

Die Konzeptakelentwicklung bei den Fucaceen.

Von

Wilhelm Nienburg.

Mit 9 Textfiguren.

LIBRARY
NEW YORK
BOTANICAL
GARDEN.

Einleitung.

Die Konzeptakeln, d. h. die flaschenförmigen Vertiefungen der Oberfläche, in denen die Antheridien und Oogonien entstehen, bilden das Hauptmerkmal der Fucaceen. Als solche haben sie von jeher das Interesse der Algologen auf sich gelenkt und auch ihre Entwicklung ist schon verschiedentlich untersucht worden. Die wichtigsten älteren Beiträge hierzu stammen von Bower (1880) und von Oltmanns (1889). Da ich auf die Einzelheiten ihrer Darstellung bei der Schilderung meiner eigenen Beobachtungen zu sprechen komme, will ich nur vorausschicken, daß beide Autoren eine »Initialzelle« des Konzeptakels fanden. Dieser Zelle schrieben sie aber im allgemeinen geringe Bedeutung für die Bildung des genannten Organes zu, seine Wandung sollte hauptsächlich durch die Nebenzellen aufgebaut werden, während sie selbst zugrunde gehen sollte. Da spätere Arbeiten, deren Angaben auch noch Erwähnung finden werden, nichts wesentlich neues zu Tage förderten, so konnte Oltmanns seine und Bowers Auffassung auch noch in seinem Algenbuche¹ vertreten. Erst im Jahre 1906 wurde von Simons² eine Schilderung der Konzeptakelentwicklung von Sargassum veröffentlicht, die neues Interesse für die Frage erwecken mußte. Sie betonte, daß das Konzeptakel bei Sargassum durch die Teilungen einer einzigen Ober-

¹) Oltmanns, Fr., Morphologie und Biologie der Algen. Bd. I und II. Jena. 1904 und 1905. Dort die ältere Literatur.

²) Simons, E., A morphological study of Sargassum filipendula. Bot. Gaz. 1906. 41, 162—182. Taf. 10 u. 11.

flächenzelle zustande käme, und sprach die Vermutung aus, daß die Verhältnisse bei den anderen Gattungen ebenso liegen dürften. Die dem widersprechenden älteren Behauptungen seien durch das Übersehen der jüngsten Stadien zu erklären. Da nun aber besonders Oltmanns Abbildungen es unwahrscheinlich machten, daß die Konzeptakelentwicklung in der ganzen Familie sich nach einem Schema abspielt, so nahm ich mir auf Herrn Professor Oltmanns Anregung eine möglichst umfassende Neuuntersuchung vor. Ich hatte dabei die — wie sich zeigen wird, begründete — Hoffnung, daß sich verschiedene, den Verwandtschaftsgruppen entsprechende Typen würden feststellen lassen.

Die Hauptschwierigkeit dabei war die Beschaffung des Materials, weil die wichtigen jüngsten Stadien nur an jungen Sexualsprossen zu finden sind, die noch eine Scheitelzelle tragen. Sexualsprosse werden aber nur zu einer bestimmten, nach den Standorten verschiedenen, Jahreszeit gebildet und sind bei manchen Formen schon nach wenigen Wochen soweit ausgebildet, daß die Scheitelzelle ihre Funktionen einstellt. Da diese kritischen Zeiten für keine Gattung und keinen Standort genügend bekannt sind, so mußte zunächst aufs Geratewohl gesammelt werden, wodurch diese und jene Saison verpaßt wurde. Damit hängt es zusammen, daß überhaupt nur sieben Gattungen untersucht werden konnten. Vor allem bedauere ich es, daß es unmöglich war, Material von den Fucaceen der japanischen und australischen Küsten zu beschaffen. Wenn die Resultate trotzdem nicht ganz unbefriedigende sind, so ist das vor allem der lebenswürdigen Unterstützung mehrerer Algologen und biologischen Anstalten zu danken, die mir verschiedentlich Untersuchungsmaterial geschickt haben. Ohne die einzelnen Namen aufzuzählen, möchte ich allen hier nochmals meinen besten Dank sagen.

Die Herkunft und Sammelzeit des Materials werde ich bei der Besprechung der einzelnen Gattungen angeben. Fixiert wurde meistens mit Chromessigsäure (1 g Chromsäure, 4 ccm Eisessig, 300 ccm Seewasser), aber auch die schwache Flemmingsche Lösung wurde benutzt. Bei der Färbung handelte es sich hauptsächlich um die Deutlichmachung der Wände.

Dabei bewährte sich in vielen Fällen die Anwendung des Delafieldschen Hämatoxylin, das auch die jüngsten Membranen klar hervortreten ließ. Die Figuren sind etwa 700fach vergrößert. Ich werde meine Ergebnisse zunächst in der Reihenfolge schildern, in der die verschiedenen Gattungen untersucht wurden. Am Schlusse sollen die Beobachtungen dann noch einmal vergleichend zusammen gestellt werden.

Untersuchungen.

1. *Cystosira barbata* Ag.

Die Konzeptakelentwicklung von *Cystosira* wurde schon 1883 von Valiante geschildert. Über die jüngsten Stadien ist er, wie seine etwas schematischen Bilder zeigen, zu keiner Klarheit gekommen. Nach ihm sollen die Dinge bei *Cystosira abrotanifolia* so liegen, daß ein oder mehrere Initialen durch die Teilungen der Nachbarzellen in eine Grube versenkt werden. Die Initialen lösen sich dann oben aus dem Verbande und wachsen durch Querteilungen zu Haaren aus, gehen also nicht zugrunde, wie Bower das für andere Gattungen gefunden hatte.

Ich habe *Cystosira barbata* untersucht, von der ich im März und April 1907 in Neapel geeignetes Material in großen Mengen fand. Die spindelförmigen jungen Sexualsprosse wurden meistens längs geschnitten, wobei die medianen Schnitte alle Stadien der Konzeptakeln im Längsschnitt zeigen. Um Querschnitte der frühesten Entwicklungszustände zu bekommen, mußten die Spitzen der Sexualsprosse quer geschnitten werden.

Als jüngstes Stadium findet man in der Scheitelgrube, nur wenig von der Scheitelzelle entfernt, eine Zelle mit großem Kern, die unten bauchig angeschwollen ist und oben spitz zuläuft, sodaß sie Ähnlichkeit mit einer Flasche hat. Man sieht in der Figur 1 a, daß sie eine Oberflächenzelle ist und sich von ihren Nachbarzellen nur durch ihre Gestalt abhebt. Die schräg verlaufende obere Kontur der Zeichnung weist darauf hin, daß rechts von der Initiale sich die Scheitelzelle befand. Vier Querschnitte aus verschiedenen Höhen dieses einzelligen Stadiums findet man mit a, a₁, a₂, a₃ bezeichnet. Beim weiteren Wachstum des Sexualsprosses wird die Initiale aus der Scheitelzelle hinausgeschoben, was sich in der Fig. 1 b in der horizontalen oberen

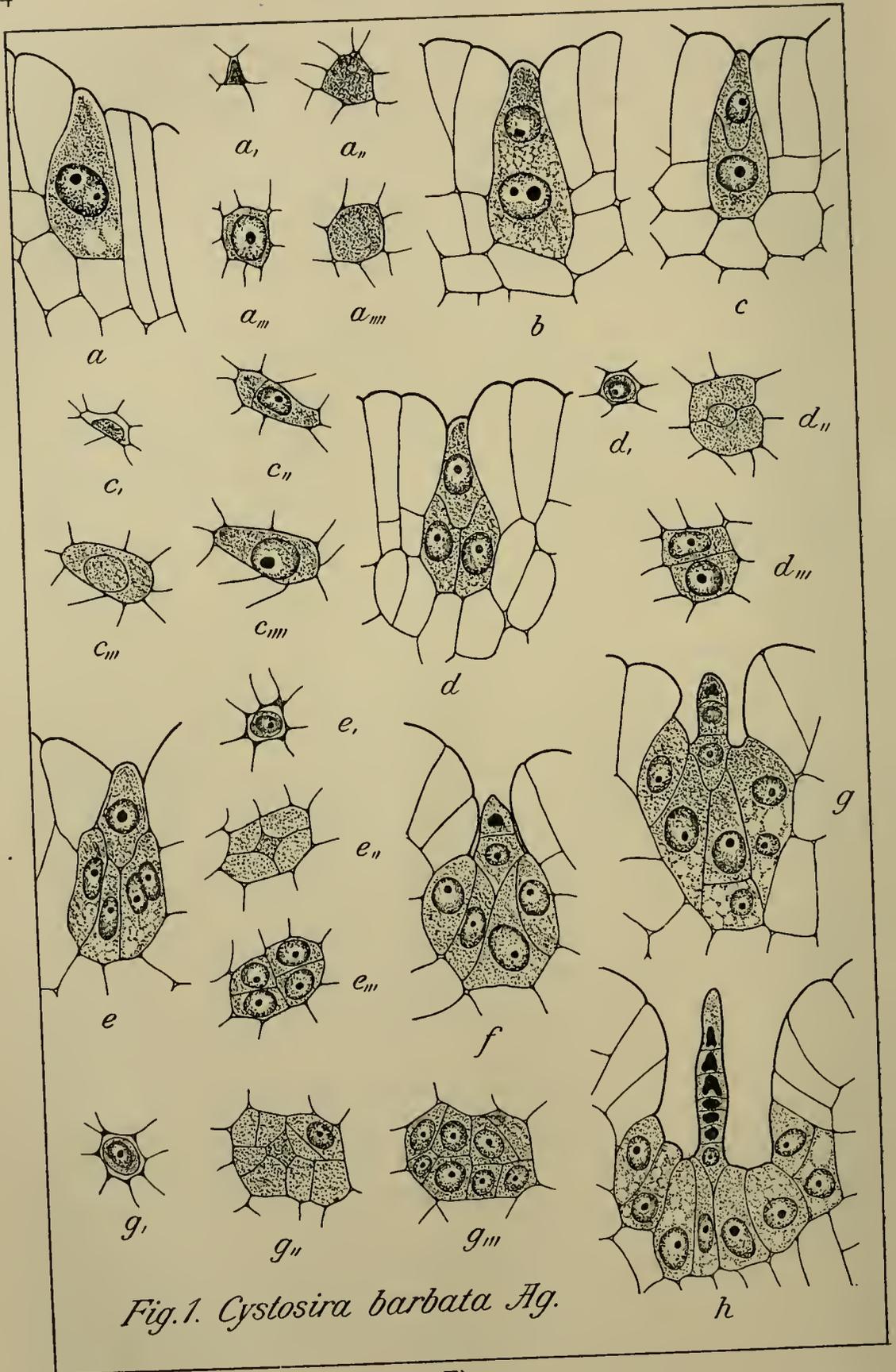


Fig. 1. *Cystosira barbata* Ag.

