r Morphologie und Entwicklung von Verwachsungen im Algenthallus.

Von **F. Tobler.**

(Mit 8 Figuren im Texte.)

Wiederholt ist es von Beobachtern notiert worden, daß bei manchen gen die Verwachsungen im Thallus eine große Häufigkeit haben nen. Ich verstehe unter solchen Verwachsungen den Fall, daß ent- ler Thallusteile ein und desselben Exemplares oder aber auch (sel- er) Thallusstücke verschiedener Exemplare an einander anliegend e Verwachsung zeigen. Daß es sich bei dieser engen Beziehung, sie demnach sekundär zwischen Zellen, die entwicklungsgeschichtlich ferner oder gar keiner Verwandtschaft stehen, hergestellt werden n, nicht um etwas ernährungsphysiologisch Bedeutsames handelt, ellt für die Meeresalgen ohne weiteres, wird auch bei ihrer großen ens- und Regenerationsfähigkeit nicht etwa dadurch widerlegt, daß weilen wohl ein an einem andern angewachsener Thallusteil, an seiner enen Basis vom Substrat losgerissen, nur von dem mit ihm ver- hsenen andern getragen erscheint.

Daß solche Verwachsungen typisch für den morphologischen Cha- ter von Formen sein können, das zeigen die Thalli von Microdictyon, uvea, Halodictyon, Streblonemopsis u. a., von den vor allem die e durch Bitter entwicklungsgeschichtlich genauer bekannt wurde. übrigen aber tritt die Erscheinung, und zwar sowohl bei fädigen men (wie den genannten) als auch bei solchen mit ausgeprägt mehr- igem Achsenquerschnitt und Gewebedifferenzen, doch allgemein nur und da auf. Daß viele Exemplare, daß das Material vieler Stand- und mancher Zeiten frei davon erscheint, deutet sicher auf eine ängigkeit von äußeren Faktoren.

Aufmerksam wurde ich auf die Neigung zu Verwachsungen zu- an einfach gebauten Ceramiaceen, die ich (pag. 557) in Kultur ter ungünstigen auch anderweitig von außergewöhnlichen Wachstums- gängen gefolgten Bedingungen) zu einer Art ‚Berindung' schreiten Ähnlich andern typisch berindeten Formen entsprangen Fäden den Basalzellen der Seitenäste, legten sich zwar nicht wie im Falle lrechter Berindung zur Verwachsung der Hauptachse an, aber ten starke Neigung zu Anheftung an den Seitenästen, Verwachsung ereinander usw. Die Anheftung kann nicht ausschließlich mit der oiden Natur der betreffenden Organe in Zusammenhang gebracht den, 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 e Anastomosen (Brefeld u. a.) bei Pilzen hin, wo namentlich viel ufiger der gegenseitige Reiz zwischen der sich nähernden Hyphen-itze und dem Faden, an dem sie sich fortsetzt, sich in Entgegen-ilpung anzeigt.

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

g. 1. Pleonosporium orreri. 200 mal vergr. erwachsung mit platten-rmiger 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). weilen war es auch offenbar nicht die Spitze selbst, sondern eine er ihr unmittelbar seitlich angelegte Hervorstülpung, die die Ver-dung herstellte. Hart an der Anheftungsstelle erschien nicht selten Gallerthülle des angehefteten Gliederfadens ringwulstartig verdickt l. Fig. 2). Endlich aber kam es wiederholt zur Beobachtung, daß flach dem getroffenen Thallusteile aufsitzende Verbreiterung als le abgegliedert war (vgl. Fig. 3). Da in solchen Fällen die ver-kte Stelle der Gallerthülle fehlte, so war es nicht leicht zu sagen, die kleine Zelle der getroffenen Achse oder dem sich anheftenden e angehörte. Ihre Vorwölbung von der Achse aus spräche in der ur 3 eher für das erstere.

Bei der morphologisch von Pleonosporium in den vegetativen len wenig verschiedenen Bornetia läßt sich nun ähnliches wie dort ht beobachten. Auch hier gibt es Fälle einfachen Anhaftens, auch solches mit verbreiterter Basis von seiten des sich ansetzenden llusteiles, endlich ebenso wie oben auch Abgliederung einer kleinen heftungszelle. Eine Verdickung der Gallerthülle an der Stelle des nexes 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 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.

