Ueber Vernarbungs- und Prolificationserscheinungen bei Meeresalgen.

Von

Ernst Küster.

Hierzu 6 Textfiguren.

Die Untersuchungen, deren Resultate ich in den vorliegenden Zeilen zu veröffentlichen gedenke, wurden theils in der „Zoologischen Station des Berliner Aquariums" zu Rovigno, theils in Berlin ausgeführt. Es ist mir eine angenehme Pflicht, dem Danke Ausdruck zu geben, zu dem mich die Direction des Berliner Aquariums durch das mir geschenkte Wohlwollen verpflichtet hat. Dank ferner schulde ich Herrn Prof. Hieronymus für die gastfreie Aufnahme in den Räumlichkeiten des Berliner Algenherbars, sowie dem Custos der Rovigneser Station, Herrn Giovanni Kossel, der durch eifrige und verständnissvolle Unterstützung meine Studien förderte.

Zweck unserer Untersuchungen war, zu ermitteln, wie sich verschiedene marine Algen nach Verletzung ihrer Thalli verhalten, wie sie sich den durch Verstümmelung beigebrachten Verlusten gegenüber schadlos zu halten suchen. Aehnliche Ziele — obschon in ungleich weiterer Fassung — verfolgt die kürzlich veröffentlichte Arbeit von Massart: La cicatrisation chez les végétaux[1]). Gleichwohl hoffen wir, noch einige neue Beiträge für die genannten Fragen bringen zu können.

I.

Theoretisch die einfachsten Folgen, welche die Zerstörung der wachsthumsfähigen Theile für die Weiterentwickelung eines einfachen Algenorganismus, beispielsweise einer Fadenalge, haben könnte, wären die, dass nach Verstümmelung der Alge die äusserste, unverletzt gebliebene Zelle die Functionen der zerstörten Theile übernimmt, und der Organismus sein Wachsthum fortsetzt „als ob nichts vorgefallen wäre". Diesem einfachsten Schema entspricht das Verhalten von Spirogyra, von Ectocarpus[2]) u. A.

---

1) Mémoires couronnés et autres mémoires de l'Acad. royale de Bruxelles. T. LVII, 1898.

2) Sauvageau, „Notes sur l'Ectocarpus (Pilayella) fulvescens". Journal de Botanique Bd. X, 1896, pag. 172, Anmerkung 1.

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05155-00147-9

Besonderes Interesse gewinnt die Frage nach der Heilung von Wundschäden, wenn es sich um einzellige Organismen, um Siphoneen handelt.

Ihrer Wichtigkeit entsprechend, ist diese Frage schon wiederholt behandelt worden.[1]) Wir wissen von mehreren Siphoneen, dass sich die durch Verwundung bloss gelegten Protoplasten schnell mit einer neuen Hülle umkleiden, für andere — wie Codium — ist von einer Fähigkeit, derartige „Vernarbungsmembranen" zu bilden, bisher nichts bekannt. Die dicken, unförmlichen Celluloseklumpen, die ich in Rovigno an verwundeten Udoteaschläuchen in grosser Anzahl beobachten konnte, legten mir die Frage nahe, ob die von Siphoneen gebildeten Vernarbungsmembranen nur deckende, schützende Eigenschaften zuzuschreiben oder ob sie auch wachsthumsfähig sind.

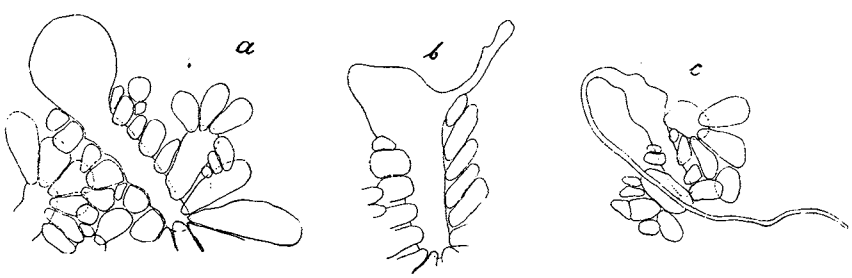


Fig. 1. Anadyomene stellata. *a*. Der Protoplast einer verletzten Zelle hat sich kugelartig hervorgebläht und mit einer neuen Membran umkleidet. *b* und *c*. Die „Vernarbungsmembranen" wachsen zu neuen Zellschläuchen aus.

Ein günstiges Versuchsobject für Untersuchungen in diesem Sinne fand ich in Anadyomene stellata, die mir in Rovigno reichlich zur Verfügung stand. Verstümmelt man eine Anadyomene mit scharfen Rasiermesserschnitten oder zerlegt man sie in schmale Streifen, so gehen die dabei verletzten kleinen Zellen sehr bald zu Grunde. Ihr Plasmagehalt fliesst aus, und die leeren Hüllen bleiben als todter Rest zurück. Die grossen, langgestreckten Cylinderzellen dagegen verhalten sich anders. Die Wunde des Primordialschlauches schliesst sich, und das Protoplasma quillt kugelförmig aus seiner Membranhülle hervor. Nach spätestens 24 Stunden ist eine neue Membran fertig gestellt (Fig. 1*a*).

1) Hanstein, Gesammelte Abhandl. Bd. IV, H. 2 („Reproduktion und Reduction der Vaucheria-Zellen"). — Klemm, „Ueber die Regenerationsvorgänge bei den Siphoneen", Flora 1894, pag. 19. — Küster, „Zur Anatomie und Biologie der adriatischen Codiaceen" ibid. Bd. LXXXV, 1898, pag. 185.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05155-00148-5

Ich habe wochenlang verletzte Thalli und neu umhäutete Protoplasten dieser Art cultivirt, ohne an den geheilten Zellen nennenswerthe Veränderungen zu beobachten. Wartet man geduldig, so sieht man schliesslich doch neues Wachsthum sich regen. An eng begrenzten Zonen wachsen die Vernarbungsmembranen zu englumigen, langen Schläuchen aus, die sich fast immer in der Richtung nach dem Thallus zurückkrümmen, sobald sie eine bestimmte Länge erreicht haben (Fig. 1*b*, *c*).

Mehr als dass den Vernarbungsmembranen die Wachsthumsfähigkeit nicht abgesprochen werden darf, ist hiermit freilich nicht bewiesen. An Halimeda habe ich die Anzeichen einer solchen Wachsthumsfähigkeit nur in vereinzelten Fällen beobachten können. Bei Udotea, deren dicke, substanzreiche Wundverschlüsse ich bereits erwähnte, habe ich niemals Aehnliches gefunden. Bei der Verschiedenheit, mit der sich Meerespflanzen an verschiedenen Standorten oft entwickeln, ist es gleichwohl möglich, dass unter andern Verhältnissen die Vernarbungsmembranen zart und wachsthumsfähig bleiben.