Fig. 1.

Kontur dokumentiert. Auf diesem Stadium zeichnet sich die Zelle vor den ihr gleichwertigen Oberflächenzellen besonders dadurch aus, daß die üblichen Teilungen in ihr unterbleiben, In Fig. 1 b z. B. hat sich die rechts von der Initiale gelegene Schwesterzelle (die in der Zeichnung nur zur Hälfte wiedergegeben werden konnte) schon zweimal nach dem bekannten Fucaceenrhythmus geteilt und ist in mindestens 21 Tochter-Enkel- usw. Zellen zerfallen. Die Initiale selbst dagegen hat nur ihren Kern in einen unteren größeren und einen oberen kleineren geteilt. Zwischen diesen beiden Kernen bildet sich dann eine merkwürdig gebogene Wand, die ungefähr in der Höhe des oberen Kernes ringförmig an die Mutterzellwand ansetzt, um sich von da kuppelartig nach unten zu wölben (s. Fig. 1 c). Ganz klar wird die Gestalt dieser Wand erst an Querschnitten, die in Fig. 1 c₁—c₄ vorliegen. Der Schnitt c₁ geht durch die Spitze der Initiale, oberhalb des oberen Kernes. Man sieht, daß die Spitze sich schon etwas aus dem Verbande zu lösen begonnen hat; c₂ ist durch den oberen Kern gegangen und hat links von ihm einen Teil der kuppelförmigen Wand geschnitten; c₃ hat die Initiale in der Mitte zwischen den beiden Kernen getroffen und gibt die kuppelförmige Querwand gewissermaßen im Grundriß wieder; c₄ hat den unteren großen Kern geschnitten. Dieser teilt sich bald darauf von neuem in einer zu der ersten Teilung senkrechten Richtung und zwischen beiden Tochterkernen bildet sich eine diesmal ebene Wand, die sich an die Kuppelwand derart ansetzt, daß sie die untere Hälfte der Initiale in zwei gleich große Zellen teilt (s. Fig. 1 d). Das junge Konzeptakel besteht also jetzt aus drei Zellen, deren oberste wir mit Simons die Zungenzelle nennen wollen. Ihre Anordnung wird aus den Querschnitten Fig. 1 d₁—d₄ noch deutlicher werden. Während dieser Vorgänge in der Initiale sind die Teilungen in dem umgebenden Gewebe weitergegangen und da das Wachstum dort — wie wir schon zeigten — intensiver ist, so folgt daraus, daß die Konzeptakelanlage allmählich nach innen versenkt werden muß. Der Anfang davon zeigt sich in Fig. 1 d, an der man außerdem konstatiert, daß die Nachbarzellen der Konzeptakelspitze sich nach der Zungenzelle hinzuneigen beginnen, was durch das völlige Ausbleiben von antiklinen Teilungen in dieser

sich ebenfalls leicht erklärt. Die weitere Ausbildung des Konzeptakels beruht fast ausschließlich auf der Tätigkeit der Zellen, die unterhalb der kuppelförmigen Wand liegen (s. Fig. 1 d). Diese teilen sich in der Richtung parallel zur Bildebene in je zwei Zellen, ein Stadium, das man nur auf dem Querschnitt (Fig. 1 e, —e_{III}) deutlich erkennen kann. Wenn sich die in Fig. 1 e_{III} dargestellten Kerne dann nochmals teilen, so bekommt man auf dem Längsschnitt Bilder wie Fig. 1 e und f. In der letzten Abbildung ist zum ersten Mal auch eine Teilung in der ursprünglich oberen Hälfte der Initiale zu sehen. Diese Zelle beginnt jetzt zu einem Haare auszuwachsen, das durch Teilungen der Basalzellen wächst. In der Fig. 1 g ist es schon dreizellig geworden und infolge des Flächenwachstums des Konzeptakelgrundes jetzt vollständig aus dem Verbande der Oberflächenzellen gelöst. Auf diese Weise entsteht dann auch die Höhlung des Konzeptakels, die durch Einschieben antikliner Wände allmählich erweitert wird (s. Fig. 1 h). Auf dem Querschnitt bietet das Stadium der Fig. 1 g etwa den Anblick, den 1 g_I—g_{III} wiedergibt. In g_I ist das Haar getroffen, g_{II} zeigt in der Mitte den untersten Zipfel der Haarbasis und außerdem einen Kern der Konzeptakelwand, deren übrige in g_{III} zu finden sind. In Fig. 1 h, wie in allen übrigen, sind diejenigen Zellen, die aus der Initiale hervorgingen mit ihrem gesamten Inhalt gezeichnet, während bei der Umgebung nur die Konturen ausgezogen wurden. Die Mündung des Konzeptakels wird also sicherlich nicht von der Initiale gebildet, sondern von den Nachbarzellen, die sich allmählich immer mehr der Höhlung zuneigen und durch schräge Teilungen zu ihrer Wandbildung beitragen. Ob diese Teilungen an dem Aufbau des ausgewachsenen Konzeptakels, das noch einen etwa fünfmal so großen Durchmesser erreicht, wie ihn die Fig. 1 h besitzt, einen erheblichen Anteil hat, ist nicht mit Sicherheit festzustellen, weil man die Herkunft der Zellen nicht mehr erkennen kann. Jedenfalls bildet sich allmählich eine krugförmige Höhlung, in deren Grunde zunächst noch allein das aus der Initiale hervorgegangene Haar steht. Valiante hat von diesem Stadium eine gute Abbildung gegeben, die in dem Oltmannschen Algenbuch (I., Fig. 315, 4) reproduziert ist. Man sieht dort, daß sich die Wandzellen an manchen Stellen

vorzuwölben beginnen. Damit fängt dann die Oogon- und Antheridienbildung an, womit das Konzeptakel seinen Reifezustand erreicht hat.

Daß sich die Haargruben den Konzeptakeln völlig homolog entwickeln, ist bisher von allen Beobachtern betont worden. Auch ich habe weder bei *Cystosira* noch bei den anderen Gattungen prinzipielle Unterschiede gefunden. Bei *Cystosira* ist der einzige, daß in den Haargruben schon frühzeitig neben den Initialhaaren noch andere aus der Wandung hervorsprossen. Mit dieser Auffassung stimmt die Angabe von Sauvageau¹ überein, daß er bei verschiedenen Arten von *Cystosira* Übergänge zwischen Konzeptakeln und Haargruben beobachtet habe.

Fucus serratus L.

Fucus serratus ist diejenige Form, bei der Bower die Konzeptakelentwicklung am sorgfältigsten untersucht hat. Trotzdem sind ihm, wie wir sehen werden, einige Irrtümer unterlaufen.

Mein Material stammte aus Helgoland, wo ich es im August 1908 in allen Stadien sammeln konnte. *Fucus serratus* trägt keine besonderen Sexualsprosse, sondern die Spitzen der vegetativen Thallome erzeugen auch die Konzeptakeln. Da der Thallus bandartig flach ist, so führt man die Längsschnitte am besten senkrecht zu der Ebene des Thallusbandes.

Die Initiale ist auch hier wieder eine Oberflächenzelle in der Scheitelgrube, die weniger durch ihre Gestalt, als durch ihr den Nachbarzellen gegenüber zurückgebliebenes Wachstum auffällt (s. Fig. 2a). Sie bekommt allmählich die flaschenförmige Gestalt, die wir von *Cystosira* schon kennen (s. Fig. 2b—d), ohne daß zunächst eine Zellteilung eintritt. Dagegen macht sich in den Nachbarzellen eine rege Tätigkeit bemerkbar, durch die die Initiale immer weiter nach innen gedrängt wird. Schon auf dem Stadium der Fig. 2b sieht man links von der Initiale in der Nachbarzelle eine schräge Wand, die in dem erwähnten Sinne wirkt. In Fig. 2c ist auch rechts eine solche aufgetreten und in Fig. 2d sind links zwei und

¹) Sauvageau, C., Sur le passage des conceptacles aux cryptes pilifères de *Fucacées*. *Compt. rend. des séanc. de la Soc. de Biologie de Bordeaux*. 1911. **71**, 469.

