

ÜBER HOLOKARPIE BEI DEN CAULERPACEEN.

Von

R. DOSTÁL

(Brünn).

Mit 16 Textabbildungen.

(Eingegangen am 25. Februar 1929.)

Das Befremdendste an der Bildung der Fortpflanzungsorgane bei den Caulerpaceen ist nach meiner Ansicht die Tatsache, daß in jedem Falle das ganze so weitgehend differenzierte Individuum nach der einmaligen Ausbildung der Fortpflanzungszellen zugrunde geht, indem nicht nur die Teile, die die Schwärmer erzeugen, sondern auch diejenigen, deren Inhalt dazu nicht geeignet ist, sich zersetzen. Diese, wenigstens physiologisch vollkommene Holokarpie ist bei Vertretern so hoch differenzierter Algenformen so unerwartet, daß sie ohne Zweifel als Grund anzusehen ist, warum Fruktifikationsorgane bei dieser Algengruppe so lange vergebens gesucht wurden. Und doch scheinen sie keine Seltenheit zu sein, denn ich habe sie während meines zur rechten Zeit gewählten zweimaligen Aufenthaltes an der *Caulerpa*-Lokalität (1927, 1928) in Villefranche-sur-Mer in zahlreichen Fällen beobachtet.

In dieser Arbeit will ich das früher von mir meist nur auf konserviertem, aus nicht gut gelungenen Kulturen hervorgegangenem Material Beobachtete und vorläufig Beschriebene (DOSTÁL 1928) nach erneuten Untersuchungen am reichlichen lebenden Material vervollständigen. Der Kürze halber will ich mich bloß auf die Beobachtungen und Versuche beschränken, die ich im verflossenen Jahre an verschiedenen Standortmodifikationen von *Caulerpa prolifera* und an der kleinen Form, die ich auf Grund von Versuchen und einjährigen Beobachtungen als eine neue Art (*C. Ollivieri*) ansehe (DOSTÁL 1929), ausgeführt habe.

1. Die Fruktifikationsperiode.

Vom 16. August bis 3. Oktober 1928 habe ich fast täglich eine bedeutende Menge von Pflanzen aus verschiedenen Lokalitäten der Bucht von Villefranche in der anliegenden zoologischen Station durchgesehen. Insbesondere gab mir der schlammige Boden des Hafens (Port de la Darse) eine reichliche Menge der sogenannten Schlammform, während die die Hafeneinfahrt umgebenden Mauern und Steine auf der inneren Seite des Molo ein beschränkteres Material von Pflanzen, die auch ohne Zer-

trümmerung der einzelnen Exemplare nicht so leicht zu erreichen waren, lieferten. Diese Pflanzen wurden meist aus der Tiefe von 2,5—4 m gewonnen. Der gegenüberliegende Strand dieser Bucht (besonders unter der Villa Rocca Marina) gab mir die Gelegenheit, eine große Anzahl von Pflanzen der kleinen Form, *C. Ollivieri*, unmittelbar zu beobachten, die bei der Tiefe von 5—70 cm leicht mit der Hand zu erreichen waren, etwas weiter jedoch auch in der Tiefe über 2 m den steinigen oder sandigen Boden bewachsen.

Während im Jahre 1927 bereits vom 25. August an fertile Pflanzen beobachtet wurden, hat der harte Winter 1928 auch die *Caulerpa*-Entwicklung bedeutend verzögert, so daß die erste Andeutung von fertilen Exemplaren von *C. prolifera* erst am 28. August zu sehen war, und zwar an der neuen, künstlichen Lokalität dieser Alge, die an der Station entstand, wo das reichliche, nicht benutzte Material meiner Untersuchungen vom Jahre 1925 und 1927 weggeworfen wurde. Im ersterwähnten Jahre handelte es sich sicher nur um sterile Pflanzen, die sich an diesem früher *Caulerpa*-freien Standort angesiedelt haben und bald zur Fruktifikation übergingen. Die Form dieser Pflanzen, gleichgültig, ob sie aus den Resten der Schlamm- oder Stein- und Mauerpflanzen entstanden, entsprach der Beschaffenheit dieser Lokalität, d. h. dem steinigen Untergrund und den Mauern des kleinen Molo; denn alle Pflanzen sahen der Mauerform gleich aus. Zwischen diesen Pflanzen mit langen Rhizomen, länglichen, meist proliferationsfreien, zum Teil auch schief gebrochenen Blättern wurden bereits am 28. August fertile Exemplare gefunden, und dem entspricht, daß auch im Hafen zuerst die Mauerform, und zwar am 30. August und 1. September, einige fertile Exemplare zeigte. Die Stein- oder Mauerform ist danach zur Bildung der Fruktifikationsorgane früher fähig als die Schlammform, da an dieser zu dieser Zeit trotz Durchsuchens eines großen Materials keine Spur davon gefunden werden konnte. Am 3. September wurden nur entleerte Exemplare an der Mauer vor der Hafeneinfahrt gesammelt, die größtenteils bereits weiß waren, mit Ausnahme einiger, besonders an der Basis der Blätter hervortretender dunkelgrüner Flecke, aus denen nach Anstechen der Membran wolkenartig eine große Menge von Schwärmern entwich, die sich im hängenden Tropfen lebhaft bewegten. Auch an den darauffolgenden Tagen konnten keine neuen fertilen Pflanzen festgestellt werden.

Erst am 8. September wurde eine größere Anzahl von fertilen Pflanzen mit jungen Papillen an demselben Standort abgerissen, gleichzeitig jedoch auch im Hafen selbst einige wenige fertile Exemplare von der Schlammform gesammelt, die hier eine üppige Vegetation, gleich einer Wiese, aufweist. Es traten also an dieser Lokalität fertile Pflanzen mit einer Verspätung von etwa 10 Tagen, und zwar zuerst auch nur spärlich auf, was auch vom am 10. September gesammelten Material gilt. Eine

größere Anzahl von fruktifizierenden Pflanzen wurde vom Schlamm-
boden des Hafens (de la Darse) erst am 13. September aufgehoben, wäh-
rend in den darauffolgenden Tagen nur zersetzte Reste, aber keine neuen
fertilen Pflanzen gefunden werden konnten. Erst am 20. September fing
wieder eine relativ sehr starke Umwandlung vegetativer Pflanzen in
fertile an, an welchem Tage es gelang, eine größere Anzahl von Pflanzen
mit den ersten Papillenanlagen in Form von winzigen weißen Flecken
von Meristemplasma bis zu bereits etwas hervortretenden, schon am vor-
hergehenden Tage angelegten Papillenanfängen zu erhalten. Am folgen-
den Tage (21. September) wurden nur Pflanzen mit völlig entwickelten
Papillen, aber meist noch normal gefärbten Blättern gesammelt, während
am 22. September die überwiegende Mehrzahl von fertilen Pflanzen be-
reits weiß verfärbt war. Durch diesen Farbenumschlag wurden fertile
Pflanzen zwischen steril gebliebenen in der Tiefe von 2—3 m auch aus
dem Boot sehr gut sichtbar, und so wurde es leicht möglich, ungefähr
300 zum Teil bereits entleerte und turgorlose Exemplare zu sammeln,
deren Papillen geplatzt und noch mit dünnflüssigen Schleimmassen be-
deckt waren, während unter grünen Pflanzen, deren ebenfalls eine be-
deutende Anzahl an diesem Tage untersucht wurde, nur eine kleinere
Anzahl zwar mit ausgewachsenen Papillen versehen, jedoch noch turges-
zent und grün oder nur netzartig weiß gefärbt war, deren Entleerung
sich also um einen Tag verzögert hat. Trotz eifrigen Suchens wurden
keine Pflanzen mit Papillenmeristemen oder kleinen Anfängen gefunden.
Auch die *Caulerpa*-Vegetation an der Mauer und den Steinen bei der Ein-
fahrt in den Hafen und in der Nähe der Station wurde durchgesehen, aber
vergeblich, da die früher zustandegekommene Fruktifikation an diesem
Substrat auch früher erloschen war. Dagegen wurden im Schlamm-
boden des Hafens etwa 5, an einigen Stellen noch mehr Prozent von allen Pflan-
zen (abgeschätzt nach der vergleichbaren Größenentwicklung fertiler
Exemplare) an diesem Tage fertil beobachtet. In den drei darauffolgen-
den Tagen konnten nur Trümmer von fertilen Pflanzen, deren Menge
noch im Hafen am 22. September gelassen wurde, gefunden werden. Am
25. September wurden nur sehr spärliche Reste von zersetzten Blatt-
stielen und Rhizomen, die im Rhizomgeflecht steril gebliebener Pflanzen
hängen blieben, bemerkt. Einige noch grüne papillenträgende Pflanzen
wurden erst wieder am 27. September beobachtet, ebenso wie am folgen-
den Tage einige, durch Entleerung der Schwärmer bereits verblaßte
Exemplare, womit hier nach meinem Dafürhalten die Fruktifikation von
C. prolifera in diesem Jahre ihr Ende genommen hat, denn es wurden bis
zur Abreise (am 4. Oktober) auch nach sorgfältiger Durchsicht dieser
Standorte keine fertilen Pflanzen mehr gefunden.