II.

Wird eine Luftwurzel von Renanthera an ihrer Oberfläche verwundet, so dass Velamen und Endodermis stellenweise zerstört werden, so tritt eine Regeneration der letzteren ein. Die blossgelegten unverletzten Zellen des Rindenparenchyms strecken sich in radialer Richtung, und an ihren Aussen- und Seitenwänden bilden sich die eigenartigen, hufeisenähnlichen Membranverdickungen, die für die Endodermiszellen der Luftwurzeln von Renanthera charakteristisch sind. Rindenzellen werden zu unverkennbaren Endodermiszellen, die sich von den zerstörten nur durch ihre Grösse unterscheiden.

Die Regeneration oberflächlicher Gewebeschichten nach Verletzung ist bei den höheren Pflanzen nicht gerade häufig. Ich erinnere an die trotz ihrer negativen Resultate so lehrreichen Versuche Tittmann's.[1])

Wie verhalten sich in diesem Punkte die Algen? Wie ich Massart's Abhandlung[2]) entnehme, ist eine Regeneration der kleinzelligen Rindenschichten bei den verschiedensten Roth- und Braunalgen zu beobachten: „Que ce soit une minime éraflure, une plaie pénétrante ou une coupure traversant l'organe d'outre en outre:

1) „Beobachtungen über Bildung und Regeneration des Periderms u. s. w." Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXX, pag. 116.

2) A. a. O. S.-A., pag. 13.

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05155-00149-3

qu'elle atteigne le thalle aplati du Rhodymenia, ou les fines branches du Plocamium, le stipe arrondi des Laminaria ou leur large limbe, le petit disque végétatif de l'Himanthalia ou ses lanières fertiles, — la surface dénudée se revêt d'une couche de tissu assimilateur." — Es bildet sich eine Art „Vernarbungsgewebe", das in den angeführten Fällen die zerstörte Rinde ersetzt und anatomisch wie physiologisch ihr gleicht, in andern an die Calluswucherungen des Cambiums der Dicotyledonen erinnert, in noch andern wulstige Geschwüre darstellt, auf die wir später noch eingehend zu sprechen kommen werden.

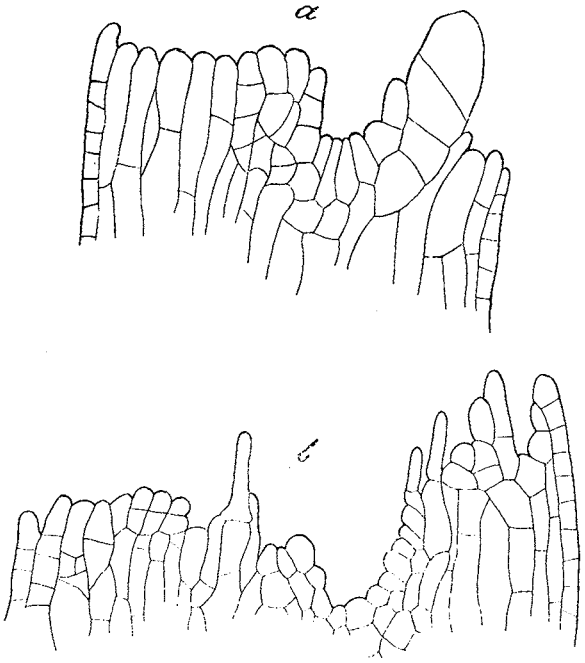


Fig. 2. Callusartiges „Vernarbungsgewebe" von Sargassum-„Blättern".

Eine Form des Vernarbungsgewebes, die den Vergleich mit Callusbildungen gestattet, lernte ich an Sargassum kennen. Werden die „Blätter" des letzteren verwundet — an jedem Exemplar findet man mehrere zerstörte Kurztriebe, — so wachsen die blossgelegten Zellen stark in die Länge und teilen sich durch unregelmässige Wände (Fig. 2).

Besonders auffällig ist die Bildung schlanker, isolirter Zellschläuche, die dem energischen Längenwachsthum einiger Zellen entsprechen und das Querschnittsbild einer Sargassumwunde oft sehr charakteristisch machen (Fig. 2*b*).

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05155-00150-4

Ich möchte hiernach mich zur Schilderung einiger interessanter Gewebewucherungen wenden, die sowohl am Ostseestrande als auch am adriatischen Meere meine Aufmerksamkeit auf sich lenkten. Es handelt sich um knöllchenförmige Auswüchse an älteren Fucusstämmchen, deren Natur mir lange räthselhaft blieb. Ueber knöllchenartige Gewebewucherungen an Meeresalgen existiert nur eine zusammenstellende Arbeit von Schmitz[1]): „Ueber knöllchenartige Auswüchse an den Sprossen einiger Florideen". Untersuchungen an Cystoclonium, Chondrus, Prionitis u. A. führten Schmitz zu dem Resultat, dass an zahlreichen Florideen durch die Thätigkeit gewisser Bacterien gallenartige Geschwülste entstehen können. Ueber ähnliche Produkte an Phaeophyceen haben Valiante[2]) und Sauvageau[3]) Mittheilung gemacht. Valiante fand auf Cystoseira opuntioides „chiazze biancastre di circa 2 decimi di millimetro di diametro ed alquanto ricresciute sulla superficie circostante", die nach ihm durch einen parasitisch auf Cystoseira lebenden Ectocarpus hervorgerufen werden. Weit grössere „Gallen" fand Sauvageau an Cystoseira ericoides, den Schädling, der sie hervorruft, nannte er Ectocarpus Valiantei.

Es lag nahe genug, ähnliche Ursachen auch bei den von mir untersuchten „Missbildungen" zu vermuthen. Aber weder konnte ich in ihnen Bacterien finden, noch auf ihnen Epiphyten, die man des Parasitismus hätte verdächtigen können. In den meisten Fällen fanden sich überhaupt keine Epiphyten. Die Knollen, wie ich sie an dickeren Stämmchen von Fucus vesiculosus und F. virsoides fand, bestehen aus einem lockeren Hyphengeflecht, das nach aussen durch keinerlei Rindengewebe geschützt, vielmehr leicht der Verwitterung und Zerstörung ausgesetzt ist. Dem entspricht, dass die äussersten Schichten sich meist gebräunt und verfallen zeigten. — Häufig sind diese Gewebewucherungen keinesfalls. Obwohl ich — besonders in Rovigno — zahlreiche Fucusexemplare durchmusterte, konnte ich mich nur in den Besitz sehr weniger „Knöllchen" bringen.