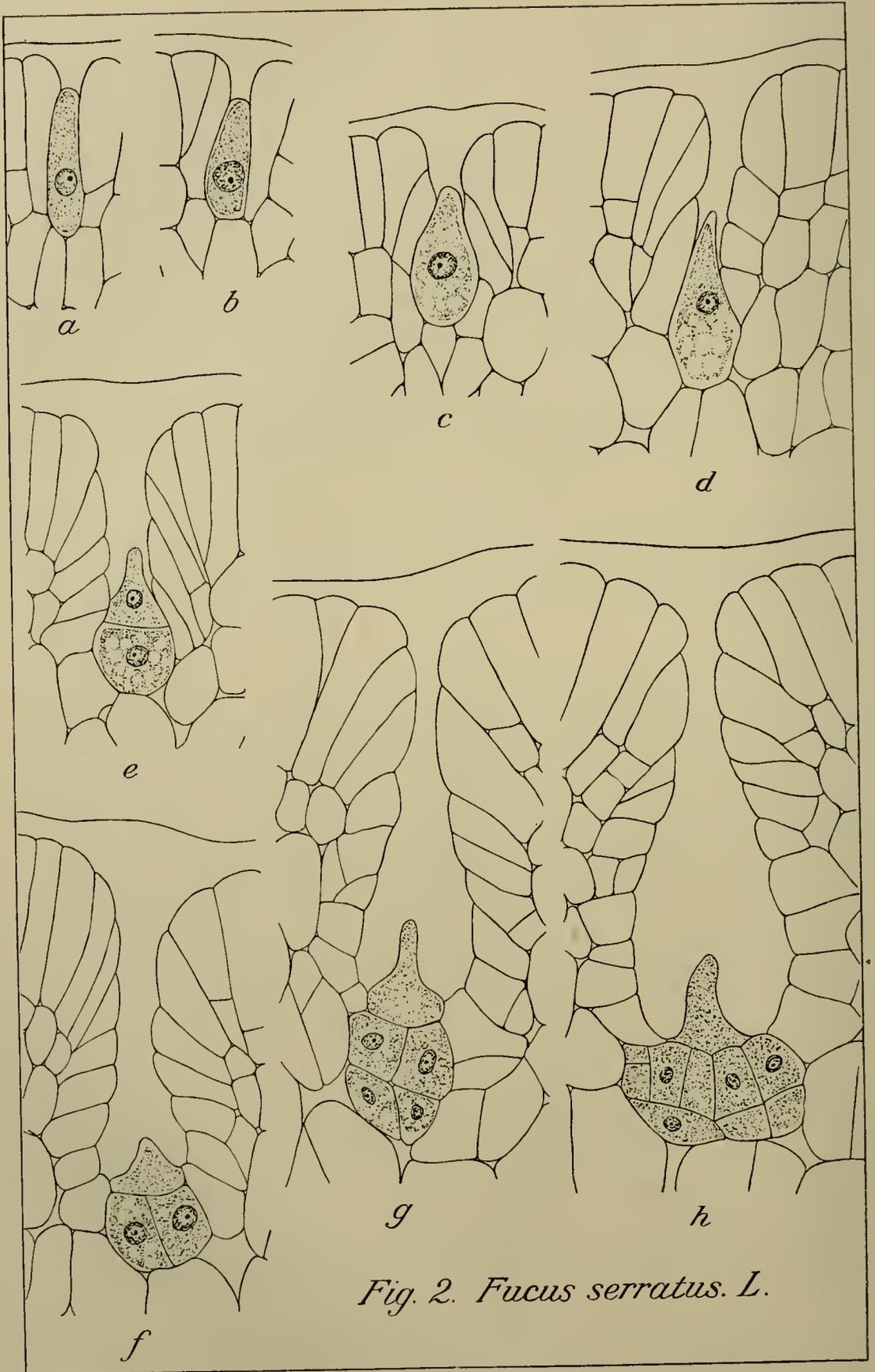


Fig. 2. Fucus serratus. L.

Fig. 2.

rechts drei Wände aufgetreten, die teilweise fast horizontal stehen, wodurch die Initiale annähernd um ihre eigene Länge in das Thallusinnere verlagert ist. Erst jetzt tritt in der Initiale eine Wand auf (s. Fig. 2e). Es ist eine Querwand, die der kuppelförmigen Wand bei *Cystosira* entspricht, aber im Gegensatz zu jener ganz flach ist. Die nächste Wand bewirkt dann eine Längsteilung der unteren Initialenhälfte (s. Fig. 2f). Die dadurch entstandenen zwei Zellen werden durch zwei in der Bildebene liegende Längswände in vier Zellen zerlegt. Aus diesen werden dann durch Querwände acht, auf denen auf dem Längsschnitt in Fig. 2g nur vier sichtbar sind. Man sieht, daß das Konzeptakel sich auf diesem Stadium bereits zu einer recht beträchtlichen Höhlung erweitert hat, was aber hauptsächlich die Teilungen der Nachbarzellen, und nur in ganz geringem Maße die Initiale selbst bewirkt hat. Auch im weiteren Verlauf der Entwicklung wird, wie aus Fig. 2h hervorgeht, die Initiale nur den Boden des Konzeptakels aufbauen, während Wände und Hals aus den Nachbarzellen hervorgehen. Die obere Hälfte der Initiale erfährt bei *Fucus serratus* keine weiteren Teilungen, oft ist sie auf dem Stadium der Fig. 2h schon kollabiert und geht jedenfalls immer bald zugrunde.

Schon Simons hatte aus dem Vergleich ihrer Befunde an *Sargassum* mit den Bildern Bowers geschlossen, daß dieser die Initiale wahrscheinlich gesehen, aber ihre Teilung nicht gefunden habe. Das war die Veranlassung, daß er dann, als er auf späteren Stadien zwei Zellen am Aufbau des Konzeptakelgrundes beteiligt fand, annahm, die zweite Zelle, seine Basalzelle, sei ursprünglich unter der Initiale gelegen gewesen, also aus dem »cortical tissue« hervorgegangen, während die Initiale dem »limiting tissue« angehört. In Wirklichkeit ist die »Basalzelle« seiner Fig. 1 (reproduziert in Oltmanns Algb. I, Fig. 315, 1) nicht identisch mit der »Basalzelle« seiner Fig. 2 (Algb. Fig. 315, 2). Die Zelle i und die Zelle b seiner Fig. 2 sind vielmehr durch Querteilung aus der Zelle i seiner Fig. 1 hervorgegangen, und die Zelle b der Fig. 1 hat mit dem Aufbau des Konzeptakeks gar nichts zu tun. Dieser eine Irrtum hat dann noch einen anderen nach sich gezogen. Er setzt nämlich auseinander, daß auch die aus den Nachbarzellen der

Initiale entstehenden Wandungen des Konzeptakels teils von dem »limiting tissue«, den Oberflächenzellen, teils von dem »cortical tissue«, dem darunter liegenden Gewebe herkommen. Meine Figuren 2a—d zeigen dagegen deutlich, daß auch die Wandungen ausschließlich von den Oberflächenzellen aufgebaut werden. Wenn Bower also auch seine Figuren in den Einzelheiten falsch gedeutet hat, so ist doch ein wesentlicher Punkt von ihm richtig erkannt, daß nämlich das Konzeptakel nicht allein der Initiale, sondern zum größten Teil den Nachbarzellen seine Entstehung verdankt.

Halidrys siliquosa Lyngb.

Halidrys ist schon von Bower und von Oltmanns untersucht worden. Ersterer gibt nur eine Abbildung eines schon ziemlich weit entwickelten Konzeptakels. Aus seiner Schilderung geht aber hervor, daß seiner Ansicht nach die Dinge sich prinzipiell hier genau so verhalten, wie bei *Fucus*. Oltmanns hat Halidrys eingehend untersucht und gibt auch Abbildungen der jüngeren Stadien, die allerdings nicht lückenlos sind. Er steht im wesentlichen auf dem Bowerschen Standpunkte, wonach die Initiale durch die Tätigkeit der Nebenzellen in eine Grube versenkt wird. Die Initiale teilt sich noch einige Male quer, um dann zugrunde zu gehen. Der Boden und die Wandungen des Konzeptakels sollen teils durch die Nachbarzellen, teils durch die »Basalzellen« aufgebaut werden.

Mein Material wurde gleichzeitig mit dem von *Fucus* im August 1907 in Helgoland gesammelt. Die spindelförmigen Sexualsprosse wurden längsgeschnitten.

Die Entwicklungsgeschichte hat große Ähnlichkeit mit der von *Cystosira*. Die Initiale ist eine sehr dickbauchige Zelle, wieder eine Oberflächenzelle, die sich aus ihrer Umgebung sehr deutlich hervorhebt (s. Fig. 3 a). Sie wird durch eine sehr stark gewölbte kuppelförmige Wand quer geteilt (s. Fig. 3 b). Da die Zellen größer sind als bei *Cystosira*, sind die Verhältnisse hier besonders deutlich zu erkennen. Der untere Teil der Initiale teilt sich durch eine Längswand (Fig. 3 c). Die dreizellige Anlage wird jetzt durch das stärkere Wachstum der Nachbarzellen in das innere Gewebe verlagert. Diese Zellen bilden aber,

