigten. Die Sache bedarf näherer Prüfung durch Beobachter, welche dauernd — mindestens aber für eine Vegetationsperiode — an der See verweilen können.

Aus dem Formenkreise des *Ect. siliculosus* erhielt ich in meinen Culturen Pflanzen von $\frac{1}{2}$ —1 cm Höhe, welche nach drei Wochen pluriloculäre Sporangien producirt. Solche Formen sind wohl am besten brauchbar, da sie sich auch in toto vom Glase abheben und dann im Hängetropfen beobachten liessen.

Freilich wird es bei dieser Species ganz besonders, wahrscheinlich aber auch bei anderen *Ectocarpus*, nothwendig sein, das Culturwasser vorher durch Thon- oder Kieselfilter gehen zu lassen, weil sonst immer andere, nicht gewollte Formen auftreten, deren Keime im Seewasser schwimmen.

Die vorstehenden Angaben enthalten ja nicht viel Neues, und ich publicire sie hauptsächlich, um meine früheren, abweichenden Auffassungen zu berichtigen.

Nachdem nun aber Berthold's Angaben eine, wie ich glaube, einwandfreie Bestätigung erfahren haben, und auch Kuckuck¹⁾ die Paarung bei *Scytosiphon*, Berthold's Angaben gemäss, beobachtete, ist es immerhin möglich, sich eine gewisse, wenn auch lückenhafte Vorstellung von den Sexualverhältnissen der *Ectocarpeen* zu machen.

Unsere verschiedenen Angaben stehen bislang Goebel's²⁾

1) Ber. d. D. bot. Ges. 1898, pag. 35.

2) Botan. Zeitg. 1878, pag. 177.

anders lautende gegenüber. Obwohl ich den von ihm bearbeiteten *Ect. globifer* vor mir hatte, konnte ich keine Copulation wahrnehmen. Die Schwärmer aus pluriloculären Sporangien keimten glatt. Wahrscheinlich aber sind sie, nach unserem früheren Ausdruck, neutral und beweisen deshalb nichts gegen Goebel.

Wenn nun Berthold¹⁾ Goebel's Resultate für unwahrscheinlich erklärt hat, so kann ich dem nicht so ganz beipflichten. Die Angaben sind so bestimmt gehalten, dass man sie wohl nur auf Grund neuer Beobachtungen bestreiten darf — und solche liegen für die untersuchte Species nicht vor. Nachdem aber Sauvageau in der bereits citirten Arbeit zeigte, dass *Ectocarpus secundus* mit grösster Deutlichkeit Eier und Spermatozoiden unterscheiden lässt, während Wuchs, Verzweigung u. s. w. in nichts von *Ect. siliculosus* etc. abweicht, wäre doch sehr wohl denkbar, dass andere, niedriger stehende *Ectocarpeen* eine völlig isogame Befruchtung aufweisen.

Dann hätten wir unter den *Phacophyceen* eine fast continuirliche Reihe, welche von den einfachsten *Ectocarpus*-Arten zu den *Fucaceen* aufsteigt.

Wir sahen schon oben, dass es männliche und weibliche pluriloculäre Sporangien geben müsse, mögen diese nun auf demselben oder auf verschiedenen Individuen entstehen, daneben aber müssen vorhanden sein neutrale pluriloculäre Sporangien, und die Frage wäre jetzt, ob man namentlich die letzteren nicht von den sexuellen unterscheiden könne. Ich habe vergebens gesucht. Zwar sind ja die neutralen Schwärmer meistens etwas grösser als die Gameten, aber die Sporangien, welche sie erzeugen, liessen Grössenunterschiede mit Sicherheit nicht wahrnehmen, und so bleiben nur physiologische, nicht direct sichtbare Merkmale übrig.

Trotzdem muss man bei *Ectocarpus siliculosus* folgende Fortpflanzungsorgane unterscheiden:

I. Uniloculäre Sporangien.

II. Pluriloculäre Sporangien:

a) Gametangien $\left\{ \begin{array}{l} \text{männl.} \\ \text{weibl.} \end{array} \right.$

b) Neutrale pluriloc. Sporangien.

