

# Die Morphologie und Entwicklung von Verwachsungen im Algenstängel.

Von F. Tobler.

(Mit 8 Figuren im Texte.)

Wiederholt ist es von Beobachtern notiert worden, daß bei manchen Algen die Verwachsungen im Stängel eine große Häufigkeit haben können. Ich verstehe unter solchen Verwachsungen den Fall, daß entweder Stängelteile ein und desselben Exemplares oder aber auch (selten) Stängelstücke verschiedener Exemplare an einander anliegende Verwachsungen zeigen. Daß es sich bei dieser engen Beziehung, die sie demnach sekundär zwischen Zellen, die entwicklungsgeschichtlich ferner oder gar keiner Verwandtschaft stehen, hergestellt werden können, nicht um etwas ernährungsphysiologisch Bedeutsames handelt, ist wohl für die Meeresalgen ohne weiteres, wird auch bei ihrer großen Lebens- und Regenerationsfähigkeit nicht etwa dadurch widerlegt, daß man wohl ein an einem andern angewachsener Stängelteil, an seiner eigenen Basis vom Substrat losgerissen, nur von dem mit ihm verbundenen andern getragen erscheint.

Daß solche Verwachsungen typisch für den morphologischen Charakter von Formen sein können, das zeigen die Stängel von *Microdictyon*, *Cladophora*, *Halodictyon*, *Streblonemopsis* u. a., von den vor allem die erste durch Bitter entwicklungsgeschichtlich genauer bekannt wurde. Im übrigen aber tritt die Erscheinung, und zwar sowohl bei fädigen Algen (wie den genannten) als auch bei solchen mit ausgeprägt mehrstämmigem Achsenquerschnitt und Gewebedifferenzen, doch allgemein nur vereinzelt und da auf. Daß viele Exemplare, daß das Material vieler Standorte und mancher Zeiten frei davon erscheint, deutet sicher auf eine Abhängigkeit von äußeren Faktoren.

Aufmerksam wurde ich auf die Neigung zu Verwachsungen zuerst an einfach gebauten Ceramiaceen, die ich (pag. 557) in Kultur unter ungünstigen auch anderweitig von außergewöhnlichen Wachstumsbedingungen gefolgt (Bedingungen) zu einer Art ‚Berindung‘ schreiten

Ähnlich andern typisch berindeten Formen entsprangen Fäden an den Basalzellen der Seitenäste, legten sich zwar nicht wie im Falle der Berindung zur Verwachsung der Hauptachse an, aber zeigten starke Neigung zu Anheftung an den Seitenästen, Verwachsungen untereinander usw. Die Anheftung kann nicht ausschließlich mit der röhrenförmigen Natur der betreffenden Organe in Zusammenhang gebracht werden, denn ganz ähnliches zeigten gleichzeitig auch die Seitensprosse

untereinander. Ja, an gewissen Formen (wie *Griffithsia*) erwies sich an den jüngeren Astspitzen unter bestimmten Bedingungen die Verwachsung in auffallender Weise häufig.

Da bei den erstgenannten Ceramiaceen alte Exemplare an ihren Basalteilen die gleichen Phänomene öfter erkennen lassen (so auch erwähnt von Nägeli, s. bei mir l. c.), bei den letztgenannten aber das Material verschiedener, offenbar ungünstiger Standorte nach wiederholter Beobachtung gleichfalls mit dem der Kulturen übereinstimmte, so können wir in diesen Fällen (ohne damit viel sagen zu wollen) von einer Erscheinung der Degeneration sprechen.

In weitaus den meisten Fällen erscheint uns aber auch der Vorgang der Verwachsung selbst, insbesondere der Beginn eines Festhaftens zweier Thallusteile aneinander, noch nicht genügend klar. In einigen Fällen kann ich nun die Verwachsung als Fertiges hinreichend analysieren und über das Zustandekommen aus anderen Beobachtungen einigen Aufschluß geben.

Die letzteren Beobachtungen beziehen sich auf die blattartigen Formen wie *Sebdenia*, *Rhodymenia*, *Chylocladia*. Es ist sogar in systematischen Werken hin und wieder der Verwachsungen in den Thallis solcher Formen gedacht worden. (So z. B. für *Chylocladia mediterranea* bei Hauck p. 154.)