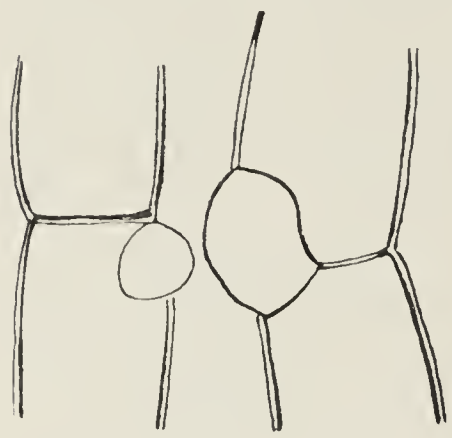

Fig. 4. Bornetia secundiflora. 150 mal vergr. Protuberanzen (die beiden Fäden sind durch ihren gemeinsamen Ursprung in dieser Lage fixiert.)

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-

ppen gestreckt. Und in der Tat zeigte die weitere Untersuchung, aß sie diesen durchaus gleichartige Elemente sind, mit andern Worten, aß die beiderseitigen Rindengewebe unter einer senkrecht zur Thallusberfläche erfolgenden Streckung miteinander verwachsen, sich zuweilen rmlich ineinander zu verschränken scheinen (vgl. Fig. 5). Einzelne älle fand ich übrigens, bei denen an sehr starken derartigen „Brücken", ohl auch an den Randpartien aufs neue eine Art Rindenschicht (Zellen it Längsachse senkecht zur Oberfläche er Brücke) gebildet orden zu sein schien gl. Fig. 5 rechts). uch dann aber blieen die inneren (zahlichsten) Zellen der erbindung in ihrem geringeren Querhnittsumfang (verglichen mit den ittelzellen des noralen Thallusquerhnittes) als ausgewachsene Epidermiszellen kenntlich, daher ist die nze zwischen die beiden Lappen eingeschobene Brücke nur s Masse von gestreckten oder ausgewachsenen Epidermisllen anzusehen.

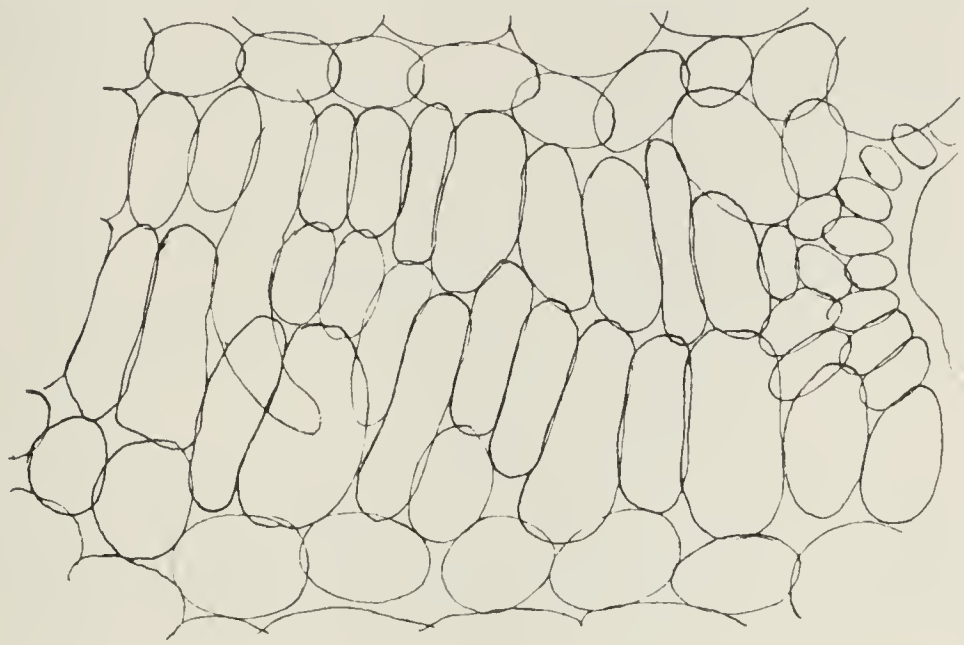

Fig. 5. Chylocladia mediterranea. 250 mal vergr. Verwachsungsstelle, Hälfte eines Schnittes, senkrecht zur Ebene der beiden Thalli.

Es bestand nun natürlich die Aufgabe, festzustellen, wie solche erwachsung zustande kommt. Darauf hindeuten konnten Experimente ler junge Stadien, die sich am frischen Material fanden.