Makroskopisch ihnen fast gleich, anatomisch ihnen ähnlich sind Wucherungen, die ich im Frühjahr 1898 in grosser Zahl an Fucus

---

1) Botanische Zeitung Bd. L, 1892, pag. 624.

2) „Sopra un Ectocarpea parasita della Cystoseira opuntioides — Streblonemopsis irritans". Mitth. a. d. Zool. Station z. Neapel. Bd, IV, 1883. pag. 489. Vergl. Engler-Prantl: Natürliche Pflanzen-Familien Bd. I, 2, pag. 189, Fig. 133.

3) „Sur quelques algues phéosporées parasites". Journ. d. Bot. Bd. VI, 1892, pag. 57.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05155-00151-0

virsoides fand. Viele der fructificirenden Thallusspitzen waren algenfressenden Schnecken oder algenzerstörenden Fischen zum Opfer gefallen und auf stummelartige Reste reducirt worden. An den Scaphidien der letzteren liessen sich überraschende Umwandlungen feststellen: statt der normalen, kraterähnlichen Einsenkung sah man plastisch vortretende Geschwülste, die sich zu apothecienähnlichen, in der Mitte schüsselförmig vertieften Gebilden ausgebreitet hatten.

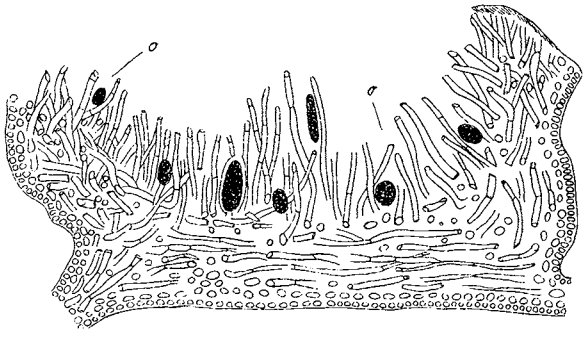


Fig. 3. Querschnitt durch eine aus den Scaphidien hervorgegangene Gewebewucherung von Fucus virsoides. — *o* Oogonien.

Fig. 3 zeigt den Querschnitt durch ein Apothecium dieser Art. Lockeres Hyphengeflecht hat den Boden der Höhlung gehoben, die Ränder sind stark aufgewulstet, die Oogonien weit über ihr ursprüngliches Insertionsniveau hinausgeschoben. Als beachtenswerth muss hervorgehoben werden, dass ich diese Geschwüre an allen verwundeten, fructificirenden Thallusenden, und nirgend anders als an ihnen gefunden habe. Der Zusammenhang zwischen vorausgegangener Verwundung und ihrer Entstehung scheint mir damit erwiesen. Gleichzeitig wird dadurch aber auch eine analoge Deutung der zuerst erwähnten Gebilde nahe gelegt. In der That glaube ich, dass alle von mir beobachteten knöllchenförmigen Auswüchse an Fucus vesiculosus und F. virsoides auf Verletzung des Thallus als ihre erste, wenn vielleicht auch nicht einzige Veranlassung zurückzuführen und als stark wucherndes „Vernarbungsgewebe“ zu deuten sind. Beobachtungen von Halidrys siliquosa bestärkten mich in dieser Annahme. An verletzten Thallusstellen sind zuweilen kugelrunde Geschwülste von der Grösse einer Erbse zu finden, die aus dicht verflochtenen, kleinzelligen Hyphen bestehen. Anderes als Exsiccatenmaterial stand mir nicht zur Verfügung. Formlose Wucherungen bescheidenen Umfanges bilden den Uebergang zwischen diesen auffälligen, grossen

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05155-00152-5

Kügelchen und der schwachen Vernarbungsschicht, deren Auftreten an den verletzten Stellen nicht überraschen kann.

Soweit ohne Experimente ein Urtheil über Entstehungsursachen gewonnen werden kann, glaube ich an der oben skizzirten Deutung der fraglichen Gebilde festhalten zu müssen.[1])

III.

Die wirksamste Art, die durch Verstümmelung beigebrachten Schäden zu heilen, ist die Prolification. Als Ersatz für den entrissenen Thallustheil lässt die Pflanze einen neuen, oder mehrere, oft sogar überraschend viele neue Thallustheile aus dem Stummel hervorspriessen. Für die höheren Pflanzen ist die gleiche Tendenz, die entrissenen Sprosstheile möglichst reichlich zu ersetzen, längst bekannt und gärtnerisch verwerthet. Jedermann weiss, dass die Knospen eines Zweiges zur Bildung von Seitentrieben angeregt werden, wenn der Zweig über ihnen abgeschnitten wird. Bei den niederen Pflanzen ist das Verhalten des Organismus nur insofern ein anderes, als bei ihnen Knospen, d. h. die für Bildung von Ersatztrieben reservirten Organe, meist fehlen. Die Arbeitstheilung der verschiedenen Gewebe steht bei ihnen eben noch auf einer primitiveren Stufe.

Wir wollen im Folgenden versuchen, uns über die Verbreitung und die verschiedenen Formen der Adventivtriebbildung bei den Algen Rechenschaft zu geben.

---

1) Wenn für Phaeophyceen bis jetzt erst so wenige gallenartige Wucherungen bekannt geworden sind, so liegt der Grund vielleicht nur darin, dass man ihnen zu wenig Aufmerksamkeit geschenkt hat. Ich möchte bei dieser Gelegenheit einer auffälligen Monstrosität gedenken, die im Herbst 1898 an Dictyopteris polypodioides im Golf von Neapel auftrat. Geeignetes Untersuchungsmaterial verdanke ich der Güte des Herrn Dr. Bitter. An stark corrodirten Thallustheilen der genannten Alge fallen dunkelbraune, kugelige Wucherungen auf. Die mikroskopische Untersuchung lehrt, dass diese aus zahlreichen, vielzelligen, oft verzweigten Rhizoiden bestehen, die sich zu kugeligen Polstern verflochten haben. Aehnliche Bildungen geringeren Umfanges treten gelegentlich auch auf dem Laubtheil des Dictyopteristhallus auf. Ob auch diese Wucherungen mit Verwundung des Thallus in Beziehung stehen, wage ich nicht zu entscheiden. — Knöllchenartige Geschwüre, die ich nicht näher untersucht habe, erinnere ich mich auch bei verschiedenen Florideen des Berliner Herbariums an den Enden abgebrochener Thallusäste gesehen zn haben. Wenn gerade die Spitzen verstümmelter Thallustheile zu Trägern derartiger Bildungen werden, lässt sich die Vermuthung nicht unterdrücken, dass in diesen Fällen auch bei den Florideen die Verwundung — wenn nicht den einzigen, so doch — den ersten Anstoss zu ihrer Entstehung gegeben hat.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05155-00153-1