Sollte das Zustandekommen der Verwachsungen studiert werden, so lag es nahe zum Vergleich die obengenannte Erscheinung bei *Microdictyon* heranzuziehen. Die genannte Alge besitzt bekanntlich einen netzig durchbrochenen, flachen Thallus aus einzelnen verzweigten Zellfäden. Dies Netzwerk entsteht nun dadurch, daß die Fadenspitzen an andern naheliegenden Thallusteilen festwachsen.

Aus den Bitterschen Untersuchungen sei hier zunächst hervorgehoben (pag. 209), daß an einer festhaftenden Fadenspitze rund um sie herum, seitlich von der Anheftungsstelle auffallende Membranverdickungen vorkommen. (Bitter, Fig. 2, Taf. VII.)

Ferner wird bei Bitter (pag. 211) ausführlich die „Anziehung wachsender Spitzen durch benachbarte Thallusteile“ erörtert. Aus der Richtung der sich festsetzenden Spitzen glaubt Bitter mit Sicherheit ihre Anziehung durch andere benachbarte Thallusteile folgern zu können. Etwas seltener als die Attraktion der Spitze nennt der Autor das Entgegenwachsen des anziehenden Teiles durch Ausstülpung. Dieses Phänomen, das er ursächlich scharf von den an älteren Zweigen nahe den Querwänden stattfindenden Ausstülpungen trennt, führt er für beide Teile auf ein chemisches Agens als Reizursache der Attraktion zurück, ohne indes diesen Gedanken über den Grad der Vermutung erheben

können. Mit Recht weist Bitter an dieser Stelle (pag. 217) auf die Anastomosen (Brefeld u. a.) bei Pilzen hin, wo namentlich viel häufiger der gegenseitige Reiz zwischen der sich nähernden Hyphen-  
spitze und dem Faden, an dem sie sich fortsetzt, sich in Entgegen-  
richtung anzeigt.

Hieran reihen sich nun äußerst leicht die Fälle an, wo bei Cera-  
ceen, deren Thallus ein einfacher Gliederfaden mit Verzweigung war,  
einzelne Astspitzen Verwachsung mit andern Thallusteilen eingingen.  
Ich habe auf einige dieser Objekte schon früher kurz hingewiesen  
(Fig. 562). Bei *Pleonosporium Borreri* z. B. ließen normale Seitensprosse,  
die sich infolge der starken Hyponastie der Mutterachse zuneigten, Ver-  
wachsung erkennen, indem sie mit plattenförmig verbreiteter Spitze



Fig. 1. *Pleonosporium*  
*Borreri*. 200 mal vergr.  
Verwachsung mit platten-  
förmiger Verbreiterung.



Fig. 2. *Pleonosporium*  
*Borreri*. 200 mal vergr.  
Verwachsung mit Ring-  
wulstverdickung.



Fig. 3. *Pleonosporium*  
*Borreri*. 200 mal vergr.  
Verwachsung und An-  
heftungszelle.

oder den Seitensprossen der Nachbarachsen ansaßen (vgl. Fig. 1).  
Sowohl in diesen Fällen als auch in anderen, wo es offenbar nicht die Spitze selbst, sondern eine  
von ihr unmittelbar seitlich angelegte Hervorstülpung, die die Ver-  
wachsung herstellte. Hart an der Anheftungsstelle erschien nicht selten  
eine Gallerthülle des angehefteten Gliederfadens ringwulstartig verdickt  
(vgl. Fig. 2). Endlich aber kam es wiederholt zur Beobachtung, daß  
eine flach dem getroffenen Thallusteile aufsitzende Verbreiterung als  
eine kleine abgegliedert war (vgl. Fig. 3). Da in solchen Fällen die ver-  
dickte Stelle der Gallerthülle fehlte, so war es nicht leicht zu sagen,  
ob die kleine Zelle der getroffenen Achse oder dem sich anheftenden  
Spross angehörte. Ihre Vorwölbung von der Achse aus spräche in der  
Regel eher für das erstere.

