Beobachtungen über die Entwicklung des roten Augenfleckes bei *Ulva Lactuca.*

Von **Josef Schiller** (Wien).

(Mit 1 Textabbildung.)

An einer sehr großen Zahl von Chlorophyceen und Phaeophyceen sind eingehende Beobachtungen über die Entstehung der beweglichen Fortpflanzungszellen (Zoosporen, Gameten und Spermatozoiden) angestellt worden. In den Veröffentlichungen darüber werden die Vorgänge und die Veränderungen, die sich an Protoplasma, Chromatophor, Kern und Pyrenoid und bei der Bildung der Cilien abspielen, oft sehr eingehend besprochen. Nur ein Organ, das fast allen beweglichen Fortpflanzungszellen zukommt, das Stigma, wurde bei solchen genetischen Beobachtungen vernachlässigt, und so liegen nur einige wenige auf die Entstehung des roten Augenfleckes bezügliche Angaben vor, die die beiden Fragen: 1. wie entsteht der rote Augenfleck? und 2. was für ein Zellorgan ist der rote Augenfleck? nicht beantworten.

Für die *Fucus*-Spermatozoiden liegt vielleicht eine Antwort auf beide Fragen vor. Denn Guignard[1]) gibt für diese an, nachdem schon vorher Schmitz[2]), Behrens[3]) und Strasburger[4]) teilweise dieselben Beobachtungen gemacht hatten, daß das Stigma aus einem zunächst farblosen, später gelb werdenden Chromatophor hervorgehe. Damit wäre der Augenfleck nichts anderes als ein umgewandelter Chloroplast, d. h. ein Chromoplast. Diese Angaben Guignards bilden die Grundlage für die später von Rothert[5]) geäußerte Meinung, daß der Augenfleck der Algen ein Chromoplast sei. Die Beobachtungen bei *Ulva* führen zu einem anderen Ergebnis.

Damit sind die in der Literatur vorhandenen, bzw. mir zugänglichen Angaben über die Entstehung des Stigmas erschöpft, wenigstens soweit sie von Bedeutung erscheinen für die obigen Fragen. Beifügen möchte ich nur noch die Angaben von Overton[6]), der betreffs der

---

[1]) Guignard L., Developpement et constitution des antherozoides. Algues (Revue gen. de bot. 1889, c. 1, p. 136.)

[2]) Schmitz F., Chromatophoren der Algen. Bonn, 1882.

[3]) Behrens J., Beitr. z. Kenntn. d. Befruchtungsvorgänge bei *Fucus vesiculosus*. (Ber. d. Deutschen Bot. Ges, 4., 1886, S. 12.)

[4]) Strasburger E., Histologische Beiträge, 6. Centrosomen und Ciliebildner. Jena, 1900.

[5]) Rothert J., Der „Augenfleck" der Algen und Flagellaten ein Chromoplast (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., XXXII. Bd, 1914, S. 91.)

[6]) Overton E., Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Volvox*. (Bot. Zentralbl., 39., 1889, S. 181.)

Entstehung des roten Farbstoffes der Stigmen sagt, daß diese zunächst farblos seien und dann langsam die Rotfärbung annähmen. Im gleichen Sinne äußert sich Guignard in seiner oberwähnten Arbeit über die Spermatozoiden-Entwicklung bei *Fucus*.

Wir kennen viele Fälle, besonders bei Volvocaceen, die dartun, daß die Stigmata der Mutterzellen bei der vegetativen Vermehrung verschwinden (siehe die Angaben bei Oltmanns für *Eudorina elegans* [Oltmanns, Morphol. u. Biolog. d. Alg., I., S. 155, Fig. 99, 1]) und Conrad[1]) gibt für dieselbe Alge ausdrücklich an (a. a. O., S. 329), daß die Stigmata oft völlig verschwinden und demnach in den jungen vegetativen Zellen neu entstehen. Diese Neubildung ist nun allerdings noch nicht beobachtet worden, worauf auch Rothert (a. a. O., S. 95) besonders hinweist.