Nach diesen sowie den vorjährigen Beobachtungen dauert die Periode
der Fortpflanzung bei *C. prolifera* nicht viel länger als einen Monat, wobei

über den Zeitpunkt auch die Standortsverhältnisse entscheiden können. Dasselbe mag auch von der anderen Art, die gleichzeitig verfolgt werden konnte, gelten. *C. Ollivieri* zeigte bereits am 22. August an mehreren Exemplaren Papillen, und von diesem Tage an wurden fertile Stöcke bis zum 18. September beobachtet, aber auch bei dieser Form verschwand in der zweiten Septemberhälfte die Fähigkeit zur fertilen Umbildung vollständig. Im ganzen war es, wie bemerkt, viel leichter, fertile Exemplare dieser Art zu beobachten, besonders auch aus dem Grunde, daß sie viel gleichmäßiger entstanden und die Beschaffung eines bedeutenden Materials, das zum Auffinden einiger weniger fertilen Pflanzen fast immer nötig ist, wegen der ganz geringen Dimensionen viel leichter war. Doch waren auch bei *C. Ollivieri* in einigen Tagen unter vielen hundert Exemplaren fertile Pflanzen, in welchem Stadium der Fruktifikation auch immer, überhaupt nicht zu finden; so war es der Fall am 27. August, am 1., 5., 7. September. Dagegen konnten am 29. August, am 9. und 14. September verhältnismäßig viele papillenträgende Stöcke gesammelt werden. Diesen drei stärksten Fruktifikationstagen von *C. Ollivieri* entsprechen diejenigen der *C. prolifera*, die jedoch anders gelegen waren (z. B. bei der Schlammmform 8., 13., 20. September).

Da die sorgfältige Durchsicht eines bedeutenderen Materials aus den Villefrancher Lokalitäten bereits sehr viel Zeit beanspruchte, konnte von anderen Standorten nur ein einziger, der mir nach der freundlichen Mitteilung des Herrn Prof. G. OLLIVIER als der interessanteste erschien, besucht werden. Es handelt sich um einen kleinen Hafen, le Croton, bei Juan les Pins (bei Antibes), wo ich beide Arten, *C. prolifera* und *Ollivieri*, in gleichmäßiger Entwicklung beobachten konnte. *C. Ollivieri* wurde bei diesem Besuch am 16. September an Ort und Stelle dank der viel gleichmäßigeren Fruktifikation fertil gefunden, während *C. prolifera*-Pflanzen sämtlich noch steril waren; aber ins Laboratorium übertragen, zeigten sie an einem Exemplar zahlreiche Papillen und eine schöne Netzaderung am 21. September, also an demselben Tage, an dem auch im Hafen von Villefranche die stärkste Fruktifikation zu sehen war.

Nach diesen Beobachtungen bildet *Caulerpa* die Fruktifikationsorgane Ende August und besonders im September, und zwar schubartig in der ganzen Gegend. Ende September verschwindet diese Fähigkeit, so daß ich z. B. während meines Aufenthaltes an derselben Station im Oktober und November 1925 trotz aufmerksamer Durchsicht einer großen Menge von Pflanzen und ausgedehnten Kulturen keine Andeutung von diesen Erscheinungen wahrnehmen konnte. Sicher fruktifizierte *Caulerpa* auch im Jahre 1925, was ich aus folgendem schließe. Werden gewöhnliche *Caulerpa prolifera*-Pflanzen aus stillem oder wenig bewegtem Wasser in strömendes Wasser übertragen, so werden infolge der Abwanderung des chlorophyllhaltigen Plasmas in die basalen Teile die

oberen Thallusteile (Prolifikationen und überhaupt Spreiten) schließlich völlig weiß. Da dieses auch mit dem auf mein Ersuchen schon vor meiner Ankunft vorbereiteten Laboratoriumsmaterial geschah, habe ich bei dieser Gelegenheit gehört, daß vor einiger Zeit solche vollkommene Verblassung der Pflanzen auch im Meere häufig war, was man sich als Folge der damals herrschenden hohen Temperatur, also als eine pathologische Erscheinung auslegte. Bestimmt handelte es sich aber im Meere um fertile, bereits entleerte Pflanzen, da sich zu dieser Zeit an ursprünglichen Standorten nie eine so hochgradige (pathologische) Verblassung steriler Pflanzen, die höchstens auf ganz vereinzelte älteste (vorjährige) Blätter und Prolifikationen überhaupt beschränkt bleibt, äußert. Beim näheren Zusehen ist allerdings die pathologische Verblassung steriler Pflanzen von derjenigen der fertilen Pflanzen leicht zu unterscheiden.

Die weißen, etwa 1—3 cm breiten, manchmal aber auch noch breiteren Flecke in der *Caulerpa*-Wiese konnten auch den oberflächlichen, nicht näher interessierten Beobachtern nicht entgehen. Herrn Vizedirektor der Station, Dr. G. TRÉGOUBOFF, danke ich für die freundliche Angabe, daß er bereits seit 10 Jahren solche weiße Stellen an dem *Caulerpa*-Rasen bemerkt hat. Etwas vollständiger ist die Beobachtung von RAPHÉLIS (1924) an *Caulerpa prolifera* in Cannes, wo an dieser im September gelbe, an Ton zunehmende Flecke erscheinen, die alsbald die ganze Pflanze ergreifen und zum Verschwinden bringen. Diese Beobachtung, die außerdem einer Korrektur betreffs der Holokarpie erfordert, bezieht sich nach meiner Ansicht auch auf die nach dem Schwärmerentleeren absterbenden Pflanzen, deren Fruktifikation diesem Forscher entging (er schreibt nämlich einige Zeilen vorher über die Vermehrung dieser Alge nur durch Prolifikationen, „dont il faudra sans doute renoncer à connaître la reproduction sexuée“). Zu bemerken ist allerdings, daß sich die auch in Algenschlüsseln (PRINTZ 1927) nicht selten zu lesende Ansicht, die *Caulerpaceen* entbehrten der Schwärmzellen, so stark eingebürgert hat, daß auch wahrscheinlich nicht wenige Beobachter, die Pflanzen mit tausenden fertigen Schwärmern vor sich hatten, sie für pathologische, absterbende Pflanzen hielten und nicht näher beobachtet haben¹. Den Grund dafür sehe ich in der Holokarpie, die diese Algen-

¹ Mir ist es zuerst (im August und September 1927) ebenso gegangen, denn ich habe den grünen Blättern mit Papillen und unvollständig in der Kultur entwickelten Schwärmern mehr Aufmerksamkeit geschenkt als den weißlichen, bald vergilbenden und absterbenden, aber noch mit zahlreichen wohlentwickelten Schwärmern versehenen Pflanzen, die ich in großer Menge an gewissen Tagen im Meere fand. Zum Fund der *Caulerpa*-Schwärmer möchte ich noch folgendes bemerken. Bekanntlich hat man sich viel bemüht, diese Bildungen zu finden. Zuletzt schreibt darüber J. REINKE in seiner vergleichenden Monographie der *Caulerpa*-Gattung, als sein Suchen der *Caulerpa*-Schwärmer vergeblich war: „Ich bin geneigt zu glauben, daß es eine vergebliche Hoffnung ist, ihre Entdeckung von

gruppe in die nahe Verwandtschaft von Valoniaceen bringt, bei denen analoge Erscheinungen hervortreten.

Fertile Pflanzen erkennt man zuerst an der Bildung charakteristischer Entleerungspapillen, später aber noch viel leichter an den Umlagerungen des chlorophyllhaltigen Plasmas, schließlich an der weißen Farbe der völlig entleerten Pflanzenteile und der raschen Zersetzung der fertilen Individuen.

der Zukunft zu erwarten, . . . sollte sie noch gemacht werden, es würde mich freuen, dies zu erleben“ (1910, S. 69). Mich haben jedoch gewisse morphotische Eigenschaften des *Caulerpa*-Materials zur Überzeugung geführt, daß diese Alge außer der vegetativen noch eine andere Vermehrung besitzen müsse. Und wenn ich im Oktober und November 1925 weder bei der aufmerksamen Durchsicht eines bedeutenden Materials noch bei den Kulturen in verschiedenen Außenbedingungen, die auch im folgenden Winter in Brünn fortgesetzt wurden, diese Organe entdecken konnte, so entschloß ich mich, meinen Aufenthalt auf dem *Caulerpa*-Standort auf den Sommer, bzw. dann auf den Frühling zu verschieben, um nach und nach die ganze Vegetationsperiode zu erschöpfen. Ähnliches planmäßiges Suchen müßte allerdings auch in anderen Fällen der noch unbekannteren Fortpflanzung zum Ziele führen.

Von meinem Erfolg im Sommer 1927 (vom 25. August bis 18. September) habe ich in der tschechischen naturwissenschaftlichen Zeitschrift *Vesmír* (Dezembernummer 1927) berichtet und eine allerdings sehr kurze Bemerkung auch meiner Mitteilung über die Formvariation von *Caulerpa* in Villefranche (C. r. Acad. Sci., Sitzung vom 28. November 1927) beigefügt, die jedoch, da sie den bewilligten Raum überschritt und nicht genug überzeugend aussah, weggelassen wurde. Zu bekennen ist, daß die Fruktifikationsverhältnisse bei *Caulerpa* so stark von den für andere Siphoneen bisher bekannten abwichen, daß sie in knapper Form beschrieben eine Skepsis erwecken konnten, um so mehr als sich schon in der Sitzung dieser Akademie am 18. Oktober 1837 C. MONTAGNE bemühte, von dem allerdings falschen Fund der Schwärmer an getrocknetem Material von *C. Webbiana* zu überzeugen. Aus seinen Worten „les choses les plus simples et qui crèvent les yeux sont souvent les plus difficiles à trouver“ (Ann. sci. natur. 9, 141 [1838]) erhellt, daß schon vor 100 Jahren das Auffinden der *Caulerpa*-Schwärmer sehr interessierte. Doch waren meine am lebenden Material gemachten Beobachtungen so deutlich, daß auch der einfache Fischer, dem ich einmal die weiß gefleckten fertilen Pflanzen gezeigt hatte, mir solche im Meere zu günstiger Zeit leicht auffinden konnte.