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

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

Fällen gar nicht zu konstatieren, nur in einzelnen blieben in der Gallert wohl Merkmale der Zerreißung sichtbar, die Zellen waren völlig intal (vergl. Fig. 6). Immer aber stellte sich heraus, daß nur starke An häufung von organischen Substanzen (z. T. Kotmassen z. T. ganz klein Algenreste) zusammengehalten an der gallertigen Oberfläche des Thallu die Verkittung bewerkstelligten. Es lag also der Gedanke nahe, da hier derartige Verschmutzung das Zusammenhaften von aufeinande gelegenen Thallusteilen be günstigte oder sogar bewerk stelligte. Und in ander Fällen war nun an den be schriebenen Stellen deutlic eine beginnende Wucherun von Epidermiszellen zu beob achten (vergl. Fig. 6). Sow aber, folgern wir weiter, diese Vorgang einmal begonnen ha ist die Ansammlungsmöglich keit für die Massen der be zeichneten Materie vergrößert und die Befestigung eine engere. Erst spät kommt es dann zur Verwachsung und unter Umständen wohl auch zu gelegentlichen Entfernung der in dem Raum zwischen den beide Thalluslappen angesammelten Substanzen (Eintritt von stärkerer Wasse bewegung u. a.) Der Reiz zum Wachstum und zur Verwachsung würd hiernach also (und man wird zugeben, daß die Verkettung der Befund wie angegeben viel für sich hat) nicht oder wenigstens nicht ursprün lich ausgehen von einem Thallusteil auf den andern (was immer schw vorstellbar und auf eine gewisse Entfernung gar undenkbar ist), sonde zur Grundlage mechanische Faktoren hat, die in dem Übereinande liegen und der Bedeckung durch die Fremdkörper enthalten sind un vielleicht ähnlich wie Verletzung wirken, jedenfalls ja eine Schädigun der betreffenden Partie der Thallusoberfläche bedeuten.

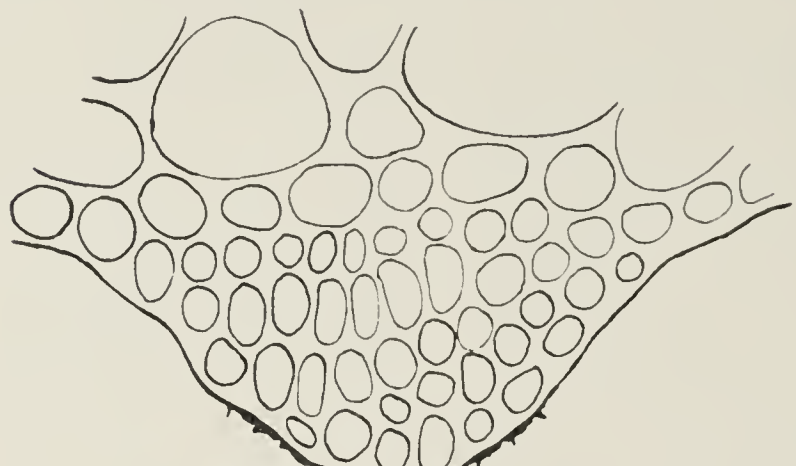

Fig. 6. Rhodymenia ligulata. 190 mal vergr. Beginn einer Verwachsung. Leicht trennbar, stark verschmitzt, ohne Zellverletzung.

Was an denselben Objekten dann die älteren Zustände betrif so bieten diese, verglichen mit Chylocladia, nichts prinzipiell neue Man muß bloß bedenken, daß die Verwachsungen von Thalluslapp bei der dünneren, flexiblen Gestalt derselben in allen Richtungen einander erfolgen und daß deshalb selten so klare Bilder auf Schnitt zu finden sind. Wohl ist dies aber der Fall, wo wie in Fig. 7 d Thalluslappen parallel liegen und der eine mit seiner Spitze umbieger der Fläche des andern ansitzt. In diesem Bilde sind besonders de

ich die gestreckten Epidermiszellen zu erkennen, die sich sogar von hren 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 lem 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