In den Jahren 1908—1910 beschäftigte ich mich in Triest mit den Einzelheiten der Fortpflanzungserscheinungen von *Ulva Lactuca* und in einer ersten Arbeit[2]) legte ich einen Teil der Ergebnisse dieser Studien nieder. Dabei lenkte ich meine Aufmerksamkeit auch auf die Bildung des Stigmas bei der Entstehung der beweglichen Fortpflanzungszellen. Es gelang mir, die Entstehung desselben teilweise festzustellen. Mit den diesbezüglichen Mitteilungen hielt ich bisher zurück, weil die am lebenden, bzw. konservierten Material gemachten Beobachtungen keinen Aufschluß gaben über den Ursprung und die Art des Bildungsganges des ungefärbten Teiles des Stigmas, nämlich des von Strasburger[3]) zuerst genauer beschriebenen, linsenförmigen, homogenen Körpers, der unter der Pigmentschicht liegt und bei *Ulva* wie bei *Cladophora* in gleicher Weise ausgebildet ist[3]) (a. a. O., S. 1697, Taf. I, Fig. 1, 2, 4, 5, 7). Diese Fragen hoffte ich bei der cytologischen Untersuchung der Gametenentwicklung zu beantworten. Als ich mitten in diesen Untersuchungen war, begannen die über vier Jahre ausgedehnten Kreuzungen weiland S. M. S. „Najade" in der Adria, bei denen mir die botanischen Arbeiten an Bord oblagen. Die sofort nötige Bearbeitung des Nannoplanktons hinderte mich an der weiteren Fortsetzung der *Ulva*-Untersuchungen. Schließlich kamen Krieg und Krieg-Friede und nicht die Möglichkeit zum Besuche einer marinen biologischen Station. Im Sommer 1922 beobachtete ich die Bildung der Zoosporen bei

---

[1]) Conrad W., Observation sur *Eudorina elegans* Ehrenb. (Recueil de l'institute botan. Léo Errera, Bruxelles, t. IX., 1863, S. 321 ff.)

[2]) Schiller J., Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung der Gattung *Ulva*. (Sitzb. d. kais. Akad. d. Wiss. Wien, mathem.-naturw. Kl., 116., 1907, S. 1691.)

[3]) Strasburger E., Schwärmsporen, Gameten, pfl. Sperm. u. d. Wesen d. Befr. (Histolog. Beitr., 4., 1892.)

Ulothrix und machte einige Untersuchungen über die Entstehung des Stigmas, was mich veranlaßte, meine 1909—1910 angefertigten Notizen und Zeichnungen über die Entstehung der Stigmata bei *Ulva* hervorzuholen, und so entschloß ich mich denn, diese Erfahrungen nicht länger verborgen zu halten.

Gewonnen wurden sie an lebendem Material, sowie an solchem mit Sublimat-Alkohol (absol.), Sublimat-Alkohol (abs.)-Eisessig und Formol-Alkohol-Eisessig fixiertem Material, das in Gametenbildung begriffen war. Diese spielt sich in der nördlichen Adria vom Hochsommer, d. i. Juli, bis Ende Oktober in großem Maßstabe ab. Sie setzt bekanntlich an den großen Ulventhallomen an den Spitzenpartien ein und schreitet schichtenweise gegen die Basis langsam, aber ohne Unterbrechung weiter. Eine charakteristische gelbgrüne Verfärbung der sonst schön grünen Blattthallome zeigt dem Kundigen Grad und Ausmaß der Gametenbildung an.