Die Algengattung, deren Prolificationen zuerst die Aufmerksamkeit der Forscher auf sich gezogen haben, ist Fucus, über die wir bei Kützing[1]) eingehende Mittheilungen finden. Kützing unterscheidet für Fucus drei verschiedene Arten der vegetativen Vermehrung — richtiger: der Adventivzweigbildungen: die „Fortpflanzung durch Keimknospen (propagula)", „durch Ausschlagen des Tangkörpers (prolificatio)" und „durch Schösslinge (turiones)". Die letztgenannte Art unterscheidet sich von den anderen lediglich dadurch, dass es sich bei ihr um die von den Haftscheiben entspringenden Schösslinge handelt. Die beiden ersten hat Kützing nur auf Grund eines Beobachtungsfehlers von einander geschieden. Seine Ansicht, dass gewisse Prolificationszweige aus den Fasergrübchen des Fucusthallus hervorwüchsen, hat keine endgültige Bestätigung gefunden.[2])

Die Beziehungen zwischen Verstümmelung des Thallus und nachfolgender Prolification scheint Kützing gänzlich übersehen zu haben. A. a. O. pag. 127 lesen wir: „Jede Proles ist gleichsam als ein junges Individuum, das von der alten Pflanze lebendig geboren wird, zu betrachten, es hängt aber mit ihr noch eine Zeit lang zusammen, bis das Alte untergeht. Daher findet man nicht selten von solchen zusammengesetzten Individuen einzelne, bei denen die alte Pflanze zerfetzt oder zerfressen ist, während die jungen Proles kräftig und frisch vegetiren und oft sehr verschiedene Grösse haben".

Eingehende Mittheilungen über die Wirkung der Verletzung und Verstümmelung auf Fucus und über die Entstehung der Proles finden wir in dem genannten Werk von Oltmanns, dessen Angaben ich nichts Neues hinzuzufügen habe.

Ueber das Verhalten zahlreicher anderer Meeresalgen beim Proliferiren sammelte ich in Rovigno eine Reihe neuer Beobachtungen. Einige beachtenswerthe Fälle sollen im Folgenden mitgetheilt werden.

---

1) Phycologia generalis, 1894, pag. 124 ff. — Ich will bei dieser Gelegenheit bemerken, dass ich die in den übrigen Tafelwerken niedergelegteu Beobachtungen über Prolificationen etc. nicht berücksichtigt habe. In der Mehrzahl der Fälle gaben die Abbildungen keine genügend sicheren Aufschlüsse über die Natur gewisser Adventivzweige. Ich hielt es daher für angebracht, nur diejenigen Publicationen zu berücksichtigen, bei welchen ein verständlicher Text über die Ansicht des Verfassers aufklärt.

2) Aehnliche Angaben hat Magnus veröffentlicht (Sitzungsber. d. Ges. naturf. Freunde in Berlin, 16. Jan. 1872), die durch Reinke („Beiträge z. Kenntniss d. Tange", Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. X, pag. 341) und Oltmanns („Beiträge z. Kenntniss d. Fucaceen", Bibl. bot. Heft XIV, pag. 75 ff.) widerlegt worden sind.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05155-00154-7

Von den Siphoneen verdient Codium tomentosum unser Interesse. Sein Thallus, der bekanntlich aus langen, dicht mit einander verflochtenen Zellschläuchen besteht, verzweigt sich dichotom. Bleibt ein oder bleiben beide Gabeläste im Wachsthum zurück, so entstehen häufig tricho- und polytome Verzweigungsbilder. Daneben treten noch andere Verzweigungen auf, die sich nicht dem dichotomen Schema einordnen lassen. Ein Theil derselben erklärt sich durch die Prolification, die der Verstümmelung des Thallus folgt. Aus einem Stummel sieht man nicht selten drei oder vier Adventivtriebe sich entwickeln. Innen an den Gabelungsstellen des Thallus stösst man ebenfalls häufig auf Adventivtriebe, deren Entstehung man auf Verwundung zurückzuführen hat. Gerade die Gabelungsstellen sind bei heftigen mechanischen Einwirkungen am ehesten Verletzungen ausgesetzt.

Das Auffällige dieser Prolificationen bei Codium tomentosum scheint mir darin zu liegen, dass eine Siphonee, die kein geschlossenes Zellengefüge besitzt, sondern mit ihren einzelnen, verflochtenen Fäden nur den Habitus der Algen mit solchem nachahmt, auch noch in einem anderen, physiologischen Punkte sich mit diesen berührt.

Uebrigens sind nicht alle Adventivtriebe bei Codium tomentosum auf Verwundung zurückzuführen. Häufig sieht man an einem Gliede des Thallus dicht neben einander eine grössere Anzahl von Seitentrieben sich entwickeln, die sämmtlich auf derselben Seite des Thallus stehen, sämmtlich in einer Ebene liegen und oft hahnenkammartig sich verbreitern. Vielleicht sind hierbei Belichtungs- oder Berührungsreize im Spiele.

Für Derbesia Lamourouxii werden von Hauck[1]) „büschelig proliferirende Aestchen“ angegeben, die ich nicht aus eigener Anschauung kennen lernen konnte. Ob es sich, wie ich vermuthe, auch bei ihnen um Prolificationen handelt, zu deren Bildung die Verletzung eines Zellschlauches den Anstoss gegeben hat, muss unentschieden bleiben.

Für Dictyota ist die Bildung von Adventivtrieben bereits bekannt. Der Zusammenhang ihrer Bildung mit vorheriger Verwundung des Thallus lässt sich nicht bezweifeln. Besonders augenfällig ist er an denjenigen Exemplaren, bei welchen durch Schneckenfrass eine kleine Lücke im Thallus entstanden ist. An den angrenzenden Partieen finden sich fast regelmässig zehn, zwanzig und mehr Prolifica-

1) „Die Meeresalgen Deutschlands und Oesterreichs“ pag. 476.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05155-00155-3

tionen. Jede Oberflächenzelle ist befähigt, die Mutterzelle eines neuen Schösslings zu werden.

Bei Dictyopteris erinnert die Bildung von Adventivtrieben an die für Fucus mehrfach beschriebenen Vorgänge. Auf mancherlei Eigenthümlichkeiten werden wir weiter unten noch zu sprechen kommen.