Bei der morphologisch von *Pleonosporium* in den vegetativen  
Zuständen wenig verschiedenen *Bornetia* läßt sich nun ähnliches wie dort  
leicht beobachten. Auch hier gibt es Fälle einfachen Anhaftens, auch  
aber solches mit verbreiteter Basis von seiten des sich ansetzenden  
Thallusteiles, endlich ebenso wie oben auch Abgliederung einer kleinen  
Anheftungszelle. Eine Verdickung der Gallerthülle an der Stelle des  
Anhaftens erschien mir hier seltener. Dagegen war in manchen andern

Fällen sowohl von seiten des sich ansetzenden Gliederfadens als auch der oben so genannten Anheftungszelle eine Abrundung gegeneinander deutlich. Diese verlieh der letztgenannten Zelle deutlich den Charakter einer Protuberanz von seiten der Thalluspartie her, an der die Anheftung erfolgen sollte. Eine Verwechslung mit etwa gerade gegenüberstehenden Ästchen der betreffenden Achse war schon durch die Stellung häufig genug ausgeschlossen, da sich solche Verwachsungsstellen und Protuberanzen an oberen wie unteren Zellenden in der Ebene der normalen Verzweigung und aus ihr unter beliebigen Winkeln

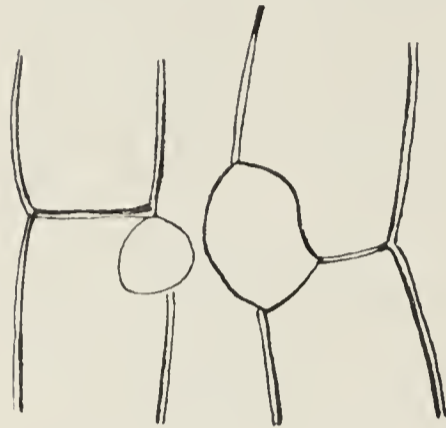


Fig. 4. *Bornetia secundiflora*. 150 mal vergr. Protuberanzen (die beiden Fäden sind durch ihren gemeinsamen Ursprung in dieser Lage fixiert.)

herausfallend beobachten ließen. Außerdem aber fand ich an anderweitig in ihrer Lage zueinander (sei es durch gemeinsamen Ursprung, sei es bereits durch Verwachsung) fixierten Ästen einander stark genähert Ästchen und Protuberanz, oder auch zwei (ungleich große) Protuberanzen (vgl. Fig. 4). Es kann demnach kein Zweifel sein, daß auch hier Beeinflussung des zur Anheftung ausersehenen Thallusteiles durch den angreifenden erfolgt ist.

Erwähnt sei, daß bei *Bornetia* solche Anheftung eines Ästchens an der über oder unter seiner Ursprungszelle liegenden Zelle der Hauptachse (d. h. also völlig der Schnallenbildung bei Pilzen Analoges) vorkommt.

Bei den bisher betrachteten Objekten, denen ich noch durch einzelne Beispiele entsprechenden Verhaltens belegte andere Ceramiaceen anreihen könnte, blieb der Reiz, der das Wachstum des angegriffenen Thallusstückes beeinflusste, völlig im Dunkeln, höchstens lag es nahe, an die Vermutung Bitters für *Microdictyon* zu denken.

An dem Material der komplizierter gebauten Formen, die deutlich differente Gewebe zeigen, glaube ich nun dieser Frage wenigstens für eine beschränkte Zahl von Fällen näher treten zu können.

Die Thalli von *Chylocladia mediterranea* wurden zuerst untersucht, und an den in verschiedenen Richtungen geschnittenen festen Verwachsungsstellen der kräftigeren (älteren) Thalluspartien schien die Frage zunächst relativ einfach sich zu lösen. An den fast kleinen Stielchen vergleichbaren „Brücken“ zwischen zwei Lappen war keinerlei Gewebedifferenz zu erkennen. Sie erwiesen sich als bestehend aus im Querschnitt des Stielchens annähernd kreisrunden, in der Richtung senkrecht dazu aber längsgestreckten Zellen, d. h. etwa von der Form der Rindenzellen der Thalli, nur noch mehr senkrecht zur Oberfläche der Thallus-

uppen gestreckt. Und in der Tat zeigte die weitere Untersuchung, daß sie diesen durchaus gleichartige Elemente sind, mit andern Worten, daß die beiderseitigen Rindengewebe unter einer senkrecht zur Thallusoberfläche erfolgenden Streckung miteinander verwachsen, sich zuweilen förmlich ineinander zu verschränken scheinen (vgl. Fig. 5). Einzelne Fälle fand ich übrigens, bei denen an sehr starken derartigen „Brücken“, wohl auch an den Randpartien aufs neue eine Art Rindenschicht (Zellen

mit Längsachse senkrecht zur Oberfläche der Brücke) gebildet worden zu sein schien (vgl. Fig. 5 rechts). Auch dann aber blieben die inneren (zahlreichsten) Zellen der Verbindung in ihrem geringeren Querschnittsumfang (verglichen mit den Mittelzellen des normalen Thallusquer-