Meine gleich daran in dieser Zeitschrift veröffentlichte Mitteilung (Planta, Heft vom 2. Mai 1928) gab ebenso wie vielmehr noch die mündliche oder briefliche Mitteilung meines Fundes, die ich noch vor dem Einsenden des vorläufigen Manuskriptes gemacht habe (Herrn Direktor Dr. R. DOHRN und Herrn Bibliothekar Dr. J. GROSZ aus der Neapeler Station danke ich bei dieser Gelegenheit für die freundliche Zusendung [am 4. Januar 1928] der GARDINERSchen Arbeit über den [allerdings ebenfalls falschen] Fund der Gameten bei *Caulerpa prolifera*), gab erfreulicherweise den Anlaß zum Aufsuchen der *Caulerpa*-Schwärmer auch in Neapel. Am 5. Februar 1929 teilten mir die Herrn W. und H. SCHWARTZ freundlichst mit, daß es ihnen „in Neapel im Herbst 1928 gelungen ist, die von mir (DOSTÁL) an *C. prolifera* beschriebenen Organe aufzufinden“. Durch das Referat E. JANCHENS im Bot. Zbl. (Heft vom 11. März 1929) wurde ich auf den Bericht von B. SCHUSSNIG in der Österr. bot. Ztg (Heft vom 31. Januar 1929)

2. Entleerungspapillen.

Das erste sichere Zeichen des fertilen Zustandes von *C. prolifera* besteht im Auftreten weißlicher Punkte, die sich von der (nach den Außenbedingungen oder dem Entwicklungsstadium des Thallusteiles veränderlichen) grünen Farbe deutlich abheben. Von großer Wichtigkeit scheint diese Entwicklungsphase der fertilen Pflanzen aus dem Grunde zu sein, weil sich in der Kultur ganz ähnlich wie normale Pflanzen im Meere nur diejenigen Exemplare so verhielten, die ins Laboratorium mit diesen Meristemanfängen übertragen wurden, während solche, die früher oder später, d. h. vor dem Erscheinen der Papillenmeristeme oder bereits mit stärker herangewachsenen Papillen den Bedingungen der gewöhnlichen Laboratoriumskultur ausgesetzt wurden, nur gewisse Teilvorgänge der Fruktifikation und nie die spontane Entleerung der Schwärmer wie im Meere zeigten. Diese kleinen, etwa 0,4 mm breiten, kreisrunden, oft aber unregelmäßig umrissenen weißen Anfänge der Papillen stellen lokale Ansammlungen meristematischen Plasmas vor, die dann in der Kultur meist ihre Entwicklung fortsetzen (Abb. 1 A). Nur in wenigen Fällen verschwand solche weiße Punkte; wahrscheinlich weil sie zur Zeit des Übertragens nur wenig ausgebildet waren, so daß auch die Pflanzen weiter normal vegetativ wuchsen. Dies trifft nur bei einer weniger deutlichen Dedifferenzierung der Papillenmeristeme zu, die unter den dem fertilen Zustande der Pflanze bereits in diesem Stadium ungünstigen Laboratoriumsbedingungen wieder zurückgebildet werden, während deutlich hervortretende Punkte auch in der Kultur an schwächerem Licht und in beschränkten Wassermengen, auch nach Zerteilen der Pflanzen in einzelne Blätter samt den Blattstielen und entsprechenden Rhizomteilen, regelmäßig zu Entleerungspapillen heranwachsen.

Es wurden z. B. am 8. September mehrere solcher Pflanzen mit winzigen weißen Flecken um 9 Uhr früh im Hafen gefunden, an denen diese Meristemhäufchen bis 2 Uhr nachmittags entweder nicht merklich verändert waren oder bereits winzige Höckerchen von 0,3—0,4 mm Höhe hervorgebracht hatten, wobei die Blätter noch gleichmäßig grün, die aufmerksam gemacht, in dem „die Beobachtungen von R. DOSTÁL, daß durch Papillen an der Oberfläche der Phylloide von *C. prolifera* Schwärmer entleert werden, bestätigt werden“. Wie auch der Nachweis der *Caulerpa*-Schwärmer unter denselben Bedingungen auch in Neapel, unter denen er früher in Villefranche, Antibes und Cannes gemacht wurde, sehr erfreulich ist, so scheint mir die Berichtigung meiner vorläufigen, immer mit Fragezeichen als unsicher bezeichneten Deutung der Fortpflanzungsorgane bei *Caulerpa* von B. SCHUSSNIG ganz überflüssig gemacht worden zu sein, da sich dieser Forscher, wenn nicht schon vor der Einsendung seines Manuskriptes (am 6. Oktober 1928), so doch wenigstens vor dem Erhalten der ersten Korrekturen von meinen definitiven Deutungen, die am Anfang Oktober (Sitzung vom 1. Oktober der Académie des Sciences) unter dem Titel „Sur les organes reproducteurs de *Caulerpa prolifera*“ erschienen, belehren konnte.

Blattstiele und Rhizomteile zwar etwas heller, aber noch nicht völlig weiß, wie dies später regelmäßig der Fall ist, gefärbt waren. Noch bei einer Länge der Papillen von 0,6—0,7 mm waren keine Farbenveränderungen dieser Teile äußerlich bemerkbar; erst von der Papillenlänge von 0,8 mm an traten Umlagerungen des chlorophyllhaltigen Protoplasmas zutage, das sich zu einem feinen Netz in den Blattspreiten zusammenschloß, wobei auch die Ränder der Blätter, die Blattstiele oft bis hoch in die Spreiten hinauf und die Rhizome immer weiß wurden. An einigen von den gesammelten Exemplaren war dieses Entwicklungsstadium bereits um 9 Uhr abends erreicht, und an diesen waren auch am folgenden Tage einige Papillen bereits geöffnet und von gallertigen Schleimkügelchen über-

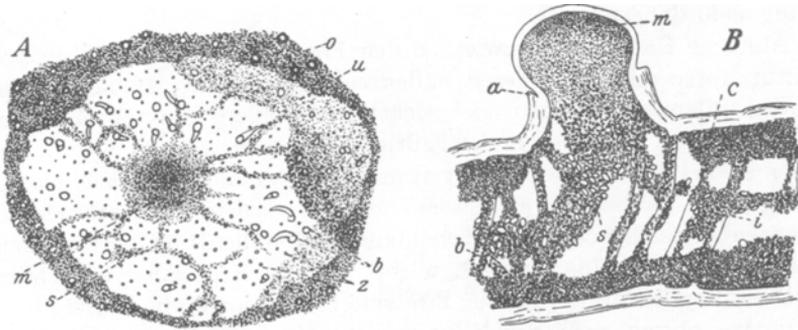


Abb. 1. *Caulerpa prolifera*. A Vegetationspunkt einer Entleerungspapille von oben, *m* Meristemplasma unter der Membran durch Plasmastränge *s* mit dem übrigen Inhalt verbunden. Ansammlungen grünen Plasmainshalts auf der oberen *o* und der unteren Seite *u* verschieden gruppiert, *b* Zellstoffbalken, *z* Membranzapfen. (Nach einer in der Weiterentwicklung gehemmten Anlage gezeichnet.) Vergr. 100. — B Längsschnitt durch eine junge Papille, die, von inneren Membranschichten umgeben, die äußeren *a* durchbricht; *m* Meristemplasma sehr feinkörnig und dicht, *s* Stränge mit reichlicher Stärke, auch im Hohlraum noch stark entwickelt und Zellstoffbalken *b* bedeckend, *c* Chloroplasten. Vergr. 100.

lagert. An den anderen Pflanzen, die noch grün waren, blieben die Papillen, obwohl schon vollkommen ausgewachsen, auch in dieser Nacht geschlossen. Erst um 6 Uhr abends ließ sich auch an diesen Pflanzen vollständige Weißverfärbung der Rhizome und Blattstiele sowie eine schöne grüne Netzaderung in den Spreiten beobachten. Zur Öffnung der Papillen kam es in diesem Falle erst in der zweiten, nach dem Sammeln des Materials folgenden Nacht, denn es wurden um 6 Uhr früh an vielen Papillen Gallertmassen sichtbar. Die vormittags angestochenen Blätter ließen ihren Inhalt teilweise frei, in welchem neben größeren Protoplasmaclumpen mit mehreren Chromatophoren und Kernen und neben freien Stärkekörnern auch vollständig gereifte Schwärmer bemerkbar waren. Nur an einer Pflanze, an der am 8. September die noch wenig deutlichen Flecke größtenteils wieder verschwanden, später jedoch von neuem erschienen, platzten die Papillen erst am 12. September, wobei man schon von einer ungewöhnlichen Verlängerung der Fruktifikation

im Vergleich zu den im Meere geltenden Verhältnissen sprechen kann. Im Meere geht das Erblassen der Rhizome fast parallel mit dem starken Auswachsen der Papillen, worauf bald auch die Netzaderung der Spreite folgt, so daß von den ersten deutlichen Anzeichen der Papillenmeristeme bis zum Platzen der Papillen und Entleeren der Schwärmer meist nicht mehr als $2-2\frac{1}{2}$ Tage verstreichen. Es waren nämlich in diesem Fruktifikationsschub alle am 10. September aus dem Meere gebrachten fertilen Pflanzen, die demselben Standort (der Mauer an der Einfahrt in den Hafen) entnommen wurden, woher auch die am 8. in die Kultur übersetzten Pflanzen stammten, weiß gefärbt und schlaff, da sie bereits in der vorangehenden Nacht die Schwärmer entleert hatten. Daraus kann man schließen, daß ein ungestörtes Papillenwachstum nur einen Tag oder wenig mehr dauert.