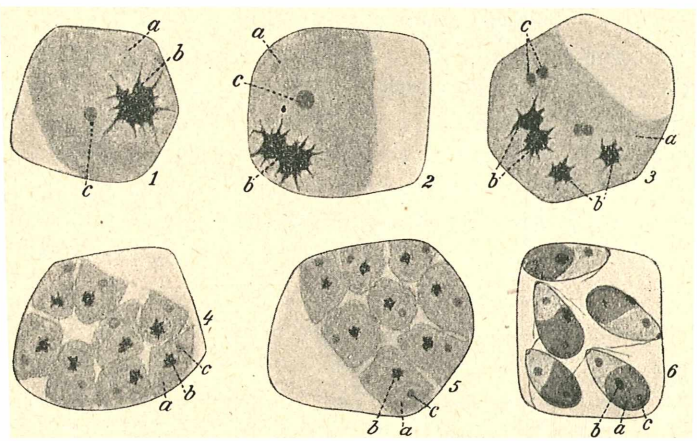
Die Bemühungen zur Gewinnung eines Einblickes in den Vorgang der Augenfleckbildung am lebenden Material durch tagsüber angestellte Beobachtungen blieben fast ergebnislos. Erst als ich während der Nacht daran ging, alle zwei Stunden Ulvenstücke für die Paraffineinbettung zu fixieren, zu welchem Zwecke ich die ans den Kulturgefäßen genommenen Stücke vorher unter dem Mikroskope durchmusterte, um alle Stadien der Gametenbildung zu gewinnen, gelang es, Einblick in die fraglichen Vorgänge zu erlangen.

Man kann an günstigem Material unter dem Mikroskope in den Nachmittagsstunden, etwa gegen 17 Uhr, sehr zarte grünrötliche, dann blaßrötliche, fein verlaufende Punkte oder Linien, dann auch einen blaßrötlichen Fleck auf dem gelblichgrünen Chromatophor beobachten. Nach 20 Uhr sah ich in solchen Zellen blaßrötliche Körper in Einzahl von fast einheitlicher Größe mit kürzeren und längeren Fortsätzen, die teils auf, teils in der Chromatophorenplatte verliefen und auch ins Plasma der Zelle eindrangen. Von solchen blaßrötlichen Körpern zu schön rot gefärbten fanden sich alle Übergänge; in ihrem morphologischen Verhalten traten keine Verschiedenheiten auf (Fig. 1). Zwecks Bildung eines solchen Körpers scheint sich zunächst die plasmatische Grundlage auf dem Chromatophor in innigstem Kontakte mit demselben zu bilden — dieser Prozeß tritt am lebenden, bzw. konservierten Material wenig in Erscheinung —, die dann erst langsam den roten Farbstoff in fürs Auge leicht feststellbarer Weise aus dem Chromatophor aufnimmt. Welche Zeitspanne dafür erforderlich ist, habe ich nicht feststellen können, da der Körper erst mit beginnender Rotfärbung kenntlich wird. Die Entwicklung der Gameten geht bei *Ulva* (wie ja auch sonst bei vielen Algen) sehr rasch vor sich, sobald sie einmal eingeleitet ist. Dementsprechend schnell ist auch das Tempo der an diesen besprochenen

Körpern ablaufenden Vorgänge, die etwa folgenderweise im Laufe einer Nacht sich abspielen.

Sobald der Strahlkörper deutliche Rotfärbung angenommen hat, schnürt er sich in seiner Mitte immer mehr ein (Fig. 2); dann erfolgt hier Trennung und ein rasches Auseinanderweichen der Tochterkörper, die indessen ihre Fortsätze verkürzt und aus der Chromatophorenplatte herausgezogen haben. Doch dringen die Fortsätze noch ins Plasma hinein. Beim Auseinanderweichen der Tochterkörper habe ich eine Mitwirkung der Fortsätze an der Bewegung nicht festgestellt.