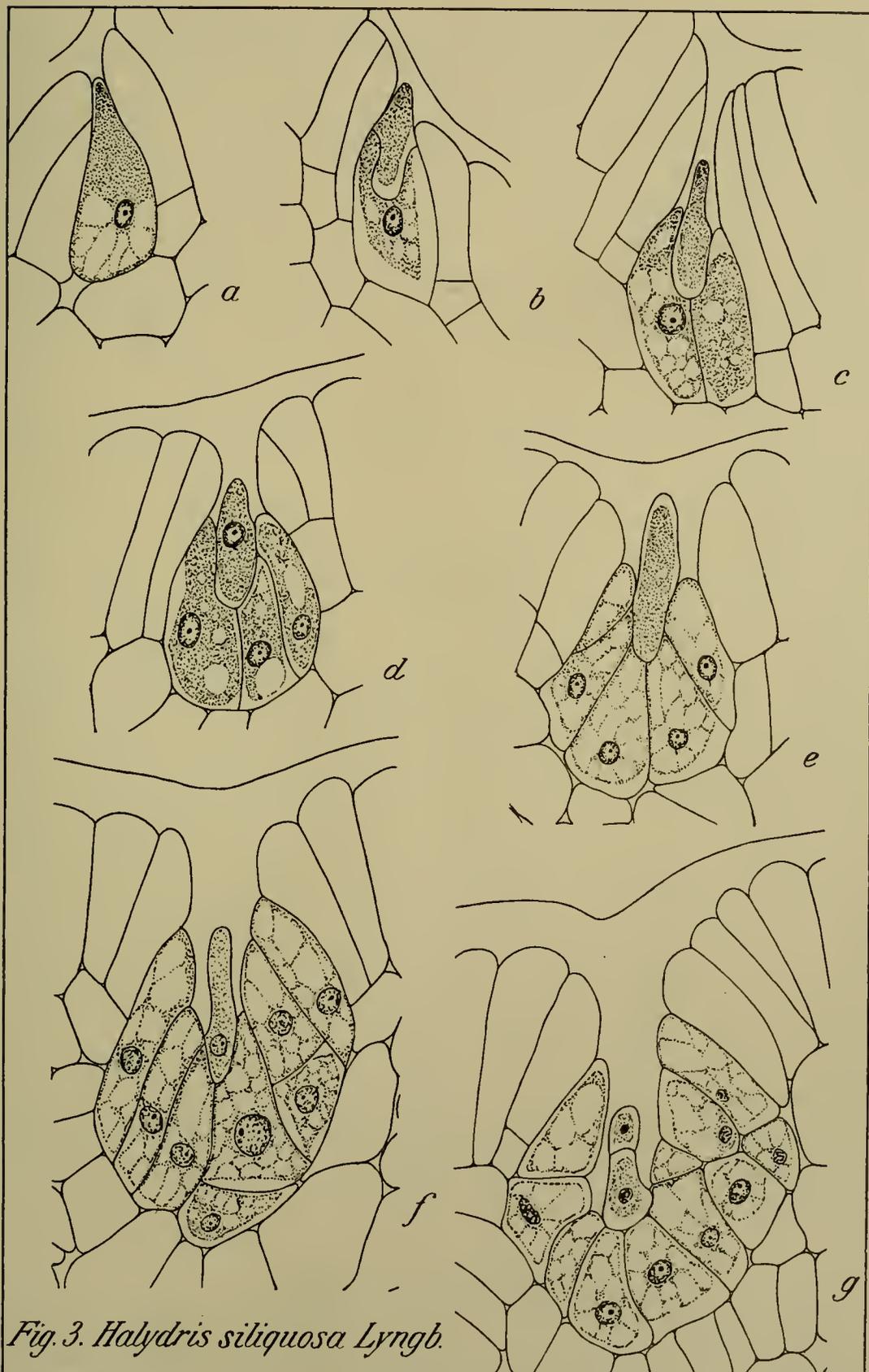


Fig. 3. *Halydris siliquosa* Lyngb.

Fig. 3.

soweit sich das verfolgen läßt, wie bei *Cystosira* nur den oberen Rand des Konzeptakels. Der Grund und die Wandungen entstehen ausschließlich aus der Initiale, was die Figuren 3d—g mit Sicherheit zeigen. Dies wird durch strahlig von der Zungenzelle ausgehende Wände erreicht, durch die das junge Konzeptakel auf gewissen Stadien ein ganz charakteristisches fächerförmiges Aussehen bekommt (s. Fig. 3g), das schon Bower aufgefallen ist. Die Konzeptakelwand wird dann durch Querteilungen allmählich mehrschichtig. Auch die Zungenzelle teilt sich mehrmals, aber wächst nicht zu einem langen Haar aus wie bei *Cystosira*.

Oltmanns hat bei *Halidrys*, ähnlich wie Bower bei *Fucus* übersehen, daß zwischen seinem Stadium 1, das meiner Fig. 3a entspricht, und seinem Stadium 2, etwa Fig. 3e bei mir, mehrere wichtige Entwicklungsstufen liegen. Deshalb konnte er sich über die Herkunft der »Basalzellen« nicht klar werden. Er äußert die Ansicht, daß seine Zelle β in Fig. 1 die Mutter der Zellen β in Fig. 2 sei. Er scheint aber selbst Zweifel daran gehabt zu haben, denn er sagt: »möglich ist aber auch, daß die Initiale als solche nach unten hin eine Zelle abgab, welche die Basalzellen bildete«. Weil Oltmanns die jüngsten Stadien der Konzeptakeln nicht vorlagen, kam er auch zu dem Irrtum, daß ein größerer Teil der Wandung aus den Nachbarzellen der Initiale hervorginge, während wir sahen, daß dies nur für die allerobersten zwei bis drei Schichten des Halses der Fall ist. Von der weiteren Entwicklung verdanken wir ihm dagegen ein paar klare Abbildungen. Das Konzeptakel von *Halidrys* hat später keine rundlich krugförmige Gestalt, sondern der Boden ist flach und er läuft seitlich in ganz spitze Winkel aus. Dies kommt, wie Oltmanns zeigte dadurch zustande, daß die Zone des stärksten Wachstums zunächst in dem Winkel zwischen der Zungenzelle und der aufsteigenden Wand liegt und von dort allmählich nach den Seiten fortschreitet.

Himanthalia lorea Lyngb.

Himanthalia ist ebenfalls schon von Bower und Oltmanns untersucht worden. Hier liegen die Verhältnisse insofern eigenartig, als in der Scheitelgrube Haare stehen und die Konzep-

takelbildung mit diesen Haaren in Verbindung steht. Bower und Oltmanns stimmen darin überein, daß die Haare den bei den anderen Gattungen gefundenen Initialen entsprechen. Sie sollen wie diese zugrunde gehen und das Konzeptakel dann durch die Nebenzellen aufgebaut werden. Am klarsten ist diese Auffassung in der jüngsten Himanthaliaanatomie von Wille¹ ausgesprochen, der die Entwicklung — wohl weniger auf Grund eigener Untersuchungen als der älteren Angaben — folgendermaßen schildert: »Die Konzeptakeln werden schon in der Scheitelgrube dadurch angelegt, daß eine Assimilationszelle, die zu einem Haar ausgewachsen ist, abstirbt und so eine Unterbrechung in der zusammenhängenden Schicht von Assimilationszellen hervorruft Da ja des Assimilationsystems äußerste zugleich die Teilungsschicht ist, die sowohl in Länge als in Breite Zuwachs hervorruft, so ist es klar, daß, wenn eine von diesen Teilungsschichtzellen verschwindet, nun durch Streckung der inneren Schichten eine Höhle entstehen wird«. Bower hat nur eine Abbildung von einer älteren Entwicklungsstufe gegeben, aber auch Oltmanns jüngere Bilder zeigen nicht deutlich, in welcher Beziehung das Haar zu den Oberflächenzellen und damit zur Konzeptakelbildung steht. Es mußten deshalb die allerjüngsten Stadien noch einmal untersucht werden.

Mein Material stammte aus Plymouth, wo es im März 1910 gesammelt war. Die Konzeptakeln finden sich auf den Riemen, von denen junge Spitzen längs geschnitten wurden.

Die Entstehung der Haare läßt sich an medianen Längsschnitten durch die Scheitelgrube leicht verfolgen. Nicht weit von der Scheitelzelle sieht man die Oberflächenzellen sich papillenartig vorwölben (s. Fig. 4a links). Gleichzeitig kommt es zu einer Kernteilung und der eine Kern tritt in die Papille. Nachdem diese durch eine Wand abgetrennt ist, teilt sie sich von neuem quer (s. Fig. 4a Mitte). Das Haar besteht jetzt aus drei Zellen, von denen die mittelste sich weiter durch Querwände teilt und so ein basalwachsendes Haar erzeugt, das von der Spitze her schnell wieder abstirbt. Wenn seine Basalzelle durch

¹) Wille, N., Der anatomische Bau bei Himanthalia Lorea (L.) Lyngb. Jahrb. f. wiss. Bot. 1910. 47, 495—538. Taf. 14 u. 15.

Fig. 4. *Himanthalia lorea* Lyngb.