Ähnliche Unterschiede zwischen den Pflanzen im Meere und in der Kultur traten auch in anderen Fällen zutage; z. B. am 19. September wurden Pflanzen mit eben noch sichtbaren weißen Punkten aus dem Schlamm Boden im Hafen in die Kultur übertragen. Am 20. September waren sie bei der Papilllänge von ungefähr 0,3 mm noch gleichmäßig grün gefärbt, während die an diesem Tage früh aus dem Meere gebrachten Pflanzen bei gleicher oder wenig bedeutenderer Papilllänge an Rhizomen und Blattstielen völlig verblaßt waren. Am 21. September erreichten auch die Papillen in der Kultur ihre endgültige Länge, die Blätter ihre netzartige, obwohl noch ziemlich ungleichmäßige Zeichnung, wobei die Rhizome, Blattstiele und Spreitenränder vollkommen weiß waren. Zum Austritt der Schwärmer aus den Papillen kam es jedoch in der Kultur erst am 23. September früh, während im Meere die überwiegende Mehrzahl der Pflanzen bereits am vorhergehenden Tage die Schwärmer freigelassen hatte.

Die Stellung der Papillen ist eine ziemlich unregelmäßige, aber doch lassen sich gewisse Beziehungen zu den äußeren oder inneren Verhältnissen bemerken. Bei *C. prolifera* entstehen Papillen fast ausschließlich auf den Blattspreiten oder noch auf deren seitlichen Basallappen, die auf den Blattstielen eine Strecke weit mehr oder weniger deutlich herablaufen. An Blattstielen selbst und besonders an Rhizomen treten sie nur sehr selten auf, und zwar nur in den Fällen, wo sie auch nach der Inhaltsumlagerung noch grün gefärbt bleiben. Wie die Anlage der Blattprolifikationen und Rhizome, so erscheint auch diejenige der Papillen von dem Einfluß des Lichtes gefördert, denn sie treten auf Blättern, die einseitigem Licht ausgesetzt waren, ausschließlich oder doch vorwiegend auf der dem stärkeren Lichte zugekehrten Seite auf. Besonders deutlich ist dabei ihre lokale Abhängigkeit vom Lichte an spiralig gewundenen Blättern, an denen nur die stärker beleuchteten, abwechselnden Seiten entsprechenden Stellen Papillen trugen, während die dazwischen liegenden, mehr be-

schatteten Oberflächenpartien frei davon waren. Klar tritt diese Lichtabhängigkeit auch an weniger durchsichtigen Teilen, Blattstielen und Rhizomen hervor, die bei einseitigem Lichteinfall Papillen nur an der besser belichteten Seite anlegten, wo auch bei nachfolgender Inhaltsumlagerung das chlorophyllhaltige, zu Schwärmern sich umwandelnde Plasma angesammelt blieb. Im Freien sieht man Papillen meist auf beiden Seiten mehr oder weniger gleichmäßig ausgebildet, wenn es sich um Blattspreiten oder -stiele handelt, obwohl auch da beträchtliche Unter-



Abb. 2. *Caulerpa Ollivieri*. Der apikale Teil eines Rhizoms mit netzartiger Gruppierung des chlorophyllhaltigen Plasmas an den oberen Rhizomflächen r und in den Blättern. p Papillen, zum Teil entleert, f eine terminale Papille, g Gallertmassen. Vergr. 5.

schiede, wahrscheinlich infolge von Beschattung durch dicht beieinander stehende Blätter oft zu bemerken sind. An Rhizomen tritt auch im Freien Papillenbildung nur auf begrenzten Stellen der Oberseite auf. Vielleicht ist auch zum Teil auf die Lichtwirkung zurückzuführen, daß *C. prolifera*, die in der Tiefe von 2—7 m im Hafen (la Darse) weniger Licht erhielt, nur ausnahmsweise an den auf dem Schlamm Boden kriechenden Rhizomen Papillen bildete, während *C. Ollivieri*, die auch nahe der Wasseroberfläche gedeiht und bei etwas stärkeren Brandungen vorübergehend völlig entblößt wird, auch an Rhizomen (Abb. 2) oder mitunter an den stärksten Rhizoidbasen Papillen erzeugt. Gewöhnlich sind

es aber auch bei dieser Art nur obere Rhizomflächen, die oft mit Papillen dicht bedeckt sind, während die unteren, auch alsdann weniger grün gefleckten Seiten nur an schief nach oben aufsteigenden Rhizomen Papillen tragen. Grundsätzlich können danach alle Organe der *Caulerpa*-Zelle Entleerungspapillen ausbilden und somit auch das schwärmerbildende Plasma in sich anhäufen, woraus zu schließen ist, daß weder die Beschaffenheit des Organs, noch die seiner Membran, noch das Alter die Papillentwicklung ausschließen. Dabei sind vielmehr innere Faktoren tätig, die bei *C. prolifera* sowie an älteren Blättern von *C. Olivieri* der Papillentstehung an den oberen Randteilen stark hinderlich sind, während jüngere Blätter von *C. Olivieri* sogar aus der Spitze Papillen treiben, da auch das Spitzenwachstum bei dieser Art nicht so bald wie bei *C. prolifera* erlischt und auch im vegetativen Leben zu relativ weit längeren Blättern führt. Bei den gewöhnlichen Wachstumsverhältnissen im Meere sowie in der Kultur entstehen Papillen sowohl auf den ältesten Blättern und Blattprolifikationen, als auch auf den jüngeren und auf den jüngsten, die an der Spitze der zylindrischen Gebilde (späterer Blattstiele) nur ganz unbedeutende Spreiten zeigen oder noch spreitenlos sind. Unter ungünstigen Kulturbedingungen, besonders aber am Schlusse der Fruktifikationszeit wurden auch einige Stücke gefunden, von denen zwei nur an den jüngsten Blattprolifikationen, die entsprechend dem Verhalten solcher abgerissener Thallusteile an der Basis der Blätter entstanden, Papillen trugen, während die früher im Meere ausgebildeten Blatt-Teile zwar eine stark hervortretende Netzaderung, aber keine Papillenbildung aufwiesen. Über die Bildung der Protoplasmaballen ging in diesem Falle die Fruktifikation nicht hinaus, aber von Interesse ist es doch, da schließlich in einem anderen Falle in der Kultur eine abnorme Papillenbildung beobachtet wurde, die bloß auf die apikalen Teile solcher in der Kultur entstandener Prolifikationen beschränkt war (Abb. 3). Nach Platzen dieser Gebilde, die eigentlich Übergangsbildungen zwischen den Papillen und den bekannten, bei niedriger Lichtintensität besonders im Winter reichlich gebildeten fast fadenförmigen Blattprolifikationen vorstellen, trat eine beschränkte Portion des Blattinhaltes nach außen, während die übrigen Teile der Blattprolifikationen sowie deren Tragblätter ihre vegetative Beschaffenheit nicht aufgaben. Die Anwesenheit der charakteristischen Protoplasmaballen in dem hervorgequollenen Blatt- und Papillinhalt, der nicht weißlich, sondern tiefgrün gefärbt war, spricht dafür, daß wir in diesem Falle nur eine Andeutung der Fruktifikation vor uns haben, die durch ungünstige äußere (Licht) und innere (es handelte sich um isolierte Blätter) Bedingungen auf der ersten Stufe, d. h. der noch spärlichen Protoplasmaspaltungen zurückgehalten wurde, die auch nur in den jüngsten Blattspitzen erfolgten.

Interessant und wie es scheint regelmäßig ist die Verteilung der Ent-

leerungspapillen an den kreisrunden gestielten Blättern von *Caulerpa peltata* var. *macrodisca*, die mir auf mein Ersuchen Frau WEBER-VAN BOSSE freundlichst zum Vergleich mit den Papillen von *C. prolifera* und *Ollivieri* gesandt hatte¹. Auf den ersten Blick sieht man aus der Abb. 4, die ich mir, da die Papillen in der Zeichnung von WEBER-VAN BOSSE nicht zu bemerken sind, bei größerer Vergrößerung herzustellen erlaubt habe, daß es sich bei den „poils“ von WEBER-VAN BOSSE (1898, S. 257) um das Homologon der Entleerungspapillen von *C. prolifera* und *Ollivieri* handelt, die dem Platzen und Entleeren der Schwärmer, die aus dem noch nicht in einkernige Teile gespaltenen Netze

¹ Frau Dr. A. WEBER-VAN BOSSE danke ich auch hier höflichst für das große Interesse an meinem Funde der *Caulerpa*-Schwärmer und an der Lösung des Rätsels ihrer ersten Entdeckung eines Vorstadiums dieser Fortpflanzungsorgane, die sie nach ihren freundlichen Angaben am 28. September 1888 an der Mündung eines kleinen Flusses bei Tello (bei Maros nahe Makassar) auf Celebes in einer seichten Bucht etwa in der Tiefe von 2 m und zwar an einem einzigen Stück gemacht hat. Beim zweiten Fund dieser Alge (an den Inseln Jedan

nahe den Inseln Aru in der Tiefe von 15 m) hat sie nur vegetative Pflanzen gesammelt. Die Zeit des Fundes, Ende September, steht mit der Fruktifikationsperiode von *C. prolifera* in Villefranche usw. in gutem Einklang, und auch sonst scheint die Entwicklungsperiodizität dieser Algen übereinstimmend zu sein, da auch von *C. peltata* var. *macrodisca*, die den Eingeborenen als beliebte und zierliche Speise bekannt ist, von den Fischern angegeben wird, daß sie zu gewisser Zeit verschwindet, wie ich dies auch von Villefrancher Fischern von *C. prolifera* gehört habe. Allerdings sind die Rhizome ohne Blätter oder im Schlamm perennierende Blätter äußerlich leicht übersehbar. Doch könnten sich einige Formen, wie *C. peltata* var. *macrodisca*, eher durch die Nachkommen der Schwärmer als durch das Ausdauern des vegetativen Thallus erhalten.