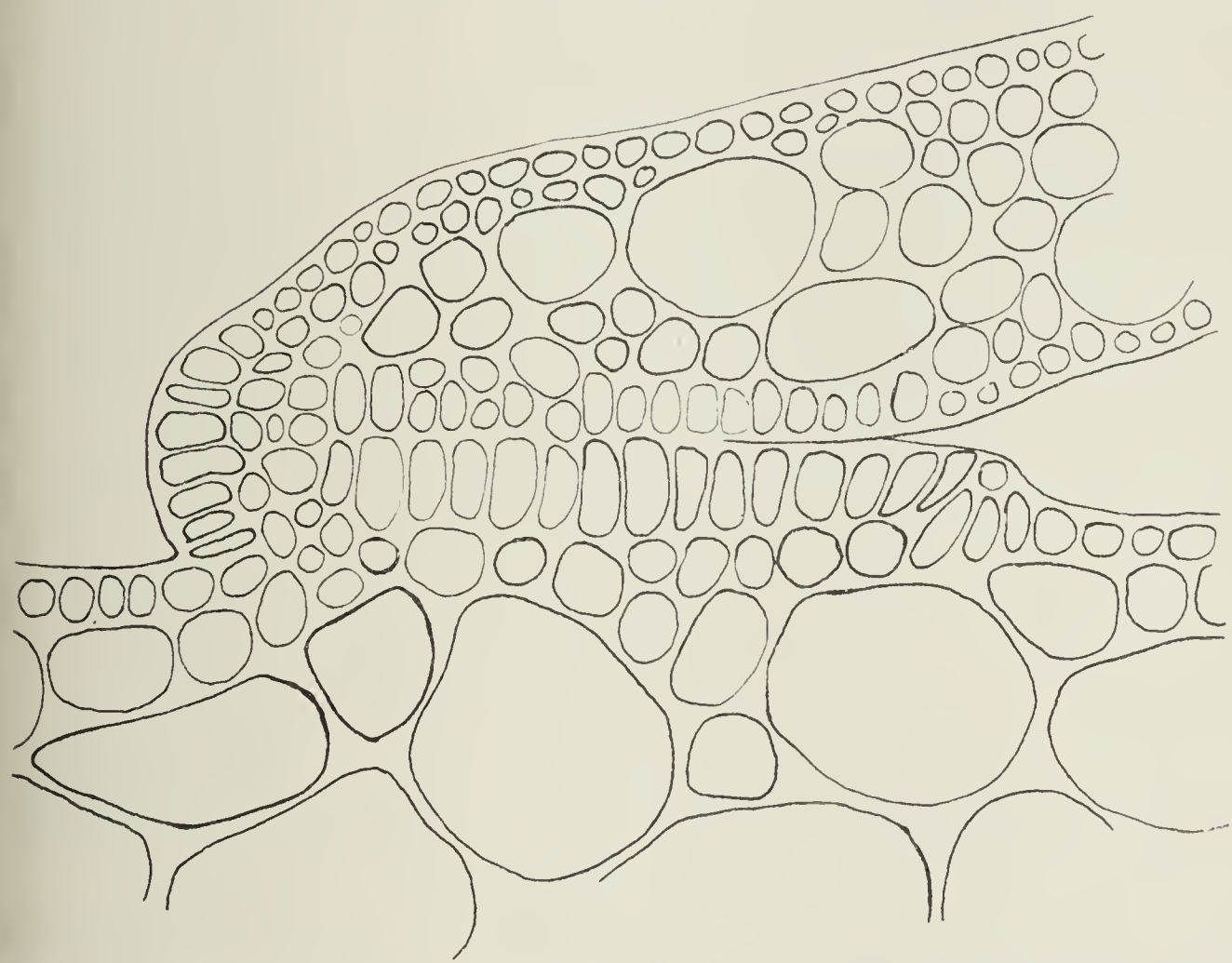

Fig. 7. Rhodymenia ligulata. 190 mal vergr. Rand einer Verwachsungsstelle, Schnitt senkrecht zur Ebene der einander parallelen Thalluslappen.

Angriffspunkte in allen Fällen gegeben waren. Anders liegt das bei drehrunden Thallis von im übrigen gleichem anatomischen Aufbau, so Chondria (Chondriopsis) tenuissima. Bei dieser fand ich Verwachsungen der stark gebogenen, und fast verknaulten 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 rasig, 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) di Epidermiszellen stark ausgesproßt sind. Sie allein bilden die Ver bindung und ihre Streckung, zugleich aber auch die Lockerung de Zusammenhangs der Nachbarzellen ist so ausgesprochen, daß ma die Wachstumserscheinung als eine bündelartige Rhizoidenbildung be zeichnen muß. Die Komponenten des Verbindungsstücks sind zu gleiche Teilen von beiden Ästen, die zusammenliegen, geliefert, ineinander ver flochten und verbogen. Die dem Rand der Verwachsungsfläche ge näherten sind besonders locker, ob sie beträchtlich länger sind. Anderer