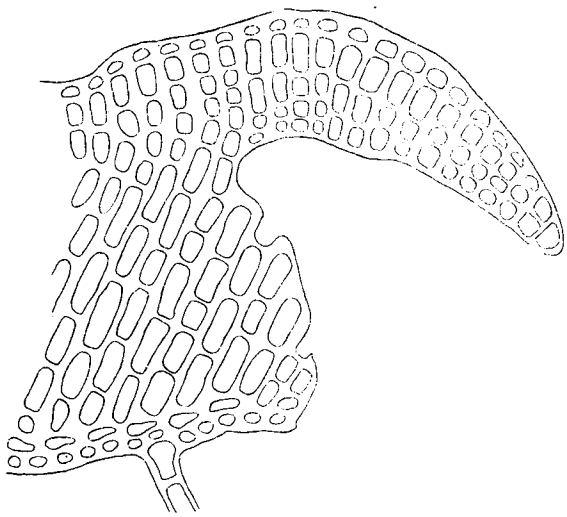


Fig. 4. Jugendlicher Adventivtrieb von Peyssonelia Squamaria im Längsschnitt.

Bei Peyssonelia bedarf es zum Auffinden der Prolificationen einiger Geduld. An Wundrändern, welche den Thallus in tangentialer Richtung treffen, findet man sie zuweilen als zungenförmige, schmale Zipfel. Fig. 4 zeigt einen solchen Adventivtrieb im Längsschnitt. Aus dem oberen Theil des alten Thallus sehen wir den neuen Trieb entstehen, dessen Gewebe zunächst noch keine dorsiventrale Differenzirung unterscheiden lässt.

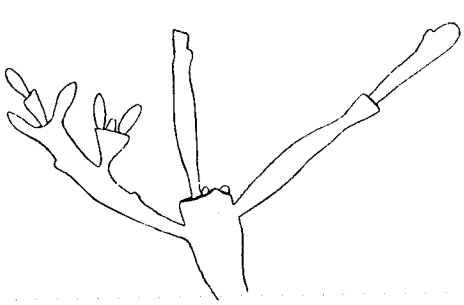


Fig. 5. Theil eines wiederholt proliferirenden Thallus von Gelidium capillaceum.

Interessant durch ihre Ueppigkeit sind die Schösslinge von Gelidium. An jeder Wundstelle bilden sich ein, zwei und noch mehr neue Triebe, die selbst alsbald wieder neue Schösslinge entwickeln, wenn ihre normale Weiterentwickelung durch abermalige Verwundung gestört wird. Normal entfaltete Gelidiumthalli gehören bei Rovigno,

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05155-00156-9

wo ich sie vorzugsweise untersuchte, zu den Seltenheiten. Thalli, die sich nach den Spuren früherer Verwundungen in fünf, zehn oder zwanzig Etagen gliedern — etwa wie es der in Fig. 5 dargestellte Thallustheil zeigt — sind ungemein häufig.

Ich will nicht durch specielle Besprechung der verschiedenen Algen ermüden und ziehe es vor, einige allgemeine Fragen zu behandeln.

Um mich über die Verbreitung des Proliferirens nach Verwundung zu orientiren, fand ich kein besseres Mittel, als eine sorgfältige Durchsicht der Algenschätze des Botanischen Museums zu Berlin. Die folgende Liste will nicht für eine vollständige Aufzählung aller Algen gelten, die auf Verwundung mit Prolification reagiren, sondern nur die weite Verbreitung dieser Erscheinung im Algenreiche zur Anschauung bringen. — Durch ihre Grösse der makroskopischen Prüfung besonders leicht zugänglich sind viele Braunalgen. Bei folgenden stellte ich proliferirende Wundränder fest:

Chordariaceae: Castagnea, Cladosiphon, Mesogloia, Liebmannia, Chordaria.
Stilophoraceae: Stilophora.
Spermatochnaceae: Spermatochnus.
Sporochnaceae: Carpomitra.
Cutleriaceae: Cutleria.
Fucaceae: Himanthalia, Myriodesma, Fucus, Xiphophora, Pelvetia, Ascophyllum, Carpoglossum, Phyllospora, Cystoseira[1]), Halidrys, Cystophora, Seirococcus, Carpophyllum, Sargassum.
Dictyotaceae: Spatoglossum, Stoechospermum, Taonia, Zonaria, Dictyopteris, Dictyota, Dilophus.

Bei Untersuchung von Ectocarpus fasciculatus fand Sauvageau[2]) einen verletzten, Sporangien proliferirenden Zellfaden.

Aus der Gruppe der Florideen mögen folgende Beispiele genügen:

Bangiaceae: Porphyra (?).
Lemaneaceae: Lemanea.
Helminthocladiaceae: Nemalion.
Gelidiaceae: Gelidium, Pterocladia, Suhria, Porphyroglossum.

---

1) Auch die von Dodel Port („Biologische Fragmente" I) und von Valiante („Le Cystoseirae del Golfo di Napoli") beschriebenen Adventivtriebe werden vielleicht als Prolificationen in unserem Sinne zu deuten sein.

2) Sur quelques algues phéosporées parasites. Journ. de Botanique Bd. VI 1892, pag. 105 (tab. IV, fig. 35).

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05155-00157-5

Gigartinaceae: Phyllophora, Stenogramma, Gymnogongrus.
Rhodophyllidaceae: Thysanocladia, Solieria, Areschougia.
Sphaerococcaceae: Curdiaea, Melanthalia, Trematocarpus, Nizymenia, Stenocladia, Calliblepharis, Gracillaria.
Rhodymeniaceae: Fauchea, Hymenocladia, Rhodymenia.
Delesseriaceae: Nitophyllum, Delesseria.
Rhodomelaceae: Amansia, Lenormandia, Laurencia.
Dumontiaceae: Dumontia.
Nemastomaceae: Nemastoma, Furcellaria, Halorachnion.
Rhizophyllidaceae: Polyides.
Squamariaceae: Peyssonelia (s. o.).

Für Polysiphonia und Ceramium ist die Entstehungsweise neuer Vegetationspunkte von Massart (a. a. O. pag. 11) beschrieben und abgebildet worden.

Die Liste bedarf keines Commentars. Nur darauf sei hingewiesen, dass es mir nicht gelang, bei den Laminariaceen, den Algen mit ausgesprochen basipetalem Wachsthum, Prolification nachzuweisen.