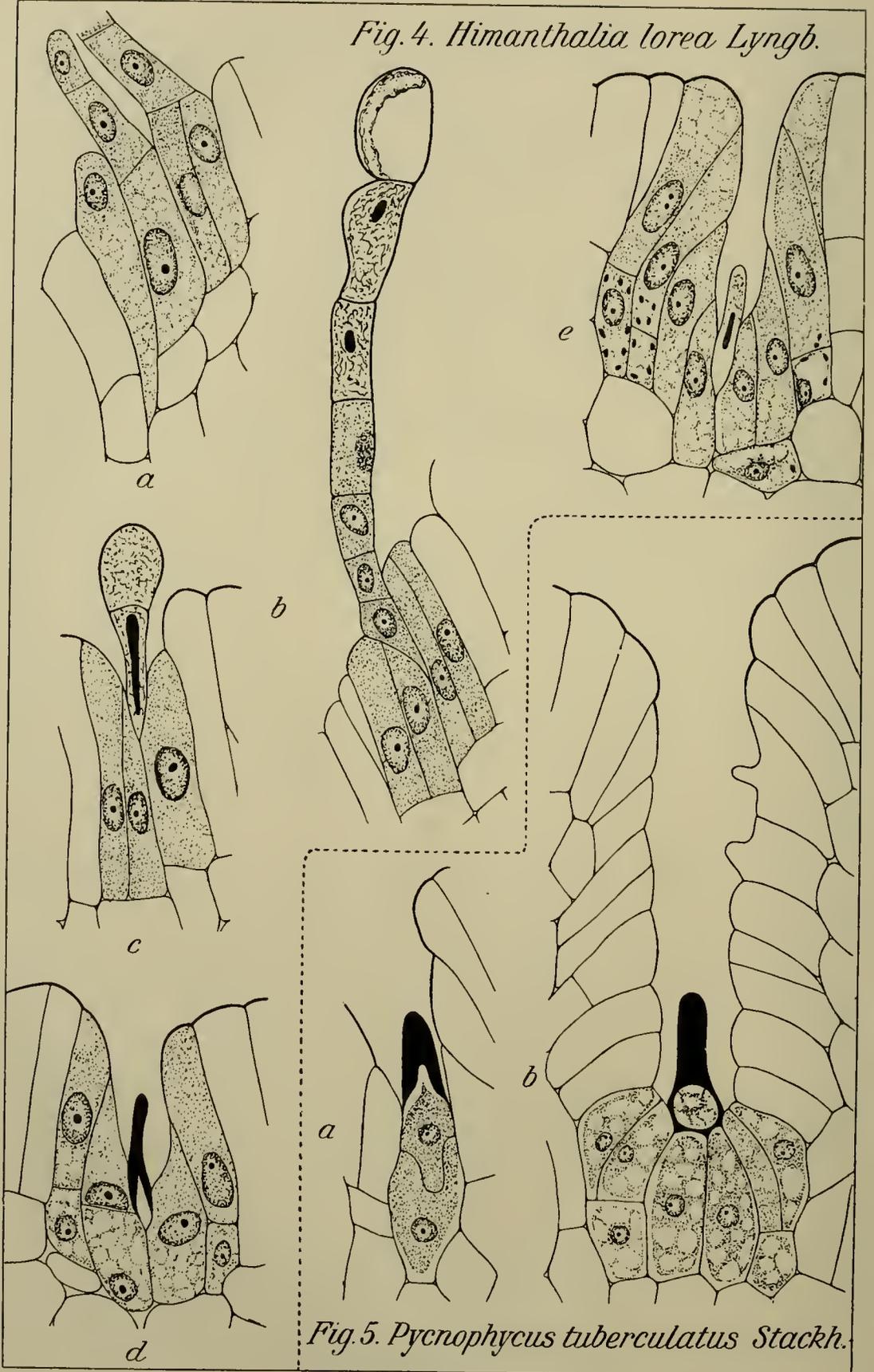


Fig. 5. *Pycnophycus tuberculatus* Stackh.

Fig. 4 und 5.

die von der Scheitelzelle neu erzeugten Elemente aus der Scheitelgrube hinausgedrängt ist, findet man von dem Haar schon nichts mehr. Es ist vollständig tot und seine Reste sind abgeworfen, sodaß die Oberfläche wieder vollständig glatt ist. Bei denjenigen Haaren nun, die zur Konzeptakelbildung bestimmt sind, wird die Basalzelle zur Initiale. Sie teilt sich durch eine Längswand (s. Fig. 4a rechts). Die so entstandenen beiden Zellen teilen sich in der für die Rindenbildung üblichen Weise durch perikline Wände in je eine obere, einem Parallelepipedon und eine untere, einem Kubus ähnliche Zelle. Von diesem Stadium kann ich keine gute Abbildung geben, es läßt sich aber aus der nächsten Stufe erschließen, die in Fig. 4b wiedergegeben ist. Hier sind des Platzmangels wegen nur die oben erwähnten parallelepipedonähnlichen Zellen ausgezeichnet. Außer ihnen, die sich schon wieder längs geteilt haben, sind auch die unter ihnen liegenden kubischen Zellen, die nur teilweise und ohne Inhalt gezeichnet wurden, aus der Initiale hervorgegangen. Aus dem Vergleich der beiden Figuren 4a und b läßt sich erkennen, wie die eigentümliche Zuspitzung des Haarfußes zustande kommt. Oltmanns hat das als Degenerationserscheinung des Haares aufgefaßt, indem er annimmt, daß dies von unten her abstirbt und die lebendigen Nachbarzellen dann die Reste zusammendrücken. Diese Erklärung kann aber nicht richtig sein, weil das Haar nicht von unten, sondern von oben her degeneriert, wie die Fig. 4b deutlich zeigt. Die Ursache der Keilform ist vielmehr in der ersten Längswand der Initiale zu suchen (s. Fig. 4a rechts). Diese muß die zarte Querwand, an die sie oben ansetzt, beim weiteren Wachstum der Initialtochterzellen nach unten ziehen und so eine immer stärker werdende Zuspitzung der Fußzelle veranlassen. Die spätere Entwicklung des Konzeptakels ergibt sich dann aus Fig. 4c—e. Die Höhlung kommt dadurch zustande, daß das Centrum der Anlage, also die nächste Umgebung des Haares im Wachstum zurückbleibt, während sich die äußeren Zellen durch antikline und darnach auch durch perikline Wände eifrig teilen. Die toten Zellen des Haares werden während dieser Vorgänge nach und nach abgeworfen. In Fig. 4c ist es noch zweizellig und in den anderen Figuren einzellig. Auch dieser Rest verquillt und verschwindet bald völlig.

Diese Schilderung zeigt, daß auch bei *Himanthalia* die Initiale nicht wie Bower und Oltmanns wollten, ganz zugrunde geht, sondern sie baut im Gegenteil das ganze Konzeptakel samt den Wänden und der Mündung auf. Was abstirbt, ist nur der obere Haarauswuchs der Initiale.

Pycnophycus tuberculatus Stackh.

Die Konzeptakelentwicklung von *Pycnophycus* (*Bifurcaria*) ist noch nicht untersucht worden. Mir stand nur wenig Material davon zur Verfügung, das im März 1910 in Plymouth gesammelt war. Die Konzeptakeln stehen auf den Sprossen letzter Ordnung, die langcylindrische Gestalt haben und längs geschnitten wurden.

Ich habe nur wenige Stadien gefunden, aber sie genügen um die Prinzipien der Entwicklung klar zu stellen. Fig. 5 a zeigt die Initiale bereits geteilt. Sie ist durch die von *Cystosira* und *Halidrys* her bekannte kuppelförmige Wand in eine Zungen- und eine Basalzelle zerlegt. Die Wand der Zungenzellspitze beginnt bereits zu verquellen. Weiter fällt auf, daß die junge Anlage durch die Teilungen der Nachbarzellen schon ziemlich tief versenkt ist, darin dem jungen Konzeptakel von *Fucus serratus* ähnelnd. Das weitere Stadium, das ich abbilden kann (Fig. 5 b), läßt erkennen, daß die Verhältnisse auch darin denen bei *Fucus* gleichen, daß nur der Grund des Konzeptakels aus der Initiale herrührt, und daß Wandungen und Hals aus den Nachbarzellen entstehen. Die Zungenzelle scheint sich nicht weiter zu teilen und sehr frühzeitig zu Grunde zu gehen.

Pelvetia fastigiata (L. Ag.) De Toni.

Die Konzeptakelentwicklung von *Pelvetia* ist durch Holtz untersucht worden, der darüber sehr merkwürdige Ansichten äußert, die ich am besten in möglichst wörtlicher Übersetzung seiner eigenen Worte wiedergebe. Er sagt: »Das Konzeptakel entsteht aus einigen nebeneinander liegenden Epidermiszellen, die Basalzellen abschneiden. Diese sind meristematisch und teilen sich hauptsächlich periklin in ein halb Dutzend oder mehr Lagen von Zellen. Direkt über dieser meristematischen Zellmasse beginnen eine oder mehrere Epidermiszellen — sei es

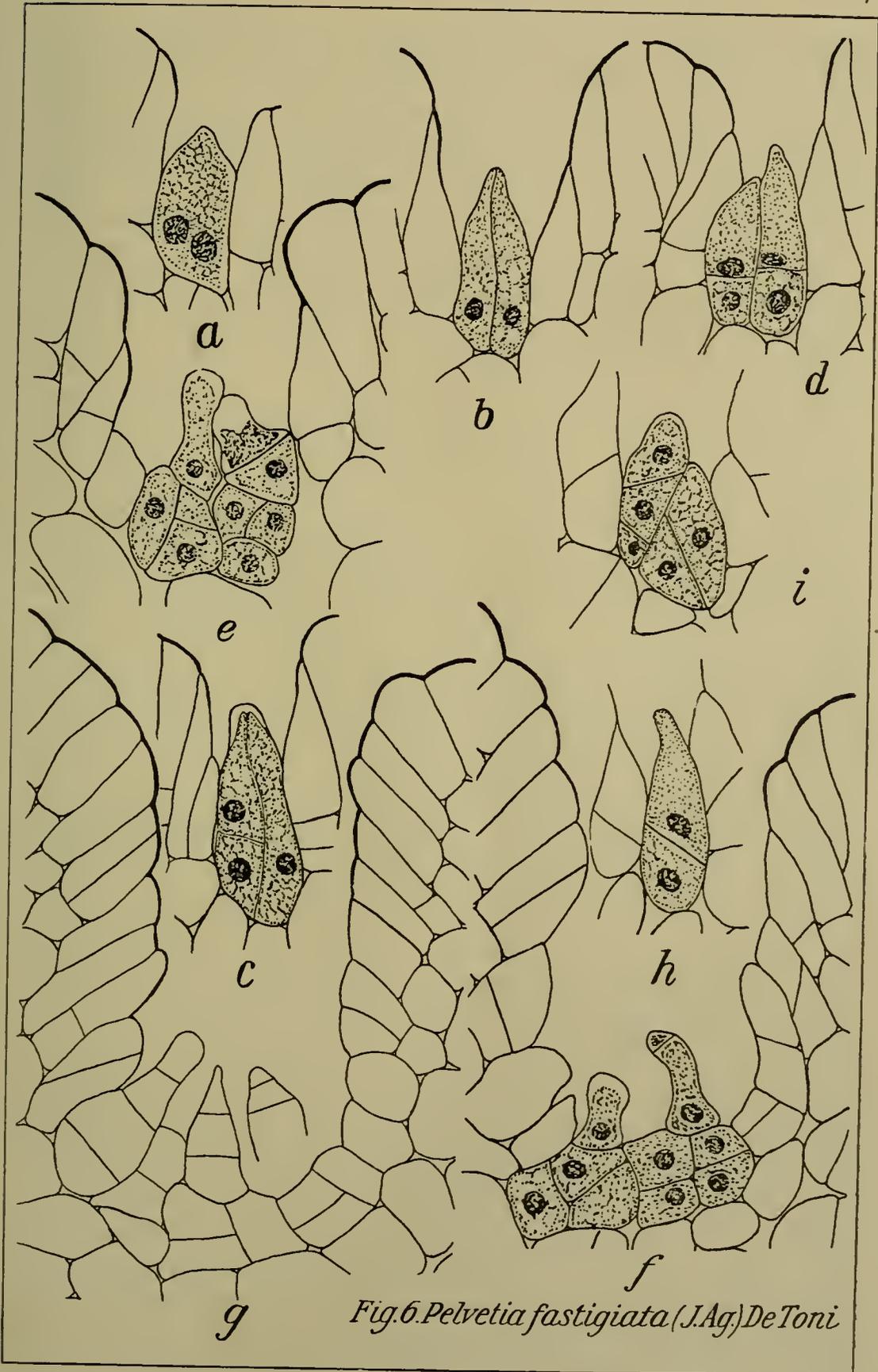


Fig. 6. *Pelvetia fastigiata* (J. Ag.) De Toni

Fig. 6.