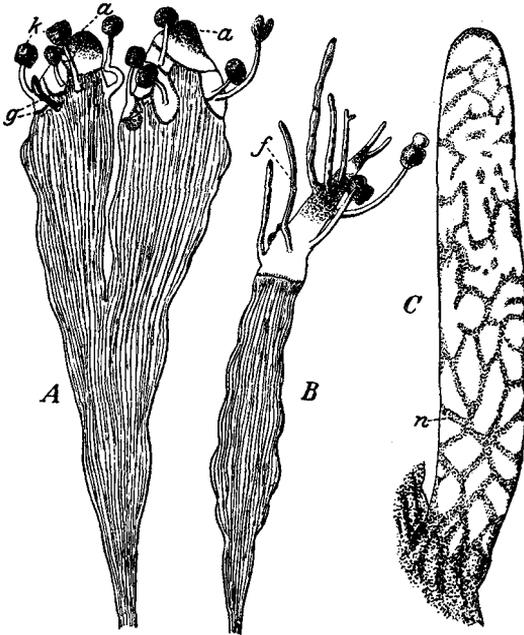


Abb. 3. *Caulerpa prolifera*. A Übergangsbildungen zwischen Papillen und fadenförmigen Prolifikationen, an der Spitze zarter Blättchen ausgebildet und zum Teil entleert. *k* schwärzlich grüne Kugeln aus segmentierten Protoplasmaclumpen bestehend, die sich aus begrenzten Teilen der Blattspitzen *g* befreit haben; *a* die Spitzen durch Verquellen der ursprünglichen Membran ohne Papillen entleert. — B Dasselbe, jedoch einfacher und noch mehr der vegetativen Form der Papillen genähert, *f* fadenförmige Prolifikationen. Vergr. 6. — C Eine Papille mit Protoplasmanetz (*n*). Vergr. 55.

entstanden wären, sehr nahe wären. Entgegen der Behauptung REINKES, daß darin keine Andeutung für die Bildung von Schwärmsporen zu erkennen ist, sondern nur ein nicht weiter aufklärbarer Reiz, „zustand“ (1900, S. 70), muß man annehmen, daß WEBER-VAN BOSSE zuerst, und zwar sehr nahe der Entdeckung der Schwärmszellen bei Caulerpacéen stand. Mir standen von den drei prächtigen fertilen Scheiben dieses an der Mündung des Flusses Maros auf Celebes von WEBER-VAN BOSSE gesammelten und abgebildeten Exemplars nur die zwei obersten Scheiben zur Verfügung samt der noch jungen Spitze des ganzen zusammengesetzten Assimilators, und da sieht man oben in der Mitte der Scheiben

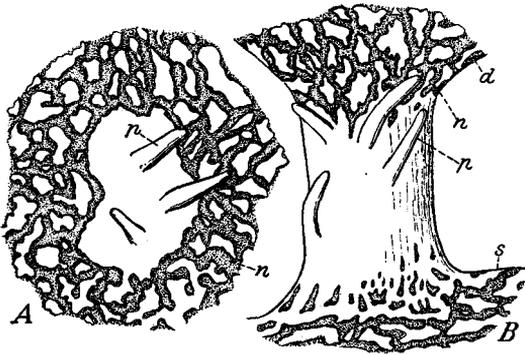


Abb. 4. *Caulerpa peltata* v. *macrodisca* (leg. A. WEBER-VAN BOSSE bei Maros auf Celebes). A Die Mitte der Scheibe mit drei Papillen (*p*), die der chlorophyllfreien Oberfläche ansitzen. *n* das umgebende chlorophyllhaltige Plasmanetz. — B Der Stiel derselben Scheibe, ebenfalls chlorophyllfrei, mit Papillen, oben, auf der unteren Seite der Scheibe (*d*) und unten, an der Insertion an den Hauptstiel des Assimilators (*s*) von schwärmerbildendem Netz (*n*) umgeben. Vergr. 18.

sowie an der Spitze des Assimilatorgipfels das schwärmerbildende Netz zurückgezogen, was auch von der oberen Hälfte der Stiele, die die Blattscheiben tragen, gilt. Nur diese des wandständigen fertilen Netzes entbehrenden Oberflächen tragen Papillen, und zwar oben in der Mitte der Scheibe 3 bzw. 2, unten an dem Stiel 6 bzw. 3. Auch an der Spitze der Assimilatorachse steht eine Papille. Keine von

den Papillen war geplatzt, was dem Nichtvorhandensein von freien Schwärmern im Inneren des Netzes entspricht. An dem Rande der Blattscheiben, der ebenfalls inhaltsleer erscheint, sind ebenso wie bei *C. prolifera* keine Papillen vorhanden. Bei dieser Art sowie bei *C. Ollivieri* ist die Anzahl der Papillen an entsprechenden Flächen meist weit höher, wie auch aus Abb. 2 ersichtlich ist; einige Stellen sind damit dicht belegt, andere aber auch mehr oder weniger frei, was besonders für die obersten Blatteile mit unvollkommenen Netzen gilt. An den basalen und mittleren Zonen der einzelnen Spreiten stehen sie manchmal dicht beieinander, mit Ausnahme derjenigen Flächen der Tragblätter, die durch Auswandern des chlorophyllhaltigen Inhaltes in die Prolifikationen weiß geworden sind. Auch kleine Prolifikationen von *C. prolifera* (etwa 30 mm lang und 7 mm breit) tragen oft über hundert Papillen.

Die Gestalt der Papillen ist wie bei allen Organen entsprechender Funktion sehr einfach, falls ihre Entwicklung durch äußere Einflüsse

nicht wesentlich gestört wurde. Bei *C. prolifera* sind sie mäßig lang, an der Spitze abgerundet, nach der Basis mehr oder weniger erweitert, an der Ansatzstelle aber schwach verschmälert. Ihre Längeschwankt zwischen 0,65—0,90 mm, ihre Breite beträgt an der Spitze 0,05 mm, in der Mitte 0,08 mm, an der stärksten Basis 0,12 mm. Es kommen aber ausnahmsweise auch längere Papillen vor, von der Länge bis 1,5, welche einmal an einer Prolifikation beobachtet wurde, an der durch Blattbeschädigung die Entwicklung der Mehrzahl der angelegten Papillen verhindert worden war. Wahrscheinlich wirken Papillen korrelativ aufeinander ein, ebenso wie auch auf alle anderen, bis zu ihrem Erscheinen heranwachsenden Thallusteile, obwohl die Einwirkung auf vegetative Teile (Rhizom-, Blattspitzen) als eine indirekte gedeutet werden könnte. Unter schädlichen Einflüssen im Verlaufe der Papillenbildung treten oft Abnormitäten auf, von denen besonders Wachstumsstockung, Verzweigung und lokale Verdickung am auffälligsten sind. In dieser Hinsicht stimmen die Papillen mit den Anfängen der Rhizome und Blätter überein, die auch zylindrische Gebilde darstellen und, falls ihr Vegetationspunkt z. B. durch Luftexposition oder irgendeine Verletzung des Thallus beschädigt wird, das Wachstum an der Spitze einstellen und alsdann unter ihr eine neue bilden, die das Wachstum unter günstigeren Bedingungen fortsetzen kann. Trotz dieser Übereinstimmung steht das Wachstum sämtlicher vegetativer Organe (junger Rhizomspitzen, Blattmeristeme, Rhizoide) von dem Erscheinen der Papillenhöcker an völlig still, so daß bereits Papillen selbst als Zeichen eines vom vegetativen vollkommen abweichenden inneren Zustandes fertiler Pflanzen anzusehen sind, wie dies auch in anderen Fällen der Ausbildung von Fortpflanzungsorganen bekannt ist. Ungeeignete Kulturbedingungen im Verlaufe des intensiven Papillenwachstums führen zu eigenartigem Anschwellen des noch zuwachsenden Spitzenteiles, der sich dann spindel- oder kugelförmig gestaltet. Derartige Papillen haben sich in der Folge nicht geöffnet, und die Blätter, die sie trugen, gingen später in grünem, turgeszentem Zustande zugrunde. Besonders stark trat diese Papillenmonstrosität an Blättern auf, die im Verlaufe des Papillenwachstums isoliert in beschränkter Wassermenge gehalten wurden, so daß sie auch als Folge der steigenden Salzkonzentration anzusehen wären, wie dies auch von anderen haarförmigen Bildungen bei Algen bekannt ist. Derartige Mißbildungen treten auch an Entleerungspapillen bei *C. Ollivieri* sehr auffallend hervor, da diese Art im allgemeinen eine viel schlankere, fast haarförmige Form der Papillen aufweist. Ihre Länge beträgt 1,65 mm, der mittlere Durchmesser an der Basis 0,13, an der Spitze 0,06 mm. Falls die Papillen von *C. macrodisca*, die ich beobachten konnte, völlig ausgewachsen sind, was nach dem Zustande des Inhaltes sehr wahrscheinlich erscheint, so messen sie 1,3 mm in der Länge und 0,3 mm in der Breite, stellen also etwas dickere Gebilde als bei *C. prolifera* vor.