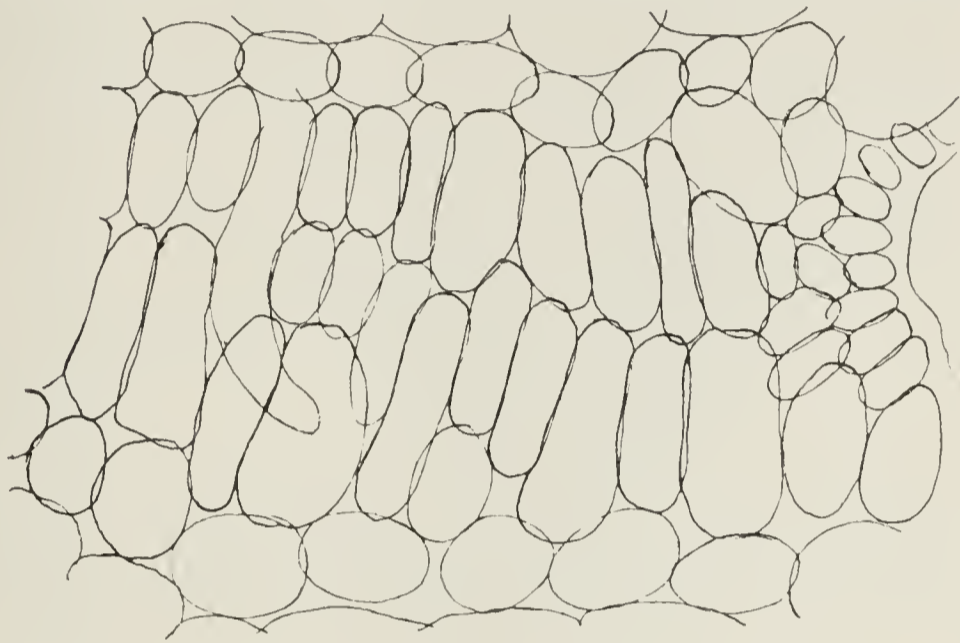


Fig. 5. *Chylocladia mediterranea*. 250 mal vergr.  
Verwachsungsstelle, Hälfte eines Schnittes, senkrecht zur Ebene der beiden Thalli.

schnittes) als ausgewachsene Epidermiszellen kenntlich, daher ist die ganze zwischen die beiden Lappen eingeschobene Brücke nur eine Masse von gestreckten oder ausgewachsenen Epidermiszellen anzusehen.

Es bestand nun natürlich die Aufgabe, festzustellen, wie solche Verwachsung zustande kommt. Darauf hindeuten konnten Experimente an den jüngsten Stadien, die sich am frischen Material fanden.

Versuche, Thalluslappen zusammen zu binden, die ich an der äußerst stark klebrigen *Chylocladia mediterranea* seinerzeit in Neapel anstellte, sind trotz aller Vorsicht nie geglückt. Es ist begreiflicherweise schwierig die gallertigen Teile ohne sie zu verletzen und für ein wenig bewegtes Wasser (mit Zirkulation etc.) fest genug aneinander zu heften.

Dagegen fand ich an *Rhodymenia ligulata* deren Thalli sich (vielleicht der Tiefe ihres Vorkommens wegen) durch häufig starke Beklebung mit Detritusarten auszeichnen, bisweilen geringfügiges Anhaften von Blättern aneinander, die sich bei Präparation der Stelle aber ordentlich leicht von einander lösten. Die meisten dieser Punkte weisen dann bei näherer Betrachtung gar keine Verwachsung auf, eine unentdeckte Verletzung, ein Zerreißen einer Verbindung war in vielen

Fällen gar nicht zu konstatieren, nur in einzelnen blieben in der Gallert wohl Merkmale der Zerreiung sichtbar, die Zellen waren vllig intak (vergl. Fig. 6). Immer aber stellte sich heraus, da nur starke Anhufung von organischen Substanzen (z. T. Kotmassen z. T. ganz kleine Algenreste) zusammengehalten an der gallertigen Oberflche des Thallus die Verkittung bewerkstelligten. Es lag also der Gedanke nahe, da hier derartige Verschmutzung das Zusammenhaften von aufeinander