Diese Gruppierung würde man vielleicht für zu scharf und künstlich halten, wenn es sich nur um *Ect. siliculosus* handelte, allein zweifellos stimmen ja viele andere *Ectocarpus*-Arten, sodann *Scytosi-*

1) l. c.

phon und wohl noch mehr Formen hiermit überein. Dazu kommt aber, dass mehrere *Ectocarpus*-Species direct diese Unterscheidung fordern. Sauvageau wies für *Ect. Padinae* drei von ihm wohl und sicher unterschiedene Sorten pluriloculärer Sporangien nach.¹⁾ *Ect. Padinae* gehört unverkennbar in die Gruppe des *Ectocarpus secundus*, an welchem schon früher Antheridien und Oogonien entdeckt wurden. Sauvageau zeigte dann experimentell, dass thatsächlich die grossen Schwärmer aus den Oogonien des *Ect. secundus* durch die kleinen aus den Antheridien befruchtet werden, fast genau wie bei *Cutleria*. Unverkennbar haben wir auch bei *Ect. Padinae* Gametangien, welche deutlich als männliche und weibliche unterscheidbar sind; die dritte Sporangienform ist dann völlig zwanglos als neutrale pluriloculäre zu deuten.

An *Ect. virescens* entdeckte Sauvageau ebenfalls zwei Formen pluriloculärer Sporangien, welche er Meio- und Megasporangien nennt²⁾ und ganz ähnliche nahm er neuerdings an *Myrionema* wahr.³⁾ Man wird geneigt sein, diese Sporangien für männliche und weibliche Gametangien von verschiedener Grösse zu halten. Das ist möglich, aber nicht nothwendig. Die Produkte beider Sporangien keimen sofort glatt, und deshalb ist es mir wahrscheinlicher, dass die Meiosporangien neutrale Schwärmer bilden, die Megasporangien aber Oogonien sind, deren Produkte parthenogenetisch keimen können. Antheridien sind an *Ect. virescens* bislang nicht gefunden, ob sie ganz fehlen, muss dahin gestellt sein. Leider kennen wir ja immer nur Bruchstücke aus dem Entwicklungskreise einer *Ectocarpus*-Art, und fast jeder neue Aufenthalt aufmerksamer Beobachter an der See bringt noch neue Formen und neue Fortpflanzungsorgane zum Vorschein. Hier muss man einfach weitere Entscheidungen von der Zukunft erwarten; besonders dann, wenn es einem Beobachter ermöglicht würde, mindestens für eine Vegetationsperiode am geeigneten Ort alle auftauchenden Formen genau zu prüfen.

So würde man vielleicht auch über den *Ect. Hincksiae*⁴⁾ Klarheit erlangen, der mir ebenfalls in dem angedeuteten Sinne verdächtig ist. Er findet seinen Platz neben *Ect. secundus*, hat Antheridien und ausserdem pluriloculäre Sporangien, die ich für neutrale halten möchte. Oogonien fehlen bislang.

1) Sur la sexualité des Phéosporées. Journ. de bot. 1896—97.

2) Journ. de bot. T. X. 1896.

3) Sur quelques Myrionemées. Ann. sc. nat. bot. 8 sér. t. 5, 1.

4) Vergl. Sauvageau l. c.

Wie mögen nun die verschiedenen Sporangienformen entstanden sein? Man wird annehmen können, dass die ältesten Ectocarpeen in pluriloculären Sporangien Schwärmer erzeugten, welche isogam copulierten — oder auch direct keimten, etwa so wie Klebs das für *Ulothrix* und für *Protosiphon* gezeigt hat. Wenn diese Halbgameten sich nun im Lauf der Entwicklung weiter differenzirten, so konnten einerseits sich solche herausbilden, welche ohne Copulation nicht mehr entwicklungsfähig sind, andererseits aber konnten sie zurückschlagen, gleichsam in Exgameten, d. h. neutrale Schwärmer, welche nicht mehr copulationsfähig sind. Dieser Fall liegt bei *Ect. siliculosus*, wenn auch nicht ganz rein, vor, denn wir fanden neben den deutlich unterscheidbar Extremen noch mancherlei Zwischenstufen.