Die Intensität der Prolification ist bei verschiedenen Algen ausserordentlich verschieden. Bereits Oltmanns deutet bei Besprechung von Fucus und Halidrys diesen Unterschied an. Die Leichtigkeit, mit welcher Fucus und Pelvetia neue Triebe an verletzten Thallusenden zu Stande kommen lassen, steht unter den Phaeophyceen unerreicht da. Unter den Florideen ist Gelidium nebst der nahe verwandten Suhria gegen die Schäden wiederholter Verstümmelungen am unempfindlichsten. Eine ähnliche Lebenszähigkeit scheint auch — soweit Herbarmaterial zuverlässige Schlüsse gestattet — der Sphaerococcacee Carpomitra eigen zu sein.

Der Sitz der regenerirenden Kraft ist vornehmlich die Mittelrippe, wenigstens erreicht sie in dieser das Maximum ihrer Leistungsfähigkeit. Den bekanntesten und lehrreichsten Beweis dafür liefert das Verhalten von Fucus vesiculosus. Bei Fucus virsoides ist die Scheidung weniger streng, dasselbe gilt von Dictyopteris polypodioides.

Fast überall, wo eine Mittelrippe vorhanden ist, sehen wir aus ihr oder aus ihrer Nähe die Schösslinge entstehen. Oltmanns sagt bei Besprechung der Adventivsprosse von Fucus (a. a. O. pag. 77): „Ein Grund für das ausschliessliche Auftreten von Adventivsprossen an den hyphenführenden Geweben lässt sich nicht recht auffinden; vielleicht hängt das damit zusammen, dass die Sprosse auf der Laubfläche selbst keinen hinreichenden Halt finden würden, während in der Mittelrippe eine Verankerung der Adventivsprosse durch Hyphen

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05155-00158-1

erfolgt, welche an der Basis derselben auftreten, wenn sie eine bestimmte Länge erreicht haben." Die Mittelrippe enthält, wie wir aus Wille's Untersuchungen [1]) wissen, nicht nur die mechanischen, sondern auch die leitenden Elemente des Thallus. Entgegen der Vermuthung Oltmanns' möchte ich es vorziehen, die Bildung der Adventivsprosse mit dem Vorhandensein der leitenden Gewebeelemente in Zusammenhang zu bringen. Dass die Entwickelung eines oder mehrerer neuer Schösslinge für den Organismus ein erhebliches Plus im Verbrauch plastischer Stoffe bedeutet, scheint ohne Weiteres einleuchtend. Von denjenigen Thallustheilen werden wir am ehesten die Regeneration der zerstörten Theile erwarten können, welche dem Leitungssystem besonders nahe liegen und zum Zweck umfangreicher Neubildungen aus erster Quelle schöpfen können. Auch bei den Marchantiaceen [2]) sehen wir nach Verstümmelung des Thallus die Adventivtriebe der Mittelrippe entspriessen. Bei ihnen werden wir noch weniger an die Nothwendigkeit einer mechanischen Verankerung zu denken haben, als etwa bei Fucus. Will man aus Begoniablättern neue Individuen züchten, so verwundet man jene an den Nerven. — In allen Fällen sind die Leitungsbahnen das Ausschlaggebende.

Noch einen anderen Punkt haben wir bei der Frage nach dem Sitz der regenerirenden Kraft zu berühren. Bei Fucus entstehen die neuen Triebe unmittelbar an der Wandfläche. Oltmanns' Untersuchungen haben sogar wahrscheinlich gemacht, dass die äussersten, intakt gebliebenen Füllzellen durch Wachsthum und Theilung die neuen Triebe zu Stande kommen lassen. Dass aber nur die äussersten unverletzten Zellen bei einer Verwundung zu Neubildungen angeregt werden, ist keineswegs durchgehends der Fall. Ich will die Beispiele nicht häufen und nur einige Fälle erwähnen. Dictyota reagirt auf Verwundung mit Bildung zahlreicher Adventivtriebe, die sich in der Nähe der Wunde aus beliebigen Oberflächenzellen bilden. Bei Dictyopteris sieht man ungemein häufig die Adventivtriebe nicht an den vernarbten Wundstellen selbst, sondern einige Millimeter von diesen entfernt auf der Mittelrippe entstehen. Auf zahlreichen arg verstümmelten Exemplaren habe ich diese Form der Prolification so häufig wiederkehren gesehen, dass eine voreilige Folgerung meinerseits

1) Bidrag til Algernes physiologiske Anatomi. (Svenska Vetensk. Akad. Handl. XXI, 1885).

2) Vgl. Vöchting, „Ueber die Regeneration der Marchantiaceen". Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XVI pag. 367.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05155-00159-9

betreffend den Zusammenhang zwischen Verwundung und Prolification ausgeschlossen erscheint. Bei manchen Individuen war diese Form der Prolification die einzige.

Dictyopteris gehört zu denjenigen Algen, deren Mittelrippe normaler Weise bereits — ohne vorausgegangene Verletzung — zur Bildung von Adventivtrieben befähigt sind. Wenn nach Verstümmelung des Thallus Adventivtriebe zur Entwickelung kommen, so hat demnach also die Mittelrippe durch die Verletzung keine neuen, vorher ihr fremden Eigenschaften oder Fähigkeiten gewonnen, sondern nur die ihr innewohnenden potentiellen Fähigkeiten actuell werden lassen. Ebenso wie Dictyopteris verhalten sich Delesseria u. v. A. Es frägt sich nun, ob vielleicht alle Algen sich hierin gleichen und beim Proliferiren durch Verwundung nur eine Fähigkeit zum Ausdruck bringen, die ihnen mehr oder weniger ausgesprochen auch vorher schon eigen war. Diese Frage ist zu verneinen. Als ein Beispiel statt vieler sei Gelidium genannt, dessen hohe Leistungsfähigkeit im Proliferiren wir bereits besprachen. Nach allem, was sich bei meinen Studien in Rovigno über Gelidium capillaceum in Erfahrung bringen liess, treten bei diesem Prolificationen nur nach Verwundung, niemals am unverletzten Thallus auf.

Wären unsere Kenntnisse über die Adventivtriebbildungen der verschiedenen Algen und Algengruppen weniger mangelhaft als sie es in Wirklichkeit trotz aller Bemühungen sind, so würden wir zwei Gruppen aufstellen können: die Vertreter der einen *sind* auch in unverletztem Zustand proliferirfähig und machen von dieser Fähigkeit besonders nach Verstümmelung Gebrauch (Dictyopteris u. A.), die anderen *werden* proliferirfähig erst durch und für den Fall der Verstümmelung. Vielleicht würde von solchen und ähnlichen Gruppirungen, die sich auf physiologische Merkmale gründen, auch die Systematik profitiren können.