durch den Druck, den das Wachstum der darunter liegenden Zellen verursacht, oder auf andere Weise — Zeichen von Degeneration zeigen. Das Absterben schreitet fort, die Zellen kollabieren und der Anfang der Höhlung ist gemacht. Die Degeneration breitet sich auf die benachbarten Epidermiszellen und auf die Zellen in dem unteren Meristem aus. Durch ihren Zerfall wird die Höhle vergrößert. Die tiefer liegenden und die Randzellen des Meristems degenerieren nicht, sondern erzeugen schließlich die Innenwand des Konzeptakels und geben Paraphysen und Reproduktionsorganen den Ursprung.«

Diese Schilderung paßt so wenig in den Rahmen dessen, was sonst über die Konzeptakelentwicklung bekannt ist, daß es besonders wichtig erschien, sie nachzuprüfen. Dabei machte gerade hier die Materialbeschaffung große Schwierigkeiten. Trotzdem mir verschiedentlich aus Norwegen und aus Plymouth *Pelvetia canaliculata* geschickt wurde, konnte ich von dieser europäischen Form keine jungen Sexualsprosse finden. Schließlich bekam ich durch einen glücklichen Zufall noch geeignetes Material von *Pelvetia fastigiata* von der kalifornischen Küste. Das hatte noch den Vorteil, daß ich genau dieselbe Form wie Holtz untersuchen konnte.

Nach meinen Beobachtungen geht auch bei *Pelvetia* die Konzeptakelentwicklung von einer einzigen Oberflächenzelle aus. Sie bleibt ihren Nachbarzellen gegenüber in den Zellteilungen zurück, wodurch sie schon sehr frühzeitig in eine Höhle versenkt wird (s. Fig. 6a). Es fällt den übrigen *Fucaeen* gegenüber schon in diesem Stadium auf, daß die Initiale oft keine flaschenförmige Gestalt hat, sondern ziemlich gleichmäßig breit ist und oben mit einer stumpfen Spitze abschließt. Auch sieht man im Zweikernstadium die Kerne nicht übereinander, sondern nebeneinander liegen (s. Fig. 6a). Demgemäß erfolgt die erste Teilung auch durch eine Längswand (Fig. 6b). Darauf erfolgt erst in der einen und dann in der anderen Initialhälfte eine Querteilung. Aus den hierdurch abgegliederten Basalteilen der Initiale entsteht dann durch unregelmäßige Zellteilungen der Grund des Konzeptakels (s. Fig. 6e), während die oberen Spitzen zu kurzen Haaren auszuwachsen beginnen (s. Fig. 6f). Die Seitenwände beginnen sich inzwischen durch

Teilungen der Nachbarzellen zu bilden, wie wir das von *Fucus* und *Pycnophycus* her kennen. Daß sich in älteren Stadien auch das von den Nachbarzellen herstammende Gewebe an der Verbreiterung des Konzeptakelgrundes beteiligt, ist nicht ganz sicher, weil man auf Stadien wie Fig. 6g die Herkunft der Zellen nicht mehr erkennen kann, aber wahrscheinlich.

Bisweilen findet man junge Konzeptakelanlagen, bei denen die Initiale ganz unregelmäßig aufgeteilt zu sein scheint (s. Fig. 6i). Diese Bilder kommen, wie die Fig. 6h zeigt, dadurch zustande, daß die erste Wand in der Initiale schräg steht. Dieser Befund ist von besonderem Interesse wegen der Verhältnisse, die wir bei *Ascophyllum* kennen lernen werden.

Von einem Absterben der Initiale oder gar eines ganzen Zellhaufens wie Holtz das will, kann also auch bei *Pelvetia* keine Rede sein. Wie ist er nun zu seinen Vorstellungen gekommen? Nach seinen Bildern ist es zunächst klar, daß er die jüngsten Stadien nicht gefunden hat. Ferner scheint er mir aus Stadien, wie sie meine Fig. 6d wiedergibt, geschlossen zu haben, daß die Anlage von mehreren Initialen ausgeht. Diese Bilder hat er dann mit solchen kombiniert, wo die Oberfläche verletzt war, und sich darunter ein Wundgewebe gebildet hat. Ich habe solche Verletzungen, die sich auf wenige Zellen beschränkten, auch gerade bei *Pelvetia* nicht selten gesehen und ich zweifle nicht, daß Holtz z. B. in seinen Figuren 23 und 25 so etwas abgebildet hat.

Ascophyllum nodosum (L.) Le Iol.

Die Konzeptakelentwicklung dieser Alge ist von Oltmanns sorgfältig untersucht und durch eine Reihe von Abbildungen erläutert worden. Er sagt, daß eine Initiale durch die Tätigkeit der Nachbarzellen versenkt wird, daß diese Initiale aber nicht zugrunde geht, sondern sich durch mehr oder weniger unregelmäßige Teilungen zu dem Höcker entwickelt, den man auf dem Boden des reifen Konzeptakels findet.

Diese Angaben kann ich bestätigen. Vorher muß ich aber noch erwähnen, daß mein Untersuchungsmaterial aus Helgoland stammte, wo es im Januar 1912 gesammelt wurde. Es war bei *Ascophyllum* schwer, geeignetes Material zu bekommen, weil



Fig. 7. Ascophyllum nodosum (L.) Le Jol.

die jungen Sexualsprosse nur in den ersten Wintermonaten gebildet werden, wo des stürmischen Wetters wegen das Sammeln oft unmöglich ist. Spätsommermaterial, das ich selbst gesammelt hatte, trug noch keine Sexualsprosse. Februarmaterial, das ich einmal bekam, war viel zu alt, und auch das Januarmaterial, das ich schließlich benutzte, war schon so weit vorgeschritten, daß ich nur wenige günstige Stadien fand.

Fig. 7a zeigt, daß die Entwicklung wie gewöhnlich von einer einzigen Oberflächenzelle ausgeht. In Fig. 7b ist sie schon tief in das Innere verlagert und hat sich selbst durch unregelmäßige Wandbildung in drei, oder — wenn in der Zeichenebene noch eine Wand liegen sollte — in vier Zellen geteilt. Ich habe in meinen Präparaten nur solche unregelmäßigen Teilungen der Initiale gefunden, nach Oltmanns scheint es aber, daß auch Längsteilungen vorkommen, wie wir sie bei *Pelvetia* fanden. Es gibt also bei *Ascophyllum* Übergänge zu dem *Pelvetia*typ, wie es bei *Pelvetia* Übergänge zu dem *Ascophyllum*typ gibt. In Fig. 7c beginnt sich schon der von Oltmanns erwähnte Höcker aus der Initiale zu bilden. An der Höckerbildung beteiligen sich aber auch Zellen, die nicht aus der Initiale hervorgegangen sind. Z. B. in Fig. 7c die Zelle, die links von dem durch Punktierung als Initialnackkömmlinge gekennzeichneten Zellhaufen liegt. Auf späteren Stadien, wie Fig. 7d, kann man dann nicht mehr entscheiden, was von dem Höcker auf die Initiale zurückzuführen ist. In Fig. 7d sieht man, daß die Leisten, die später den Höcker bedecken, durch schizogene Spaltung des Zellverbandes entstehen. Von den älteren Entwicklungszuständen hat Oltmanns sehr gute Abbildungen gegeben, so daß ich auf deren Schilderung hier verzichten kann. Nur auf die Entstehung der Konzeptakelwandung will ich noch etwas näher eingehen. Man kann sich davon meistens keine genaue Rechenschaft geben, weil es schwer hält, eine größere Anzahl Zellkomplexe so zu schneiden, daß man ihre Zusammengehörigkeit erkennen kann. Bei *Ascophyllum* ergaben aber meine Präparate Bilder, die zur Erläuterung des Wandwachstums ganz geeignet sind. Oltmanns spricht sich darüber folgendermaßen aus: »Gleichzeitig [mit der Teilung der Initiale] zerlegen

sich die Nachbarzellen durch Querwände und von der Außenrinde her schieben sich neue Zellen in die Grube hinein, wodurch diese weiter vertieft wird. Durch stete Teilung der bereits in der Grube befindlichen Zellen und Nachschub solcher von der Außenrinde her hat sich sodann in Fig. 4 die Grube zu einem relativ langen und engen Kanal verlängert« Diese Worte mögen meine Bilder etwas genauer illustrieren. In Fig. 7a finden wir rechts von der Initialen zwei Nachbarzellen α und β ; α wird bald im Wachstum zurückbleiben, sie bildet später den Winkel zwischen Initialhöcker und Wand (Fig. 7b und c); β dagegen wächst und teilt sich zunächst noch lebhaft und übergipfelt dadurch die Nachkömmlinge von α (Fig. 7b und c). Dann erlahmt aber auch in diesem Zellkomplex die Wachstumsfähigkeit und die nächste Außenrindenzelle γ tritt an ihre Stelle. In Fig. 7b und c sind schon die weiteren Zellen δ und ε in die Wandbildung mit einbezogen, was man am besten in Fig. 7c erkennt, weil 7b nicht so günstig geschnitten ist. Die fernere Entwicklung des in Fig. 7c abgebildeten Konzeptakels würde dann in der Weise vor sich gehen, daß allmählich der Zellkomplex η stärker wächst als die Zellen ε , wodurch dann die Zellen η den Rand der Höhle bilden und die Zellen ε versenkt würden. Das ist das, was Oltmanns den »Nachschub von der Außenrinde her« nennt.