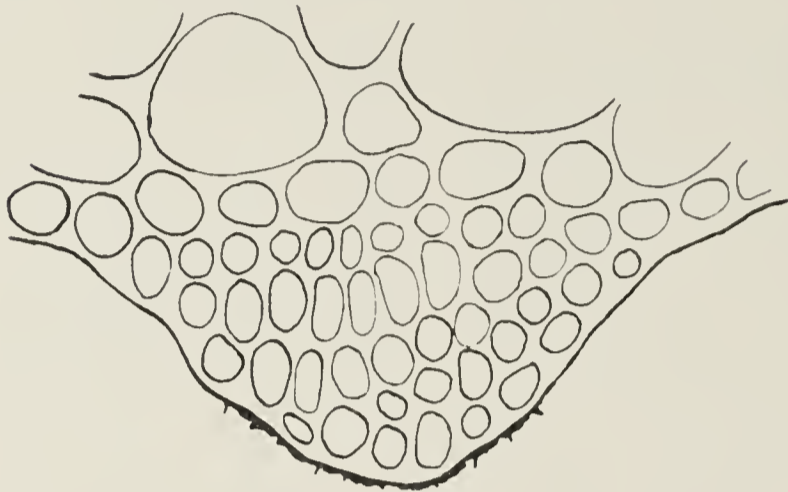


Fig. 6. *Rhodymenia ligulata*. 190 mal vergr. Beginn einer Verwachsung. Leicht trennbar, stark verschmutzt, ohne Zellverletzung.

gelegenen Thallusteilen begünstigte oder sogar bewerkstelligte. Und in anderen Fällen war nun an den beschriebenen Stellen deutlich eine beginnende Wucherung von Epidermiszellen zu beobachten (vergl. Fig. 6). Soweit aber, folgern wir weiter, dieser Vorgang einmal begonnen hat ist die Anammlungsmöglichkeit für die Massen der bezeichneten Materie vergrößert und die Befestigung eine engere. Erst später kommt es dann zur Verwachsung und unter Umständen wohl auch zu gelegentlichen Entfernung der in dem Raum zwischen den beiden Thalluslappen angesammelten Substanzen (Eintritt von stärkerer Wasserbewegung u. a.) Der Reiz zum Wachstum und zur Verwachsung würde hiernach also (und man wird zugeben, daß die Verkettung der Befestigung wie angegeben viel für sich hat) nicht oder wenigstens nicht ursprünglich ausgehen von einem Thallusteil auf den andern (was immer schwer vorstellbar und auf eine gewisse Entfernung gar undenkbar ist), sondern zur Grundlage mechanische Faktoren hat, die in dem Übereinanderliegen und der Bedeckung durch die Fremdkörper enthalten sind und vielleicht ähnlich wie Verletzung wirken, jedenfalls ja eine Schädigung der betreffenden Partie der Thallusoberfläche bedeuten.

Was an denselben Objekten dann die älteren Zustände betrifft, so bieten diese, verglichen mit *Chylocladia*, nichts prinzipiell neues. Man muß blo bedenken, da die Verwachsungen von Thalluslappen bei der dünneren, flexiblen Gestalt derselben in allen Richtungen einander erfolgen und da deshalb selten so klare Bilder auf Schnitten zu finden sind. Wohl ist dies aber der Fall, wo wie in Fig. 7 die Thalluslappen parallel liegen und der eine mit seiner Spitze umbiegender Fläche des andern ansitzt. In diesem Bilde sind besonders die

ich die gestreckten Epidermiszellen zu erkennen, die sich sogar von ihren unveränderten Nachbarn scharf abheben, da diese außerhalb des Bereiches der Verwachsung liegen. Treffen dagegen die Thalluslappen schräg aufeinander, da kann man nur auf bestimmten Zonen das gleiche Bild der früheren Epidermiszellen erwarten. In Fig. 8 ist dies auf dem mittleren Teil des Schnittes der Fall. Die Ebenen der beiden Thalli stehen hier eben nicht parallel und auch nicht senkrecht zu einander im Raume.