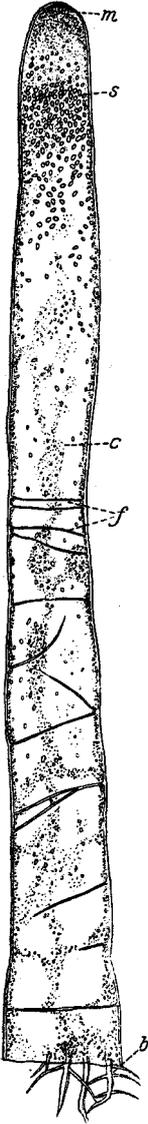


Abb. 5. *Caulerpa prolifera*. Eine wohlentwickelte Papille mit dem Meristemrest an der Spitze (*m*), mit der stärkereichen Zone (*s*), protoplasmatischen Strängen (*c*) und sehr feinen Zellstoff-Fasern (*f*) in der unteren Hälfte. *b* Basale Zellstoffbalken des Blattes, die in die Papille durch deren Wachstum einbezogen sind. Vergr. 105.

Entsprechend ihrer sehr vergänglichen Natur unterscheiden sich Papillen von allen anderen, d. h. vegetativen Organen in der Ausbildung der Membran und besonders der Zellstoffbalken. Obwohl bei *C. Ollivieri* Papillen gleich dick wie Rhizoide, mit Ausnahme vielleicht nur der stärksten Basalteile, sind, ermangeln sie völlig der Balken, was auch von *C. prolifera* und *macrodisca* gilt. Bei *C. prolifera* sieht man Balken in Rhizoiden, die noch mehr als achtmal dünner sind als Papillen, bei *C. Ollivieri* noch in 11 mal dünneren Rhizoiden, und deswegen behalten Papillen ihre zylindrische Form z. B. in stärkerem Alkohol nicht, sondern erscheinen mehr bandförmig. Mit dem kurzen Leben der Papillen von höchstens 1—2 Tagen, nach welchen der Tod des ganzen Individuums in der Natur eintritt, sowie mit ihrer Funktion als Austrittspforten für Schwärmer samt dem verquellenden Inhalt der Zelle, steht der Mangel an Balken in gutem Einklang. Dazu gesellt sich noch die weniger weitgehende Ausrüstung der Membran, die an den Papillen der Kutikula und der Kutikularschichten entbehrt. Die erwähnten Übergangsbildungen zwischen Papillen und linealen Polifikationen enthalten aber auch zarte Zellstoffbalken, die nur in den Spitzen vollständig fehlen; ihre Gegenwart ist leicht aus der weit größeren Entwicklung verständlich, denn sie messen bis 4 mm Länge und 0,2 mm Breite (Abb. 3 c). Von den normalen Entleerungspapillen zeigen nur die stärksten einzelne Zellstoff-Fasern in ihrer unteren Hälfte (Abb. 5).

Aus den oben erwähnten kleinen weißen Punkten, die die jüngsten Papillenmeristeme vorstellen, sich hervorhebend, verlängern sich die Papillen durch den Zuwachs einer sicher nur wenige Zehntel Millimeter betragenden Wachstumszone, die dicht mit winzigen Körnern erfüllt ist und von der kleinen meristematischen Zone überlagert erscheint. Auch kleine Papillenhöcker enthalten in dem plasmatischen Wandbelag eine große Menge von Stärkekörnern, die an älteren besonders unter der Spitze dicht angehäuft sind

und bei einem weit geringeren Gehalt an Chlorophyllkörnern zur weißlichen Farbe der ausgewachsenen Papillen beitragen. Völlig ausgewachsene Papillen lassen im Inneren einen plasmatischen, an der Spitze dichteren Wandbelag mit Kernen, Chloroplasten und Stärkekörnern bemerken, der die Vakuole umgibt und in der basalen Partie durch diese auch einige wenige Protoplasmastränge zu denjenigen des Blattinneren entsendet. Bis zum Fertigstellen der Papillen können die sie umgebenden Partien, Blätter oder auch Rhizome, noch das gewöhnliche Aussehen steriler Pflanzen aufweisen, mit der grünen, durch strichförmige Längsströme noch hervorgehobenen Farbe. Fertige Papillen sind auch zunächst grünlich gefärbt, dann verblassen sie jedoch ebenso wie die sie dicht umgebende Partie der Blattoberfläche, indem sich auch in den übrigen Blatteilen durch netzartige Zusammenziehung des chlorophyllhaltigen Plasmas weiße Flecken zeigen. Der Wandbelag bleibt allerdings auch in den Papillen erhalten und zeigt stellenweise deutliche Protoplasmastränge mit vereinzelt Chromatophoren und Kernen, was auch von anderen anscheinend vollkommen weißen Teilen gilt. Nur unter abnormen Kulturbedingungen, besonders wenn sich infolge schädlicher äußerer Einwirkungen der chlorophyllhaltige Inhalt der apikalen und mittleren Spreitenteile in dem basalen aufstapelt, bleiben auch die die Papillenbasen umgebenden Blattpartien sowie die Papillen selbst mehr oder weniger grün. Öffnen sich solche Papillen, so geben sie ihren tiefgrünen Inhalt frei, ebenso wie die normalen, weißlichen Papillen blasse, im Wasser stark aufquellende Massen bloßlegen. Normale Schwärmerbildung erscheint dadurch mehr oder weniger gehemmt oder völlig verhindert, da sich in den frei gewordenen Massen auch zahlreiche Protoplasmaaballen und Chloroplasten ohne Plasmabelag und Kerne finden. In der freien Natur ist, wie oben bemerkt, keine so weitgehende Chromatophorenmobilisation in basale Thallusteile zu beobachten, im Gegenteil verläßt der Hauptteil des plasmatischen Inhaltes samt Stärke in dem der Schwärmerbildung vorangehenden Stadium der Fruktifikation, wenigstens bei *C. prolifera*, fast immer die Rhizome, sehr oft auch die Blattstiele sowie die untersten Spreitenteile, wobei auch in der Umgebung der Papillen weiße Flecke erscheinen, die besonders an der Blattbasis, dem nach oben tätigen Zug entsprechend, der Längsachse parallel ausgezogen zu werden pflegen (Abb. 6). Die Papillen bei *C. Ollivieri* verhalten sich ganz ähnlich, dagegen konnten an den Blattscheiben von *C. peltata* var. *macrodisca* solche nur an größeren, bestimmt lokalisierten Partien der völlig netzfreien Blatt- oder Stieloberfläche wahrgenommen werden, wo sie bei der größten Dicke der Blatt-Teile am besten ihre Funktion erfüllen können, während die dünnste Randpartie des Blattes ebenso wie bei *C. prolifera* und meist auch *C. Ollivieri* frei davon ist. Vielleicht werden diese Umstände ebenso wie die Gestalt der Papillen, wenn sie

auch bei anderen Formen gefunden werden, zur Artcharakterisierung wesentlich beitragen.

Das auffälligste an den Papillen ist ihr Öffnen und Freilassen bedeutender Gallertmassen, die sich von der gleichmäßig grünen Farbe der

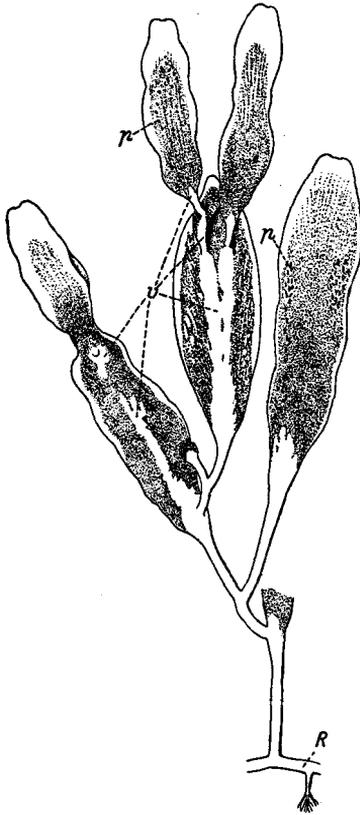


Abb. 6. *Caulerpa prolifera*. Ein Rhizomstück (R) mit Blättern, deren obere Randleiste zum Teil entfärbt ist, und deren mittlere Teile (besonders bei *v*) durch Zusammenziehen des chlorophyllhaltigen Plasmas von unten nach oben (ebenso wie die Blattstiele und das Rhizom) völlig weiß geworden sind. *p* Papillen. Nat. Gr.