Schluß.

Bevor ich daran gehe, meine Beobachtungen noch einmal vergleichend zusammen zu stellen, halte ich es für zweckmäßig, hier einen Schnitt durch einen Fucaceenscheitel wiederzugeben, der die Ursprungsstelle der Konzeptakeln veranschaulichen soll (Fig. 8). Es ist, wie in den vorhergehenden Abschnitten ja oft genug betont wurde, immer die Scheitelgrube, wo sie entstehen. Diese ist bei manchen Gattungen tiefer als bei dem abgebildeten Cystosirascheitel. Hier ist die dreizellige Konzeptakelanlage K_1 schon fast aus der flachen Grube hinausgedrängt. Es liegen nur wenige Zellen zwischen ihr und der Scheitelzelle S, woraus sich die Schnelligkeit der Entwicklung ergibt. Das junge Konzeptakel K_2 ist dasselbe, das in meiner Fig. 1h abgebildet ist. Die ganze oben geschilderte Entwicklung des Konzeptakels von

Cystosira spielt sich also auf der äußersten Spitze des Sexualsprosses ab. Ganz ähnlich ist es auch bei den anderen Gattungen.

Wenn wir nun schließlich die Frage stellen, ob sich aus den beobachteten Unterschieden in der Konzeptakelentwicklung bestimmte Typen herauslesen lassen, so sehen wir zunächst, daß wir sie nur beantworten können, wenn wir von einem anderen Gesichtspunkt herantreten als es die früheren Untersucher taten. Sie alle einschließlich Simons interessierte es hauptsächlich, ob

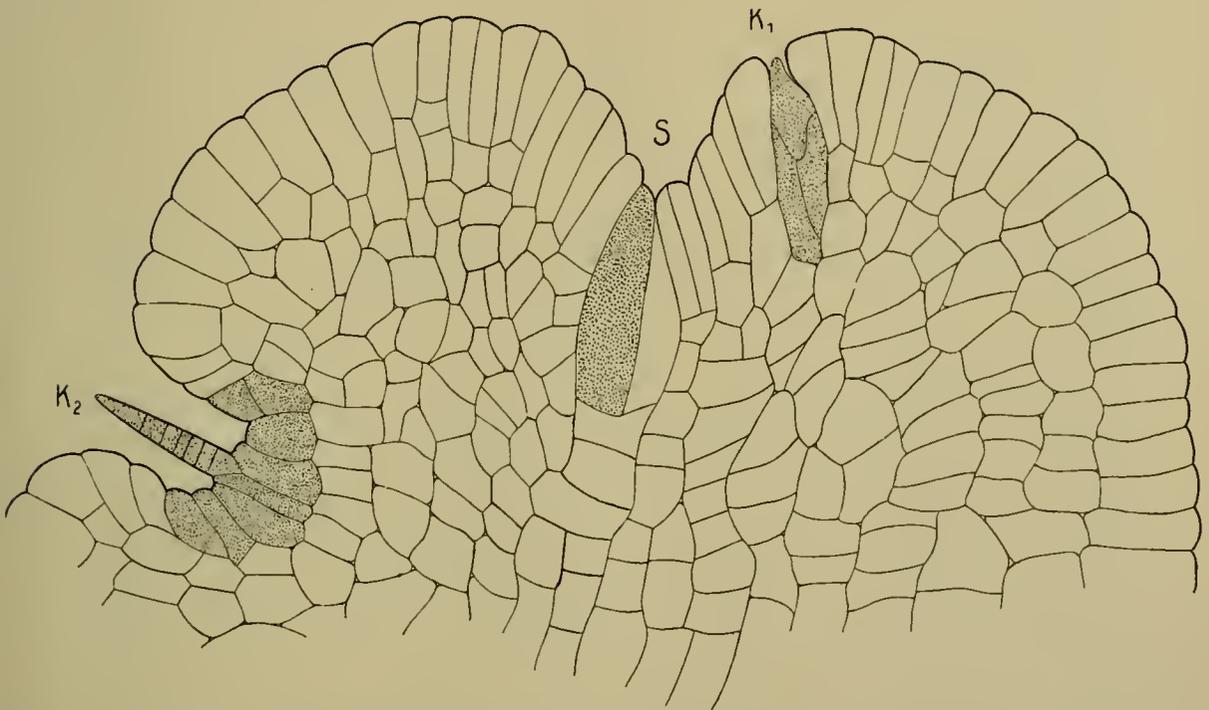


Fig. 8. Längsschnitt durch die Scheitelgrube eines Sequalsprosses von *Cystosira barbata*. S die Scheitelzelle, K₁ und K₂ zwei Konzeptakelanlagen.

das Konzeptakel aus der einen Initialzelle entsteht, oder ob auch die Nachbarzellen dazu nötig sind. Wenn nun auch, wie wir sahen, die Gattungen sich darin scharf unterscheiden, so wäre es doch falsch, etwa zwei Haupttypen anzunehmen, je nachdem die Nachbarzellen viel oder wenig — denn ganz unbeteiligt sind sie fast nie — am Aufbau des Konzeptakels zu tun haben. Der eine Typ wäre dann vertreten durch *Fucus*, *Pelvetia*, *Ascophyllum* und *Pycnophycus*, der andere durch *Himanthalia*, *Cystosira*, *Halidrys* und *Sargassum*. Dabei würde also *Pycnophycus* trotz seiner charakteristischen Zungenzelle und seiner

dreiseitigen Scheitelzelle von *Cystosira*, *Halidrys* und *Sargassum* getrennt. Diese Tatsache, daß alle Gattungen, die eine dreiseitige Scheitelzelle tragen, auch eine Zungenzelle aufweisen, deutet darauf hin, daß wir unser Hauptaugenmerk auf die Teilungen in der Initiale zu lenken haben. Um die sich hierbei herausstellenden Unterschiede deutlich hervorzuheben, habe ich alle Initialen mit den für sie typischen Teilungen noch einmal schematisch in der Fig. 9 zusammengestellt. Die Wände sind mit Zahlen in der Reihenfolge ihrer Entstehung bezeichnet. Dabei sind die in der Bildebene liegenden Wände vernachlässigt, was für die prinzipielle Seite der Erörterung ohne Bedeutung ist. Betrachten wir zuerst Fig. 9a, die die Initiale von *Himanthalia* darstellt. 1—1 ist die erste Querwand, die die Basalzelle von dem Haarauswuchs abschneidet, 2—2 die erste Längswand usw. 9b ist die Initiale von *Fucus*; hier steht die erste Wand ebenfalls quer und trennt auch hier einen einzellig bleibenden Haarauswuchs von der Basalzelle. Ebenso sind die Wände 2—2, 3—3 und 4—4 wie bei *Himanthalia* orientiert. Der Unterschied in der Gestalt des durch die Teilungen entstehenden Zellkomplexes wird also nur durch die verschiedene Form der Zellen bedingt, die bei *Fucus* alle ungefähr isodiametrisch, bei *Himanthalia* teilweise sehr langgestreckt sind. 9c stellt die unregelmäßig geteilte Initiale von *Ascophyllum* dar, von der es Übergänge zu der typisch längsgeteilten Initiale von *Pelvetia* (Fig. 9d) gab. Bei dieser ist die Wand 1—1 eine Antikline und die Wände 2—2 Periklinen, also umgekehrt wie bei *Himanthalia* und *Fucus*. Es finden sich aber auch Übergänge zu dem *Fucustyp*, wie die schräg geteilte Initiale 9e. Fig. 9f, g und h stellen die Initialen von *Cystosira*, *Halidrys* und *Pycnophycus* dar. Ihnen allen ist gemeinsam die Zungenzelle, die Wand 1—1 hat also die eigentümliche kuppelförmige Form. Auch die Wand 2—2 ist bei allen drei Gattungen gleich orientiert, sie verläuft antiklin und zerlegt die Basalzelle in zwei kongruente Zellen. Wenn die jungen Konzeptakelanlagen auf etwas älteren Stadien dennoch charakteristische Verschiedenheiten aufweisen, so liegt das an der Stellung der älteren Wände. Bei *Cystosira* sind sie nur wenig gegen die Wand 2—2 geneigt (s. Fig. 9f 3—3 und 4—4).