Bei den letztbehandelten Objekten waren es mehr oder weniger flache Gewebskörper, bei denen somit für die Verwachsung größere

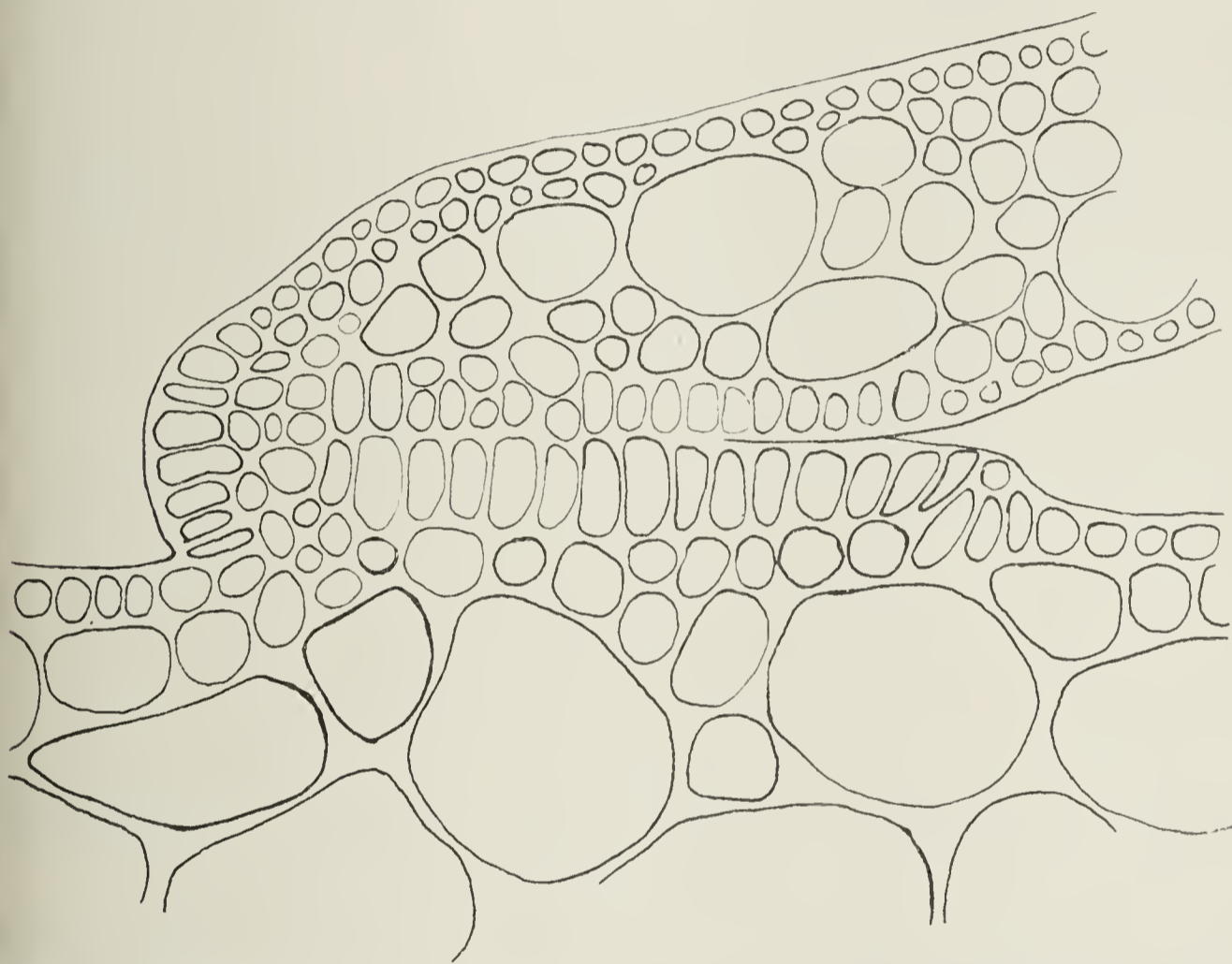


Fig. 7. *Rhodymenia ligulata*. 190 mal vergr. Rand einer Verwachsungsstelle, Schnitt senkrecht zur Ebene der einander parallelen Thalluslappen.