Blätter in den dazu ungünstigen Kulturbedingungen so deutlich abhoben, daß sie mir den Anstoß zum Erforschen der Fortpflanzungsorgane dieser Algen gegeben haben, obwohl es sich in diesen ersten beobachteten Fällen noch um keine vollkommen ausgebildeten Schwärmer handelte. Diese mehr oder weniger kugelförmigen weißen und später vergilbenden Gallertmassen, die dem aus verletzten Stellen gewonnenen Inhalt gleichen, lehrten bereits vor der Anfertigung der Schnitte, daß es sich nicht etwa um irgendwelche Epiphyten handelte, sondern um eigene *Caulerpa*-Organe, die wenigstens bei *C. prolifera* durch ihre sehr geringe Größe von den zylindrischen Anlagen anderer Organe (Blätter, Rhizome) gänzlich abweichen. Das Öffnen der Papillen geht anscheinend auch ohne Veränderung der Außenbedingungen vor sich und, einmal im Gange, läßt es sich auch durch Übertragen der Pflanzen in stärker konzentriertes Meerwasser nicht hintanhalten. Beim Bearbeiten der Pflanzen mit fertigen Papillen, wahrscheinlich infolge mechanischer Reize oder auch zeitweiser Veränderung des Mediums, wurde oft das Platzen der Papillen in der Hand in Gang gesetzt; unberührte Pflanzen jedoch, die bis Mitternacht oder 1 Uhr

früh noch geschlossene Papillen hatten, wurden früh um 4—6 Uhr mit Gallertmassen belegt gefunden, obwohl eine bedeutende Anzahl davon in der Kultur auch dauernd geschlossen bleibt. Dem Papillenöffnen geht Verquellen der Membran an einer eng begrenzten Stelle der Spitze voran, deren Ränder zerreißen und von den Gallertkugeln nach außen gebogen werden, welche Veränderungen bloß auf die oberste Partie der Papillenabrundung beschränkt bleiben. Deshalb sieht man

am Übergang zwischen dem zerrissenen und wohlerhaltenen Spitzenteile eine mehr oder weniger deutliche Einschnürung (Abb. 7). Vor dem Platzen sind Schleimschichten in der Spitze des Papillenraumes sehr gut zu beobachten. Beim Öffnen selbst sind aber wahrscheinlich innere Kräfte tätig, auf die auch das Heraustreten bedeutender Gallertmassen zurückzuführen ist. Primär scheinen dabei allerdings die Schwärmer

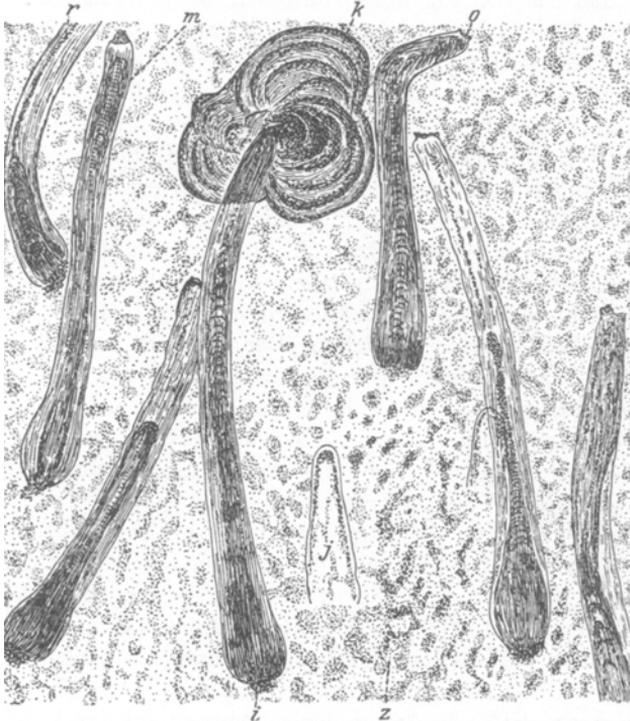


Abb. 7. *Caulerpa prolifera*. Ein Teil der Blattoberfläche mit den Entleerungspapillen (*p*) nach dem Austritt der Schwärmer und Abstreifen der Gallertmassen (mit Ausnahme von *k*). *o* Enge, durch Verquellen der Membran entstandene Öffnung, durch Risse noch stärker ausgezogen. *m* Die die Papillen füllenden zähen Gallertmassen, die sich nicht weit von der zwiebelartig angeschwollenen Basis in das Blattinnere (*i*) verfolgen lassen. *r* Im Inneren der Papillen zurückgehaltene Züge von Schwärmern. *z* Im Blattinneren an ursprünglichen Stellen des Plasmanetzes befindliche Reste (unentwickelte Schwärmer, Plasmaballen, Stärkekörner usw.). *j* Im Wachstum zurückgehaltene Papillen. Vergr. 57.

selbst beteiligt zu sein, denn nur in solchen Exemplaren, deren Papillen wenigstens zum Teil geplatzt waren, ließen sich immer auch fertige Schwärmer auffinden. In dieser Hinsicht sind aber zwei wichtige Fälle auseinander zu halten, nämlich das Verhalten der Pflanzen, die bei den bekannten Mängeln einer gewöhnlichen Laboratoriumskultur in der vollkommenen Ausbildung der Schwärmer mehr oder weniger behindert waren, im Gegensatz zu den Pflanzen, die unter natürlichen Wachstumsbedingungen im Meere ohne jegliche Beschädigung, immer den weit

überwiegenden Teil ihres protoplasmatischen Inhaltes zu Schwärmern umgewandelt haben.

Im ersten Falle wurde kein Schwärmeraustritt aus geöffneten Papillen wahrgenommen, auch wenn deren Platzen direkt unter dem Deckglas erfolgte, und so versteht man nicht, wenn dies allgemein gelten würde, wozu sich die Papillen in solchen Fällen öffnen. Gewiß handelt es sich dabei um einen Teilvorgang der Fruktifikation, der auch bei unvollständiger Schwärmerausbildung zustande kommen kann. In der Tat konnte ich auf Objektträgern, die sich eben öffnende Papillen mit hervorgequollenen Massen trugen, keine Schwärmer feststellen, was auch von dem Boden stark verschmälerter Zentrifugenröhrchen gilt, in denen die Blätter samt den Rhizomstücken invers angehängt wurden, bis es zum Platzen der Papillen kam. Mit Ausnahme des oben erwähnten Falles, wo die Pflanzen im Stadium der punktförmigen Papillenanlagen in die Kultur genommen wurden, beschränkte sich die Funktion der Papillen auf die Freilassung der gallertartig aufquellenden Vakuolensubstanz mit eingebetteten Chromatophoren, Stärkekörnern und Kernen, oft in mehr oder weniger scharf konturierten Häufchen. Der in der Pflanze, namentlich in den Blättern zurückgebliebene Inhalt zeugt auch von einer sehr unvollkommenen Entwicklung der Schwärmer, denn die sattgrünen Netzeraderungen bleiben erhalten und stellen bei mikroskopischer Untersuchung nur verschieden große Protoplasmaballen, aber auch dazwischen meist noch geißellose Vorstufen der Schwärmer vor.

Demgegenüber dienen die Papillen im Meere zum Entleeren der Schwärmer. Zwar habe ich versäumt, die wahrscheinlich sehr schwierigen Beobachtungen der einzelnen Schritte dieses Vorganges im Meere zu machen, denn es konnte sich nach gewissen Anzeichen um die frühen Morgenstunden (3—5 Uhr) handeln; doch konnte ich nach vielen vergeblichen Versuchen in einigen Fällen, besonders aber an einer Pflanze (Abb. 8) das massenhafte Austreten der Schwärmer aus den Papillen unmittelbar von Anfang an, an einem von meinen Arbeitstischen verfolgen. Es waren zwar an diesem sowie den anderen Exemplaren einige wenige Papillen bereits in der vorhergehenden Nacht geplatzt, aber sie ließen nur dichte Gallertmassen von beschränktem Umfang frei, wobei im umgebenden Wasser keine Spur von grüner Verfärbung zu bemerken war. Aber am Schluß der darauffolgenden Nacht (am 23. September) trat eine der natürlichen sicher völlig vergleichbare Entleerung der Schwärmer durch andere, früher noch nicht geplatzte Papillen ein. Fast aus jeder Blattspreite ließ sich bei günstiger schiefer Lage des bei diesem Vorgang mehr oder weniger bereits erschlaffenden Exemplars eine weißlich-grünliche Wolke verfolgen, die beim näheren Zusehen mit der Lupe durch die parallelen Wände der Kulturküvette eine Zusammensetzung aus mehreren gewellten Linien verriet und langsam schwebend zum Boden fiel, wo

Beleuchtungsverhältnissen war zu derselben Zeit die Entleerung viel weiter vorgeschritten, was auch von einer Anzahl starker Pflanzen galt, die an der Mauer vor einem Südfenster, also draußen bei einer niedrigeren Temperatur gehalten wurden, die mit Ausnahme eines Exemplars um 6 Uhr früh zum größten Teil bereits entleert waren, so daß sie auch keine Wolkenbildung zeigten, wenn sie zu dieser Zeit in reines Meerwasser übertragen wurden. Dagegen war das Wasser der ursprünglichen Kulturgefäße schön grün gefärbt, wie dies vorher in der *Caulerpa*-Kultur beobachtet wurde, oder wenn die oberen Wasserschichten mehr oder weniger hell waren, so lag auf dem Boden (Schlamm mit darauf gesetzter niedriger Sandschicht) ein tiefgrüner Anflug von Schwärmern. Sämtliche entleerten Exemplare waren turgorlos und mehr oder weniger weißlich gefärbt oder nur an beschränkten Stellen grünlich gefleckt, glichen also den im Meere gereiften und entleerten Pflanzen völlig.