Der Unterschied zwischen Männchen und Weibchen ist zwar bei *Ect. siliculosus* deutlich, er bildet sich aber bei *Ect. secundus*, *Lebelii*, *Ect. Padinae* etc. viel weiter heraus, indem Spermatozoiden und Eier durch Grösse und Bau erkennbar werden. Deshalb darf man aber auch weiterhin annehmen, dass die asexuellen Schwärmer in dieser Gruppe völlig scharf differenzirt sind, dass sie mit sexuellen wenig mehr gemein haben und nicht mehr leicht und ohne weiteres in solche umschlagen können.

Damit wäre aber wahrscheinlich gemacht, dass sich in der Phaeosporeengruppe asexuelle Schwärmer herausbildeten, die mit den Zoosporen der uniloculären Sporangien phylogenetisch nichts zu thun haben.

Mit der durch unser Schema (pag. 95) gekennzeichneten Mannigfaltigkeit ist die Fortpflanzung der Ectocarpeen noch nicht erschöpft, sondern, wie die bereits citirten Untersuchungen von Sauvageau nachweisen, kommt bei den Ectocarpeen aus der Secundus-Gruppe Parthenogenesis zu bestimmten Zeiten fast als Regel vor. Die Antheridien verschwinden gegen den Herbst hin fast vollständig und die Eier keimen glatt, ohne Befruchtung. Eine solche Erscheinung hat Thuret schon früher auch bei *Cutleria* beobachtet¹⁾, und neuerdings hat Church²⁾ die Angaben Thuret's vollauf bestätigt. Besonders gegen den Herbst hin fehlen an den englischen und französischen Küsten die Antheridien vollständig, trotzdem keimen die Eier leicht und rasch.

Sind aber solche Fälle zweifellos in verschiedenen Gruppen nicht selten, so wäre es auch leicht verständlich, dass die Antheridien ge-

1) *Etudes phycologiques* pag. 23.

2) *The Polymorphy of Cutleria multifida*. *Ann. of bot.* 12, 75.
Flora 1899.

wisser Species völlig verloren gehen. Ein sicherer Fall dieser Art ist bislang nicht bekannt und ist kaum definitiv nachweisbar, denn auch bei tausendfach wiederholtem negativem Befund wird man immer einwenden können, dass Antheridien wohl noch möchten aufgefunden werden. Einem solchen Fall kommt vielleicht der *Ect. virescens* nahe, den wir bereits oben erwähnten.

Die Mannigfaltigkeit des Fortpflanzungsmodus geht aber bei den Ectocarpeen noch weiter, denn manche Species neigen mehr oder weniger zur Bildung von Aplanosporen. Einzelheiten darüber sehe man bei Sauvageau nach. Sowohl aus uni- wie aus pluriloculären Sporangien vermögen die zur Schwärmerbildung bestimmten Zellen direct auszukeimen, und von solchen Fällen bis zur lebhaften Bewegung der Fortpflanzungsorgane gibt es hinreichende Uebergänge.