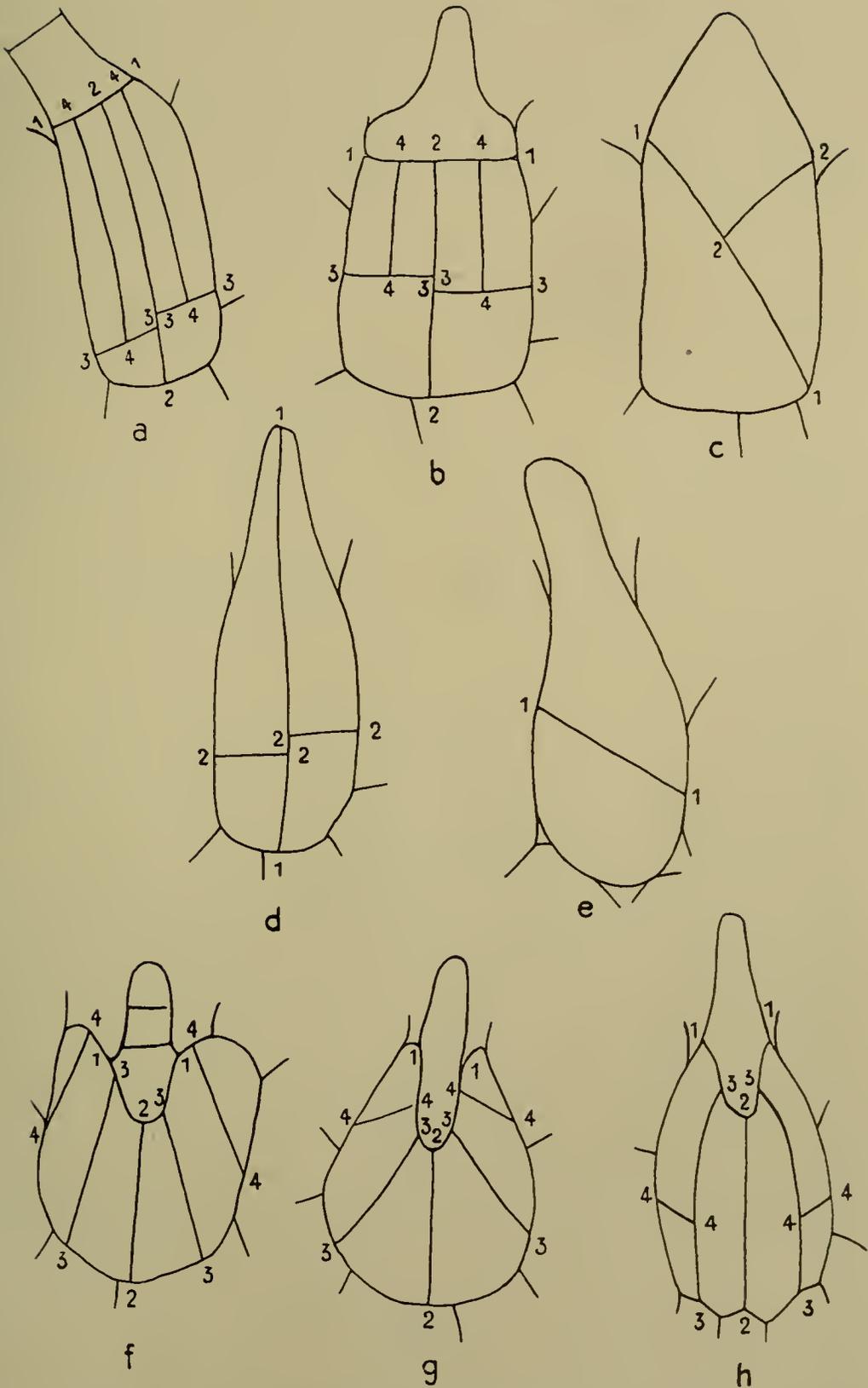
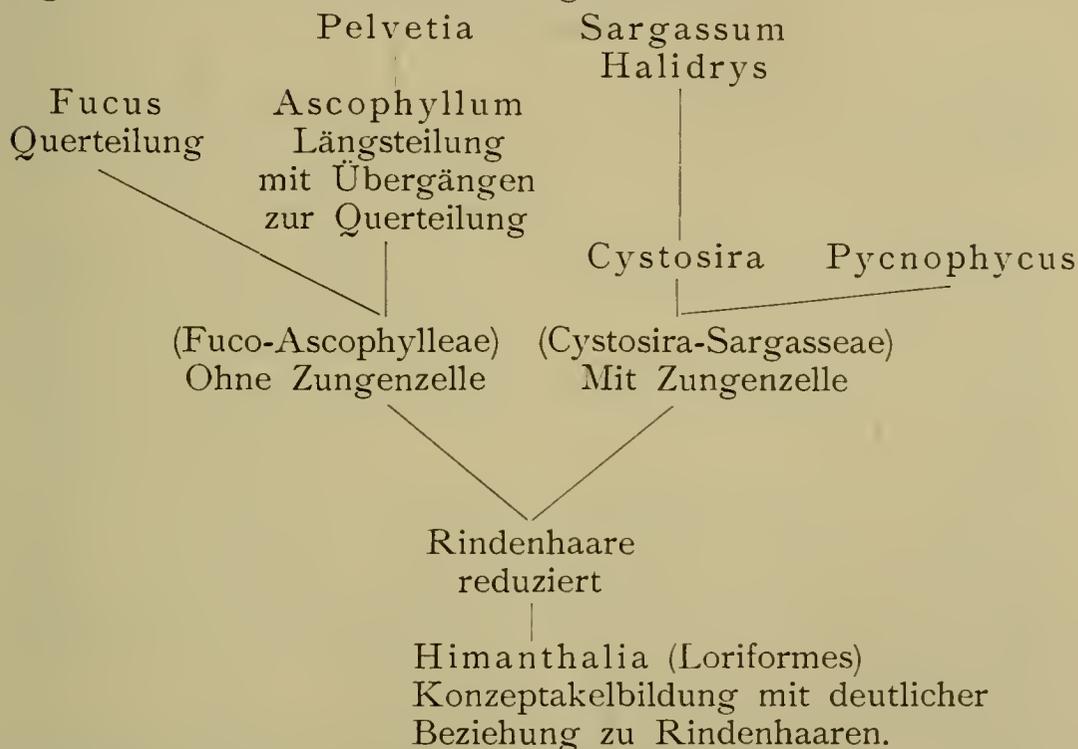


Fig. 9. Schematische Darstellung der Konzeptakelinitialen. a Himanthalia, b Fucus, c Ascophyllum, d und e Pelvetia, f Cystosira, g Halidrys und Sargassum, h Pycnophycus.

Bei Halidrys bildet die Wand 4—4 schon einen Winkel von 45° mit der Wand 2—2 und die späteren stehen noch schräger. Bei Pycnophycus endlich sind die Wände 3—3 gekrümmt, und zwar weist die konkave Seite nach der Wand 2—2 hin. Außerdem sind die Wände 4—4 nicht parallel zu 3—3 wie bei den eben genannten Gattungen gestellt, sondern senkrecht dazu.

Auf Grund der Teilungen in der Initiale lassen sich nach dem eben auseinandergesetzten zwei Typen mit Sicherheit unterscheiden. Der eine wird vertreten durch die Gattungen mit einer Zungenzelle: Cystosira, Halidrys, Pycnophycus und Sargassum, das sich nach den Untersuchungen von Simons ganz eng an Halidrys anschließt. Den anderen zeigen die Gattungen ohne Zungenzelle: Fucus, Pelvetia und Ascophyllum. Himanthalia nimmt eine Sonderstellung ein. Die engen Beziehungen der Konzeptakelentwicklung zu einem langen Haare, das bei den anderen Gattungen nur noch in reduzierter Form — man denke an Cystosira — erhalten ist, geben ihr einen gewissen primitiven Charakter. Dies um so mehr, als man einerseits schon oft (zuletzt Oltmanns, Algb. I, S. 517) die Konzeptakeln auf die Kryptostomata der Colpomenia, Soranthera und ähnliche, deren Entwicklung auch zu Haarbildungen in Beziehung steht, zurückgeführt hat, und es andererseits nicht schwer ist, von Himanthalia die anderen Typen der Konzeptakelentwicklung abzuleiten. Wir sahen ja schon, daß die Teilungen bei Fucus denen bei Himanthalia vollständig entsprechen. Zwischen den quer geteilten Initialen von Fucus und den längs geteilten von Pelvetia und Ascophyllum scheint zwar ein prinzipieller Unterschied zu bestehen, aber es gibt, wie wir zeigten, Übergänge zu Fucus. Aber auch der Zungenzelltypus dürfte auf Himanthalia zurückgeführt werden können. Wir sahen ja, daß die Wand 1—1 von Himanthalia durch die Längswand 2—2 nach innen eingezogen wird, was den Ansatz der weiteren Längswände sicher erleichtert. Man kann sich deshalb wohl vorstellen, daß sich aus dieser rein zufälligen, aber nützlichen Krümmung der Wand 1—1 später die von vornherein kuppelförmig gewölbte Wand entwickelt hat. Innerhalb der Gruppe mit dieser Wand gibt es dann noch die schon geschilderten geringen Verchiedenheiten, die es erlauben Cystosira, sowie

Halidrys und Sargassum einerseits und Pycnophycus andererseits zusammenzufassen. Wenn wir die sich auf diese Weise ergebenden Gruppen in Form eines Stammbaumes zusammenstellen, so zeigt sich, daß die hieraus zu erschließenden verwandtschaftlichen Beziehungen ganz genau übereinstimmen mit der Gliederung, die Oltmanns auf Grund der Vegetationsorgane und der Scheitelzelle aufgestellt hat:



Es fragt sich nun, wie die vielen anderen Fucaceengattungen, die noch gar nicht oder nur mangelhaft auf die Konzeptakelentwicklung hin untersucht worden sind, in dieses Schema hineinpassen. Die wenigen Angaben, die von Gruber für *Notheia* und von Barton für *Turbinaria* vorliegen, sind ungenügend, und es wird noch sorgfältiger Arbeit bedürfen, ehe man entscheiden kann, ob, wie es scheint, die Konzeptakelentwicklung wirklich klare Hinweise auf die Verwandtschaft der Fucaceengattungen liefert.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für Botanik](#)

Jahr/Year: 1913

Band/Volume: [5](#)

Autor(en)/Author(s): Nienburg Wilhelm

Artikel/Article: [Die Konzeptakelentwicklung bei den Fucaceen. 1-27](#)