Bei Fucus u. A. sind alle Theile des Thallus gleichermaassen proliferirfähig. Bei höher organisirten Fucaceen constatiren wir einen beachtenswerten Unterschied im Verhalten der Lang- und Kurztriebe: die *verschiedenen Theile* des Thallus sind *ungleichwerthig* in Bezug auf das Proliferiren. Sargassum proliferirt selten und dann nur bei Verletzung der Langtriebe. Die blattähnlichen Kurztriebe proliferiren niemals. Ich habe eine hinreichende Anzahl von Sargassumpflanzen hierauf geprüft, um für das Ausbleiben der Prolification an den „Blättern" Gesetzmässigkeit in Anspruch nehmen zu können. An letzteren bildet sich bei Verwundung nur ein Vernarbungsgewebe.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05155-00160-9

Dasselbe Verhältniss finden wir bei Cystoseira, Carpophyllum u. A. Bei Phyllospora proliferiren auch die Kurztriebe. Eine durchgehende Regel für das Eintreten oder Ausbleiben der Prolification an den Lang- und Kurztrieben der Fucaceen lässt sich aus dem thatsächlichen Befund nicht abstrahiren, was bei der Mannigfaltigkeit der unter dem Sammelnamen „Kurztriebe" zusammengefassten Organformen nicht überraschen kann. Böte sich Gelegenheit zur eingehenden Untersuchung der höheren Fucaceen, so liesse sich nach den angedeuteten Gesichtspunkten vielleicht eine prägnantere Umgrenzung des Begriffs der Kurz- und Langtriebe für die Fucaceen gewinnen.

Die Richtung einer Wunde ist nicht immer gleichgiltig. Fucus vesiculosus entwickelt seine Proles, gleichviel ob ein Querriss seinem Thallus ein Stück entrissen oder ob ein Längsriss ihn in der Mittelrippenregion gespalten hat. Auch in letzterem Falle reagirt der Organismus „auf Verstümmelung" und sucht durch Prolification Ersatzglieder zu bilden, obwohl er nichts verloren hat. Andere Algen sind hierin feinfühliger. Bei Peyssonelia, Taonia u. A. ist eine Spaltung des Flächenthallus in der Richtung des Radius ein Vorgang, welcher den genannten Algen erst zu ihrem charakteristischen Habitus verhilft. Aehnlich wie beim Musablatte ist eine solche Zerschlitzung kein Ereigniss, das Schädigungen irgend welcher Art mit sich bringt, sondern ein normal physiologischer Vorgang. Prolification ist dem entsprechend an Radialrissen durch die genannten Algenkörper nicht zu erwarten. Bei Querrisswunden stellen an Taonia atomaria Adventivtriebe sich ein, die Prolesbildung bei Peyssonelia fand oben schon Erwähnung. — Die kleinen wimperartigen Triebe, die sich an den Längsseiten der keilförmigen Thallustheile von Taonia bilden, stehen mit den Prolificationen in unserem Sinne nicht auf derselben Stufe.

Nachdem wir das Phänomen der Prolification bei den Meeresalgen nach verschiedenen Gesichtspunkten hin untersucht haben, möge ein Wort über seine teleologische Bedeutung den Schluss machen. Den „Zweck" der Prolification nach Verwundung, an dem kaum ein Zweifel auftreten kann, müssen wir, wie Eingangs bereits gesagt wurde, in dem Verlangen der Pflanze suchen, ihrem verstümmelten Leib seine Vollständigkeit wieder zu geben und die Gesammtfunctionen des Organismus wieder auf die alte Höhe zu bringen. Was durch algenfressende Thiere — diese dürften in erster Linie in Frage kommen — zerstört wird, muss ersetzt werden. Ueber die Schädlinge der Algen, wie überhaupt über die Beziehungen zwischen mariner Thier- und mariner Pflanzenwelt, wissen wir vorläufig herzlich

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05155-00161-5

wenig. Wir wissen nicht, welche Algen vornehmlich den Angriffen der Thiere ausgesetzt sind, und ebenso wenig, welche gegen Thierfrass gefeit sind und durch welche Mittel. Zugegeben, dass durch die Prolification Ersatz der verlorenen Thallustheile angestrebt wird, werden wir in den intensiv proliferirenden Algen diejenigen vermuthen dürfen, die den Angriffen der Algenschädlinge am meisten ausgesetzt sind — ich denke dabei vornehmlich an Fucus, Pelvetia und Gelidium. Das Verhalten der minder lebhaft oder gar nicht proliferirenden Algen andererseits werden wir darauf zurückführen, dass diese Pflanzen gegen Verstümmelung durch Thiere besser geschützt sind und daher weniger oft oder gar nicht in die Lage kommen, für entrissene Thallustheile Ersatz schaffen zu müssen. — Auf experimentellem Wege wird zu ermitteln sein, in welchem Umfange die angedeuteten Beziehungen thatsächlich existiren.

IV.

Die im vorigen Abschnitt besprochenen Adventivtriebbildungen verbleiben lebenslänglich an dem Thallus, der sie erzeugt hat. Von einer vegetativen Fortpflanzung, wie Kützing es wollte, kann bei ihnen nicht die Rede sein.

Es frägt sich nun, ob eine solche Fortpflanzung in allen Fällen ausgeschlossen bleibt, oder ob der durch Verwundung gereizte Thallus unter Umständen auch selbständige Individuen entstehen lassen kann, wie etwa das Begonienblatt, das wir bereits an anderer Stelle zum Vergleich heranzogen.

In der That begegnen wir auch bei den Algen analogen Vorgängen. Einen interessanten Fall beschreibt Sauvageau[1]), der bei Myrionema vulgare aus einem verletzten Zellfaden eine neue, selbständige Pflanze sich entwickeln sah.

Eine weitere auffällige Form der vegetativen Vermehrung beobachtete ich in Rovigno an einigen Exemplaren von Padina Pavonia, deren arg zerfetzte Thalli durch die Verwundung zur Bildung neuer Individuen angeregt schienen. Diese erfolgte so reichlich, dass die Unterseite des mütterlichen Thallus stellenweise wie mit einem sammetartigen Bezug sich ausgestattet zeigte.