Von diesen Fällen nun zu einer anderen Gruppe, nämlich zu den Tilopterideen hinüber zu springen, ist wohl etwas kühn, immerhin mag es gewagt werden, da auch Sauvageau sich kürzlich für einen engeren Anschluss der Tilopterideen an die Ectocarpeen ausgesprochen hat¹⁾ und zwar auf Grund seiner Befunde an *Ect. pusillus* (= *Acinetospora pusilla*). Die genannte Species zeigte schon lange uniloculäre und pluriloculäre Sporangien, jetzt aber muss sie auf Grund der neu entdeckten grossen Monosporen zu den Tilopterideen gezogen werden. Ich glaube nun Sauvageau zustimmen zu müssen, wenn er hervorhebt, dass die Monosporen nicht, wie Reincke u. a. wollen, als Eier dürfen betrachtet werden. Sie sind jedenfalls wegen einer von Anfang an vorhandenen dünnen Membran nicht befruchtungsfähig, sind wahrscheinlich vegetative Fortpflanzungsorgane. Sauvageau bringt sie in Parallele mit den Brutknospen der Sphacelarien; das ist möglich. Man könnte aber auch daran denken, die Monosporen von den uniloculären Sporangien abzuleiten, indem man berücksichtigt, dass ohnehin bei vielen Species die Neigung zur Aplanosporenbildung besteht. Das Vorhandensein mehrerer Kerne, welche Reincke demonstirte²⁾, wäre leicht verständlich, wenn man die Akineten der Tilopterideen als Produkte unvollkommener oder unterbliebener Theilung eines uniloculären Sporangiums auffasste. Auch die Stellung derselben scheint mir nicht gegen eine solche Meinung zu sprechen.

Die Consequenz der vorgetragenen Meinung wäre — in Uebereinstimmung mit Sauvageau —, dass pluriloculäre Sporangien auch bei den Tilopterideen sexuelle Eigenschaften besäßen. Experimentell

1) Comptes rendus 126, 1581.

2) Fragment a. d. Naturgesch. der Tilopterideen. Bot. Ztg. 1889 pag. 126.

nachgewiesen ist davon nichts, aber das Vorhandensein von unverkennbaren Antheridien bei gewissen Formen, der Nachweis grösserer pluriloculärer Sporangien bei anderen lässt immerhin die Möglichkeit offen, durch einen glücklichen Zufall in dieser Richtung die vorhandenen Lücken auszufüllen.

Nach dem oben Ausgeführten würde schliesslich eine bunte Schaar verschiedenster Fortpflanzungsorgane bei den Ectocarpeen und ihren Verwandten vorkommen können, die an Mannigfaltigkeit den verschiedenen in dieser Richtung bekannten Pilzen nichts nachgibt. Und für möglich halte ich theoretisch an ein und derselben Species von *Ectocarpus* oder *Tilopteris* etc.:

I. Uniloculäre Sporangien, welche bilden:

- a) normale Zoosporen;
- b) Aplanosporen;
- c) Monosporen (Akineten). (?)

II. Pluriloculäre Sporangien, welche bilden:

- a) Gameten:
 - α) normale männliche und weibliche;
 - β) parthenogenetische;
 - γ) Aplanosporen (?);
- b) neutrale Schwärmer:
 - α) normale;
 - β) Aplanosporen.

Alles das wird in Wirklichkeit kaum jemals beisammen vorkommen, aber das Schema kann vielleicht die Möglichkeit zu einer bequemerem Informirung geben. Was im einzelnen Fall realisirt ist, hängt ab von den erblich gewordenen Eigenthümlichkeiten der Species einerseits, von den Einwirkungen der Aussenwelt andererseits. Das letztere darf wohl betont werden, denn gerade bei den Ectocarpeen und den Phaeophyceen überhaupt wird man sich darauf gefasst machen müssen, in einem Meeresabschnitt nur die eine, im anderen nur die andere Fortpflanzungsform zu finden. — *Cutleria* kann das demonstrieren.

Die bunten Sexual- und Fortpflanzungsverhältnisse der Ectocarpeen einerseits, die vielfachen, noch vorhandenen Lücken andererseits, haben mich gereizt, in mancherlei Erwägungen weiter zu gehen, als es das Thatfachenmaterial vielleicht erlaubt. Allein bei der Lückenhaftigkeit unseres Wissens, das hier wahrscheinlich auch in Zukunft immer nur wird geflickt werden, schien mir der Versuch gerechtfertigt, die Dinge einmal übersichtlich zu ordnen, selbst auf die Gefahr hin, dass neue Entdeckungen die vorstehenden Erörterungen über den Haufen werfen.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1899

Band/Volume: [86](#)

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

Artikel/Article: [Ueber die Sexualität der Ectocarpeen. 86-99](#)