Angriffspunkte in allen Fällen gegeben waren. Anders liegt das bei drehrunden Thallis von im übrigen gleichem anatomischen Aufbau, so *Chondria* (*Chondriopsis*) *ternuissima*. Bei dieser fand ich Verwachsungen der stark gebogenen, und fast verknauten Äste so häufig, daß in unmittelbarer Nachbarschaft bisweilen drei oder vier Verwachsungsstellen zusammen sich vorfanden. Übrigens führt von dieser Art Hauck (p. 212) eine forma *divergens* auf, für die er geradezu angibt: „Thallus fassig, verworren. Zweige stellenweise aneinander gewachsen. Äste und Ästchen meist gespreizt“. An den Verwachsungsstellen von *Chondria* ist nun der Kontakt ziemlich lose, auf Querschnitten zeigt sich, daß

auch hier (und zwar gleichfalls öfters unter starker Verschmutzung) die Epidermiszellen stark ausgesproßt sind. Sie allein bilden die Verbindung und ihre Streckung, zugleich aber auch die Lockerung des Zusammenhangs der Nachbarzellen ist so ausgesprochen, daß man die Wachstumserscheinung als eine bündelartige Rhizoidenbildung bezeichnen muß. Die Komponenten des Verbindungsstücks sind zu gleichen Teilen von beiden Ästen, die zusammenliegen, geliefert, ineinander verflochten und verbogen. Die dem Rand der Verwachsungsfläche genäherten sind besonders locker, ob sie beträchtlich länger sind. Anderen

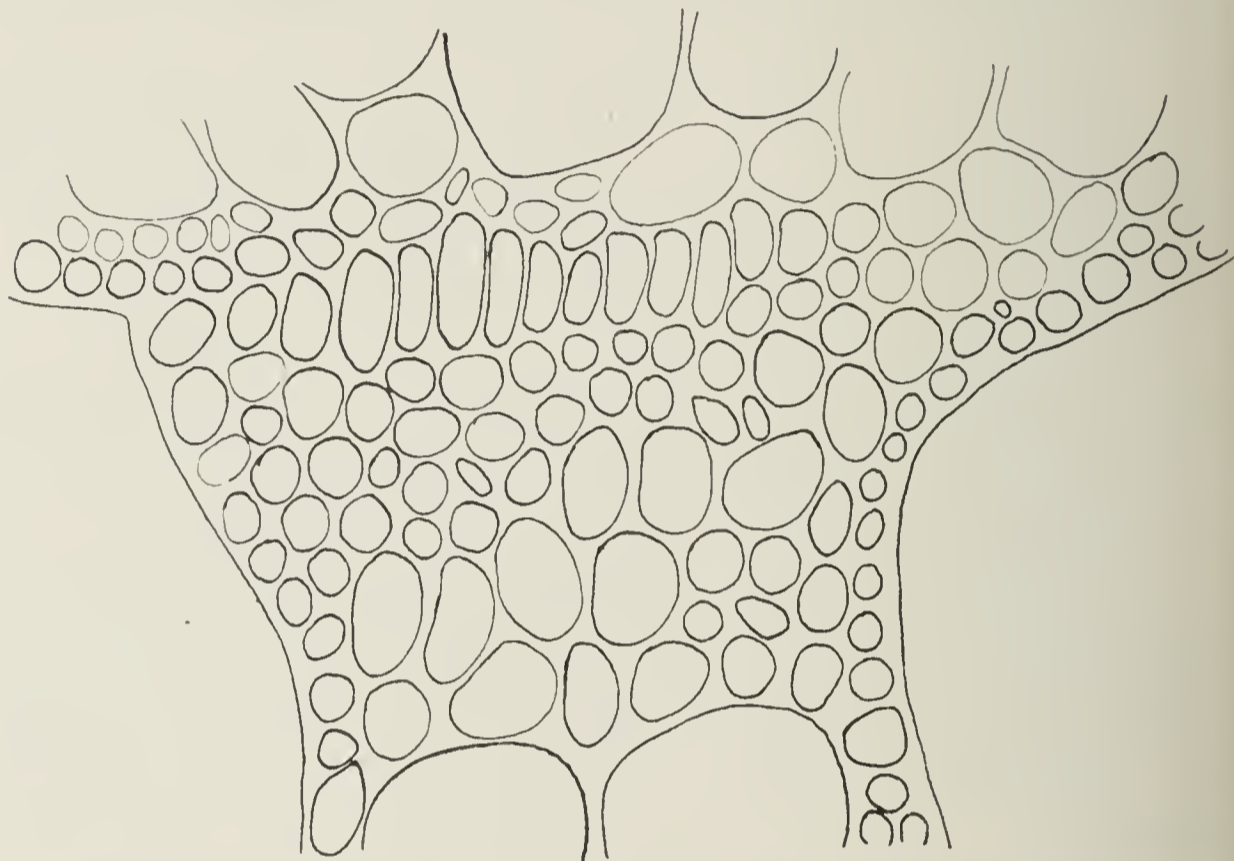


Fig. 8. *Rhodymenia ligulata*. 190 mal vergr. Mitte einer Verwachsungsstelle. Schnitt in der Längsachse der Brücke zwischen den beiden zu einander schräg gestellten Thalluslappen.

seits entsprechen aber auch hier natürlich die Randstellen zugleich früheren Stadien der Verwachsung.