Zellen mit vier roten Strahlkörpern ließen sich aus Bildern wie Fig. 3 leicht als durch weitere Teilung[1]) auseinander hervorgegangen erkennen. Die Pyrenoide sind nicht gut sichtbar; doch gab ich mir alle Mühe, sie jeweils zu entdecken, weil ich wissen wollte, ob sie an der



Entwicklung der Gameten und ihrer Augenflecke bei *Ulva Lactuca*. Sechs aufeinanderfolgende Stadien gametenbildender Zellen. — *a* Chromatophor (die mannigfachen Details wurden weggelassen); *c* Pyrenoide (in Fig. 3 geteilt); *b* roter Körper, bzw. Augenfleck, u. zw.: in Fig. 1 schwach karminrot gefärbter Körper mit Fortsätzen; in Fig. 2 in Teilung begriffen, bzw. in zwei Körper zerfließend, die Fortsätze kürzer als in Fig. 1; in Fig. 3 vier rote Körper; in Fig. 4 acht rote Körper, je einer in jedem der acht Teilstücke des Chromatophors; in Fig. 5 die Augenflecke fast ausgebildet; in Fig. 6 je ein vollständig ausgebildeter Augenfleck in jedem Gameten.

Bildung des Augenfleckes beteiligt sind. Das glaube ich, soweit grobmorphologische Beobachtungen hiefür verwertet werden können, verneinen zu können. Nach meinen Befunden kommt es am Beginn der Gametenbildung zu einer bedeutenden Veränderung in der Struktur der Pyrenoide;

[1]) Da der rote Körper eine anscheinend ziemlich flüssige Konsistenz hat, ist der Ausdruck Teilung mehr im Sinne eines Auseinanderfließens zu verstehen.

sie büßen an Substanz ein, scheinen in einen mehr oder weniger flüssigen Zustand zu kommen und ihr Auffinden wird schwer und sehr oft unmöglich, selbst bei Anwendung sehr starker Objektive und starker künstlicher Beleuchtung. Allein ein völliges Schwinden tritt bei *Ulva* doch nicht ein, wie dies für andere Algen von Klebs, Strasburger und anderen Autoren angegeben wurde. Das diesbezüglich bei der Gametenbildung von *Ulva* Gesehene glaube ich dahin deuten zu müssen, daß es zu einer fast mit der Bildung der roten Körperchen parallel gehenden Vermehrung der Pyrenoide kommt. Die hier in den Textfiguren gegebene Darstellung der Pyrenoidentwicklung ist aus mehreren Bildern komponiert, im Gegensatz zur Darstellung der Bildung der roten Körper.

Durch weitere Teilung kommt es zur Bildung von 8 oder 16 sehr kleinen roten Körperchen, die nur noch sehr kurze Fortsätze aufweisen und zugleich tritt Zerspaltung des Chromatophors ein, wobei jedes Spaltstück einen roten Körper und ein Pyrenoid erwirbt. Indessen rücken auch die Kerne aus dem Plasma der Zelle gegen die Chloroplastenspaltstücke, bzw. umgekehrt diese an jene heran, und man bemerkt schließlich unweit jedes Chromatophors einen Kern. Damit kommt es zu einer sehr gleichmäßigen Verteilung und Ausnützung des Zellraumes. Dabei verlieren die roten Flecke ihre Fortsätze völlig, sie werden oval, während die Chromatophoren sich becherförmig einrollen und Plasma samt Kern sich über und in dem Hohlraum sammeln und ballen.

Diese Wahrnehmungen lassen das Entstehen des roten Augenfleckes, oder streng genommen der Pigmentosa, durch sukzedane Teilung aus einem sich allmählich rotfärbenden Körper mit langen Fortsätzen erkennen. Dagegen ließ sich über die Entstehung des zweiten Bestandteiles der Stigmata, des linsenförmigen Körpers unter der Pigmentosa, mit Rücksicht auf die doch zu grob morphologische Art der Untersuchung gegenüber solchen Strukturfeinheiten nichts erkennen. Aber Rotherts Auffassung der Stigmata als Chromoplasten findet durch die vorgetragenen Befunde bei den Gameten von *Ulva* keine Bestätigung.