Die Entwickelung der jungen Thalli wird durch Fig. 6 veranschaulicht. Zellen der unterseitigen Oberflächenschicht wachsen zu papillösen Vorsprüngen aus, die zunächst durch Quertheilungen zu mehr-

1) Sur quelques Myrionemacées, Annales des Sciences naturelles Série VIII T. V 1898, fig. 1.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05155-00162-1

zelligen Gebilden heranwachsen. Es entsteht so ein junger Thallus mit Scheitelzellenwachsthum, dessen Aufbau ohne Weiteres an die von Reinke[1]) abgebildeten Jugendformen des Padinathallus erinnert. Die unteren Zellen des jugendlichen Individuums entsenden später Wurzelhaare und die Thalli lösen sich alsdann von der Mutterpflanze ab. In anderen Fällen werden die Zellen der unterseitigen Oberflächenschicht zu langen, vielzelligen, oft verzweigten Zellfäden, die durch Zelltheilungen in der Längsrichtung charakterisirt sind. An verschiedenen Stellen wachsen, wie Fig. 6 zeigt, brutknospenartig dieselben jugendlichen Thalli hervor, die wir vorhin aus der Mutterpflanze unmittelbar entstehen sahen. Die weitere Entwickelung ist bei beiden Formen dieselbe: es folgt Wurzelhaarbildung und Ablösung der Tochterpflanzen. — Trotz aller Verschiedenheiten wird die letztgenannte Entstehungsweise an die vergleichbaren Vorgänge bei „Desmotrichum II“[2]), die vegetative Vermehrung von Symphoricoccus radians[3]) u. A. erinnern. — Fig. 6 *c* zeigt einen jungen

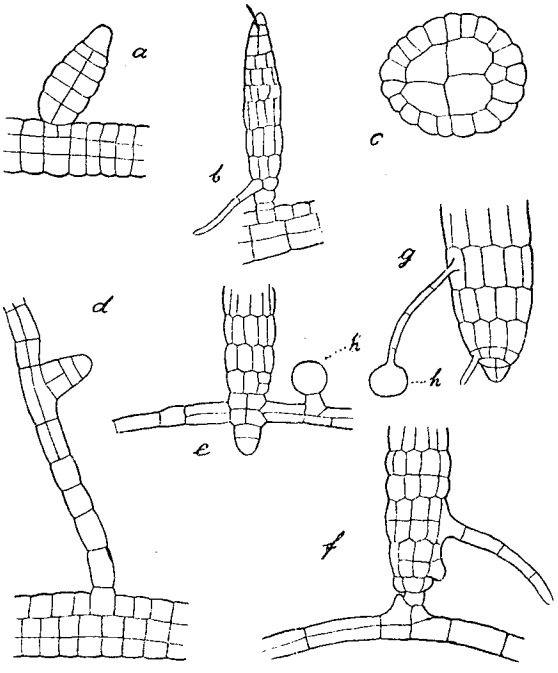


Fig. 6. Entwickelung der auf vegetativem Wege entstehenden jungen Thalli von Padina Pavonia. *a*, *b* Individuen, die unmittelbar aus einer Oberflächenzelle des mütterlichen Thallus entstanden sind. *c* Querschnittsbild eines jungen Thallus. *d*—*g* Individuen, die aus rhizoidartigen Zellfäden entstehen. *d* erste Anlage eines Thallus. Bei *h* die zu Haftorganen umgewandelten Wurzelhaare.

1) „Entwickelungsgeschichtl. Untersuchungen über die Dictyotaceen des Golfs von Neapel.“ Nova acta d. Leop. Carol. Akad. Bd. 40 tab. III fig. 25, 26. Vgl. Engler-Prantl, Natürl. Pflanzenfam. I, 2. S. 294.

2) Reinke, „Unters. über die Cutleriaceen des Golfs von Neapel“. Ibid. pag. 78 Tab. XI, Fig. 7.

3) Reinke, Atlas deutscher Meeresalgen, Tab. 2, Fig. 1b. Vgl. Engler-Prantl, Natürl. Pflanzenfam. I, 2. pag. 220.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05155-00163-7

Padinathallus im Querschnitt. Wir unterscheiden an ihm kleine Aussenzellen und weitlumige Innenzellen. Sein Aufbau ist radiär.

Auffallend sind die kugeligen Köpfchen, zu welchen sich die Endzellen der Wurzelhaare oft umgestalten (Fig. 6 *h*). Ich bin geneigt, in ihnen Haftorgane zu sehen.

Wollten wir mit unseren Fragen nach den Wirkungen der Verwundung auf das Wachsthum der Meeresalgen noch einen Schritt weiter gehen, so kämen wir zu dem Kapitel der vegetativen Vermehrung durch gewaltsame Zerstückelung — einer Wirkung, die bei den Meeresalgen weit verbreiteter zu sein scheint als bisher bekannt. Die Erörterung dieses Punktes gehört nicht mehr zu unserer Aufgabe. Es genüge, an die für Haplospora globosa, Phloeospora tortilis u. A. beschriebenen Vorgänge zu erinnern.

Rückblick.

Im Interesse der Uebersichtlichkeit möge eine kurze Recapitulation den Schluss unseres Aufsatzes bilden.

1. Vernarbungsmembranen an verletzten Zellen sind bereits an verschiedenen Siphoneen beobachtet worden. Wachsthumsfähigkeit dieser Membranen wurde für Anadyomene und Halimeda constatirt.

2. Vernarbungsgewebe sind überall im Algenreiche häufig. Von den blossgelegten Zellen des Thallusinnern werden die kleinzelligen Rindenschichten regenerirt (Massart). Als Vernarbungsgewebe haben wir die knöllchenförmigen Auswüchse am Thallus gewisser Braunalgen gedeutet, besonders die an Fucus und Halidrys.

3. Prolification nach Verwundung ist bei Phaeophyceen und Rhodophyceen weit verbreitet. Wir fanden sie bei den Siphoneen, den Fucaceen, Dictyotaceen und den verschiedensten Florideenfamilien, sogar bei den Vertretern des Squamariatypus. Besonders häufig — bei manchen Algen ausschliesslich — entspringen die Adventivtriebe der Mittelrippe, welche die leitenden Gewebselemente enthält. Bei manchen hochorganisirten Fucaceen sind lediglich die Langtriebe proliferirfähig. Bei Verletzungen in verschiedener Richtung verhalten sich einige Algen verschieden: an Taonia z. B. treten nur nach Querrissverwundung Adventivtriebe auf. Die Intensität der Prolesbildung ist ebenfalls verschieden. Am lebhaftesten erfolgt sie bei Fucus, Pelvetia und Gelidium.

4. Vegetative Vermehrung bei Padina Pavonia. Beschreibuug der verschiedenen Entwickelungsstadien.

Berlin, Botanisches Institut der Universität, Februar 1899.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05155-00164-3

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1899

Band/Volume: 86

Autor(en)/Author(s): Küster Ernst

Artikel/Article: Ueber Vernarbungs- und Prolificationserscheinungen bei Meeresalgen. 143-160