Erwägt man nun die Möglichkeit des Zustandekommens aller Arten von Verwachsungen, so ist selbstverständlich, daß stärkere Wasserbewegung nur in seltenen Fällen eine Verwachsung zulassen wird. In Übereinstimmung damit steht die von Oltmanns (II, 284) gemachte Annahme, daß die Netzform gewisser Algen wie *Hydrodictyon*, *Microdictyon*, *Halodictyon* im wesentlichen auf allseitige Umspülung durch das Medium bei ruhigem Wasser berechnet zu sein scheint. Der genannte Autor weist auch darauf hin, daß diese Formen aus relativ großer Tiefe stammen, also geringer Wasserbewegung ausgesetzt zu sein pflegen. Indem er freilich an anderer Stelle (l. c. 301) auf die Labilität dieses Netztypus hinweist, der unter Umständen (bei Einwirkung von



Licht und Wellen) polsterartig-netzig werden zu können scheint, entzieht er der obigen Annahme selbst wieder eine Stütze.

Andererseits aber ist für die ersten Zustände der Verwachsungen von *Rhodymenia ligulata* z. B. notwendig, daß das Wasser wenig bewegt ist, sonst müßte sicher Zerreißung stattfinden, da sie sich beim Anfassen so leicht einstellt (s. o. pag. 304). Und in der Tat gibt Berthold (pag. 527) diese Alge als in „mittleren und großen Tiefen verbreitet“ an. Für *Chondria tennissima* lautet (pag. 522) die Standortsangabe ebenfalls „in größeren Tiefen“, und für die erwähnte ‚forma divergens‘ berichtet Hauck an der oben zitierten Stelle „im Adriatischen Meere, in Salinengräben frei schwimmend“. Hier handelt es sich offenbar um einen ungewöhnlichen Standort, wo die Pflanze sich in abnormen Bedingungen befand, zu denen vielleicht die wahrscheinlich ganz fehlende Wasserbewegung mitgehörte. Unter solchen Umständen entstand die stark verwachsene Form. Weit sicherer gehen wir in dieser Annahme aber bei *Pleonosporium* und *Bornetia*, deren gewöhnlicher Standort keinen derartigen Charakter trägt. Am frischen Material der üblichen Standorte im Neapler Golf ist auch in der Tat dergleichen, wie hier beschrieben, wohl nicht zu beobachten, die gefundenen Verwachsungen datieren aber entweder von den langdauernden Kulturen im Aquarium, bei denen nach öfter von mir ausgesprochener (so pag. 534) Ansicht Mangel der Wasserbewegung die Degenerationserscheinungen mit herbeiführt, oder aus der in ähnlichem Zusammenhang auch wiederholt genannten (ruhigen) Detrituszone des Ufers (pag. 532). Geringe Wasserbewegung führt also in vielen Fällen zu den beschriebenen Verwachsungen.

Das Material der vorliegenden Beobachtungen wurde gesammelt in den Jahren 1902 und 1903 an der Neapler Zoologischen Station, zum größten Teil aber erst in konserviertem Zustande später verarbeitet.

Münster (Westf.), 4. Dezember 1906.

### Zitierte Literatur.

- Berthold, Verteilung der Algen im Golf von Neapel. *Mitteil. d. zool. Station*, III, 1882.
- Bitter, Zur Morphologie und Physiologie von *Microdictyon umbilicatum*. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, XXXIV, 1899/1900.
- Hauck, *Meeresalgen*. 2. Aufl., 1885.
- Oltmanns, *Morphologie und Biologie der Algen*. Jena 1904/5. 2 Bde.
- Tobler, *Eigenwachstum der Zelle und Pflanzenform*. *Jahrb. f. wiss. Botanik*, XXXIX, 1903.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1907

Band/Volume: [97](#)

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

Artikel/Article: [Zur Morphologie und Entwicklung von Verwachsungen im Algenhallus 299-307](#)