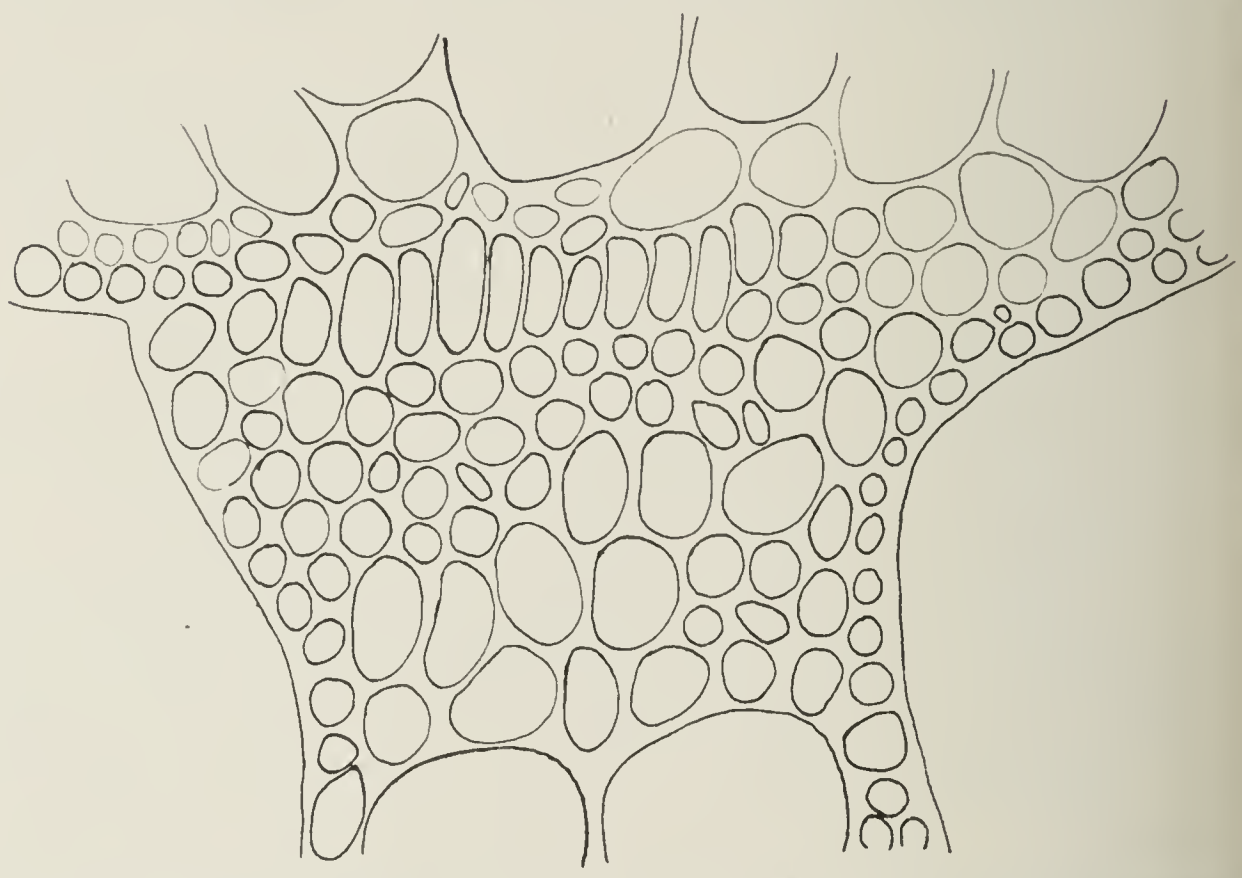

Fig. 8. Rhodymenia ligulata. 190 mal vergr. Mitte einer Verwachsungsstelle. Schnitt in der Längsachse der Brücke zwischen den beiden zu einander schräg gestellten Thalluslappen.

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

Erwägt man nun die Möglichkeit des Zustandekommens alle Arten von Verwachsungen, so ist selbstverständlich, daß stärkere Wasse bewegung nur in seltenen Fällen eine Verwachsung zulassen wird. I Übereinstimmung damit steht die von Oltmanns (II, 284) gemacht Annahme, daß die Netzform gewisser Algen wie Hydrodictyon, Micro dictyon, Halodictyon im wesentlichen auf allseitige Umspülung durc das Medium bei ruhigem Wasser berechnet zu sein scheine. Der ge nannte Autor weist auch darauf hin, daß diese Formen aus relati großer Tiefe stammen, also geringer Wasserbewegung ausgesetzt zu sei pflegen. Indem er freilich an andrer Stelle (l. c. 301) auf die Labilitä dieses Netztypus hinweist, der unter Umständen (bei Einwirkung vo

Licht und Wellen) polsterartig-netzig werden zu können scheint, ententzieht 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 langdauerndenKulturen 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

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 Algenthallus 299-307