Es ist nicht unwichtig, hier darauf zu verweisen, daß die bei *Ulva* nur während der Entwicklung der Pigmentosa auftretenden und schließlich verschwindenden Fortsätze, sowie die nicht scheibenförmige, sondern mehr körperhafte Ausbildung der Pigmentosa bei niederen Flagellaten den normalen Zustand darstellen. So weist Klebs (a. a. O., S. 260) auf die große Variation des Augenfleckes bei den Euglenaceen hin und für *Euglena Ehrenbergi* hebt er hervor — wovon man sich leicht überzeugen kann —, daß der Augenfleck sehr groß sei und seine Ränder sähen wie eingerissen aus und weiters sagt er: „Überhaupt besitzt der Augenfleck fast immer eine unebene Kontur.“

Schon lange wird der in der Pigmentosa des Augenfleckes eingelagerte rote Farbstoff als Hämatochrom bezeichnet. In diesem Sinne äußerte sich von den älteren Autoren schon sehr präzise Cohn[1]), der auch schon überzeugt war, daß das Hämatochrom in genetischer Beziehung zum Chlorophyll stehen müsse. „Jeder," so sagt Klebs (a. a. O., S. 261), „wird ihm dabei zustimmen müssen, der das Entstehen des Farbstoffes mit dem Zurücktreten des Chlorophylls bei der Bildung der Dauerzustände und sein Verschwinden und das gleichzeitige Wiederauftreten des Chlorophylls bei der Keimung derselben verfolgt hat." Klebs meint auch (a. a. O., S. 262, unter dem Strich), daß wahrscheinlich das Hämatochrom direkt aus dem Chlorophyll entstehe. Dafür spräche auch die Umwandlung des letzteren in das erstere bei der Verdauung von Algen durch *Cyclops*-Arten. Heute zählen wir das Hämatochrom zum Carotin, von dem Molisch[2]) sagt, daß dieser Kohlenwasserstoff in den Chlorophyllkörnern allgemein verbreitet sei.

Mit den angeführten Erscheinungen stimmen meine Beobachtungen überein. Denn erst nach Verfärbung des Chlorophylls ins Gelbliche wird bei *Ulva* die Bildung der Gameten und Zoosporen eingeleitet und während ihrer Entwicklung bleiben die Chromatophoren gelbgrün. Aber die in der Mutterzelle in Bewegung geratenen und damit reif gewordenen Gameten nehmen wieder den schön grünen Ton der normalen Chloroplasten an und die ausgeschlüpften Gameten[3]), die sich alsbald an der Glaswand, einen geschlossenen Belag bildend, anlegen, zeigen diesen Ton auch dem freien Auge. Man kann daher Cohn und Klebs in dem Sinne zustimmen, daß die gelbliche Verfärbung des Chloroplasten in den in Gametenbildung begriffenen Zellen in ursächlichem Zusammenhange mit der Produktion der für die Stigmata benötigten Mengen an Hämatochrom steht. Einen Beleg dafür, daß die Entstehung des Pigmentes abhängig ist von einem Chromatophorenfarbstoff, finde ich in der in obzitierter Arbeit Guignards enthaltenen Angabe, daß die in den *Fucus*-Antheridien befindlichen Chromatophoren zunächst ungefärbt sind, jedoch vor ihrer Umwandlung in den roten Augenfleck gelb werden.

Weitere und vollständigere Angaben werden sich hoffentlich bei der cytologischen Untersuchung der Gametenbildung ergeben.

---

[1]) Cohn F., Beitr. z. Phys. der Phycochromaceen u. Florideen. (Arch. f. mikrosk. Anatomie, 3., 1867, S. 44, 45.)

[2]) Molisch H., Mikrochemie der Pflanzen, S. 249.

[3]) Schiller J., a. a. O., Taf. I, Fig. 1—4.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Österreichische Botanische Zeitschrift = Plant Systematics and Evolution

Jahr/Year: 1923

Band/Volume: 072

Autor(en)/Author(s): Schiller Josef

Artikel/Article: Beobachtungen über die Entwicklung des roten Augenfleckes bei Ulva Lactuca. 236-241