Die mit den Exemplaren, die in der Kultur die Schwärmer selbsttätig freiließen, vergleichbaren, d. h. an demselben Tage Papillenanlagen zeigenden Pflanzen im Meere waren bereits am 22. September völlig entleert und deshalb auch, wenn sie frühzeitig beobachtet wurden, noch mit reichlichen schlüpfrigen Gallertmassen bedeckt. Diese hoben sich von dem weißen Hintergrund der verblaßten Blätter durch angeklebte Partikelchen des schwarzen Schlammes sehr deutlich ab. Mikroskopiert verrieten sie eine große Menge von Schwärmern, von denen eine nicht unbedeutende Anzahl noch in den Blättern zurückblieb. An Meeresexemplaren ließ sich das Öffnen der Papillen in zwei Schüben, wie dies in diesen Kulturen der Fall war und gegen die natürlichen Verhältnisse die eintägige Verzögerung der Entleerung zur Folge hatte, nie beobachten, und so findet man im Meere, wo die Fruktifikationsvorgänge viel rascher und regelmäßiger vor sich gehen, entweder grüne, grün geaderte turgeszente Exemplare mit geschlossenen Papillen oder weiße, turgorlose Pflanzen mit herausgetretenen Gallertmassen und Schwärmern. Die Zeit des Öffnens der Papillen zum Zwecke der Schwärmerentleerung hängt, wie in anderen bekannten Fällen, von der Beleuchtung ab. Höchstwahrscheinlich hat das trübe, regnerische Wetter am Morgen des 23. September dazu beigetragen, daß wenigstens in einiger Entfernung vom Fenster die Öffnung der Papillen sich etwa um 1—2 Stunden gegenüber derjenigen der frei exponierten Pflanzen verzögert hat, so daß sie erst um 6 Uhr stattfand und der Schwärmeraustritt $1\frac{1}{2}$ Stunde dauerte. Im Gegensatz zu dem abnormen Öffnen der Papillen ohne jeglichen Schwärmeraustritt, das auch bald nach Mitternacht erfolgte, scheinen die normalen Quellungsvorgänge, die zum Ausstoßen der Schwärmer führen, an den Tagesanbruch zeitlich gebunden.

3. Die Schwärmerbildung.

Bald nach der Papillenanlage wird auch die Bildung der Schwärmer vorbereitet. Äußerlich kommt in den bisher gleichmäßig grünen, nur dunklere Stromlinien zeigenden Blättern eine feine Netzaderung zum Vorschein, die durch Anhäufung von chlorophyllhaltigem Protoplasma an den Wänden zustande kommt. Zwischen dem Netzgeflecht zunächst relativ verschwommener Plasmaansammlungen bleiben hellere Maschen übrig, die auf den ersten Blick inhaltsleer aussehen. Dabei wird die gewöhnliche Protoplasmaströmung in diesen Partien der Blätter und Blattprolifikationen unsichtbar, zum Teil auch deshalb, weil sie durch wandständiges, sehr chlorophyllreiches, alsdann schwärmerbildendes Plasma, das sich während der kurzen Beobachtungszeit unbeweglich zeigt, verdeckt wird. Demgegenüber werden die Randpartien der Spreiten durch Abwanderung des Inhaltes immer blasser und lassen noch immer schmale Protoplasmaströme, welche Mikrosomen, Kerne und vereinzelte Chromatophoren mittragen, wahrnehmen. Die Stärke der Ströme, die in beiden Richtungen der Längsachse des Blattes gleiche Geschwindigkeit aufweisen, nimmt in der Nähe des sich kontrahierenden wandständigen Protoplasmas zu. Durchschnittlich beträgt die Stromgeschwindigkeit in den beobachteten Fällen $0.8 \mu/\text{sec}$, während sie sich an normalen Blättern in dieser Region auf $2 \mu/\text{sec}$ beläuft. Ebenso wie bei anderen Algen lassen sich außerdem auch so starke Plasmaansammlungen in einigen Blattpartien bemerken, daß wieder andere Teile vom Protoplasma frei zu sein scheinen. Auch in der Kultur lassen sich diese Inhaltsumlagerungen schrittweise verfolgen, von denen besonders der Protoplasmaabfluß aus den Rhizomen, Blattstielen sowie aus gewissen Zonen der basalsten Blattspreiten bis zu völligem Weißwerden dieser Teile sehr stark hervortritt (Abb. 6). Dies gilt besonders für *C. prolifera*, denn man kann in diesem Stadium die fertilen Exemplare sehr leicht — auch ohne näheres Zusehen nach den Papillen — in dem dichten Rhizomgeflecht gerade an den vollkommen weißen Rhizomen und meist auch Blattstielen erkennen. An Blättern, die auch Prolifikationen tragen (kurz Tragblättern) sind sehr oft längliche, oft wellig umgrenzte weiße Ränder sichtbar, die sich von dem Blattstiel durch das Tragblatt zu den Prolifikationen ziehen, wobei sie diese entweder nicht erreichen oder noch in die Prolifikationsbasen eindringen. Das chlorophyllhaltige Netz bleibt dabei auf die Seitenteile der Tragblätter beschränkt. Wie die gewöhnliche Plasmaströmung an diesen Umlagerungen beteiligt ist, läßt sich nur vermuten. Die geraden, als schwärzliche Linien in dem Mittelteil am stärksten hervortretenden Ströme werden dabei mehr oder weniger undeutlich, indem die in diesen Stromlinien am meisten angehäuften Chromatophoren nur in der Richtung nach oben getrieben werden, was auch von dem Inhalt der Rhizome und Blattstiele, der mit Hilfe dieser stärksten Plasmaströme nach oben

transportiert wird, gilt. Überhaupt sieht man mit vollem Recht die stärksten Protoplasmaströme als Leitbahnen für den raschen Transport von größeren Massen protoplasmatischen Inhaltes an. Die völlige Verblässung dieser Stellen, wo sich in gewöhnlichen Pflanzen die Plasmaströme besonders verdichten, führt zur Annahme, daß im Gegensatz zu einer basipetalen, als Folge der schädlichen Einwirkungen oft wahrzunehmenden Impulsion [um die Terminologie JANSSES (1906), obwohl in einem etwas abgeänderten Sinne, beizubehalten], vor der Bildung der Schwärmer eine akropetale stattfindet, die allerdings in den Blattbasen nur in den Fällen so klar hervortritt, wo auch das wandständige, chloro-

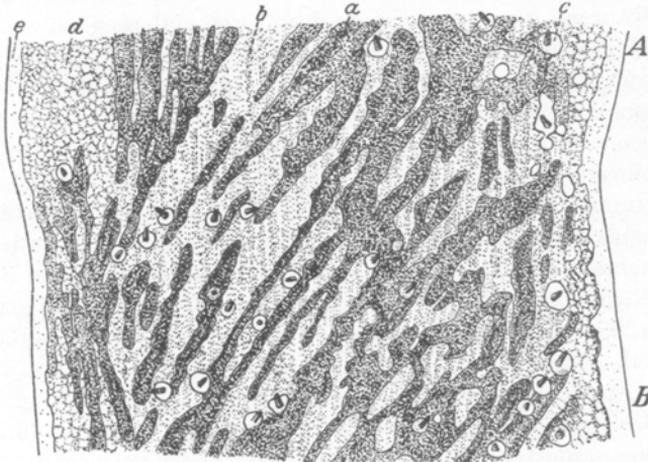


Abb. 9. *Caulerpa prolifera*. Ein Blattstück in der Durchsicht gezeichnet. *a* Stark zusammengezogenes chlorophyllhaltiges Plasma in schiefen Strängen der einen (vorderen) Membranseite dicht anliegend, *b* weniger dichte Plasmaschicht, längs gestreift und der anderen (hinteren) Membran angelagert. In dieser befinden sich weiße Inseln mit Papillen (*c*). Die Randteile zum Teil völlig weiß (*e*), zum Teil netzartig geadert (*d*). *A* Apikales, *B* basales Ende des Blattstücks. Vergr. 6.

phyllhaltige Plasma abgetragen wurde. Auch im übrigen Hohraum des Blattes schwinden die Längsströme anscheinend, während die schräg orientierten, der Zellwand genäherten, normal weit schwächeren Ströme meistens auch keine Plasmaanreicherung verraten, mit Ausnahme von besonderen Fällen, wo sie bei ihrer wandständigen Lage Anziehungszentren für das sich kontrahierende Protoplasma werden und dieses, statt gleichmäßiger, netzartiger Verteilung, durch auffallende schräg gestellte Flecke von anscheinend inhaltsleeren Partien gestreift erscheint (Abb. 9). An solchen Blättern war es auch auf den ersten Blick sehr leicht zu beobachten, daß die Form, Ausdehnung und Richtung der hellen Maschen bzw. der sattgrünen Teile des schwärmerbildenden Plasmas auf beiden Seiten verschieden sind, weil es sich auch immer um (auf beiden Seiten) örtlich voneinander unabhängige Membranbelege handelt, in denen es

dann durch weiteres Zusammenziehen zu feiner Netzaderung kommt. Aber wie bei der völligen Entfärbung der oberen Thallusteile, die z. B. an sterilen Pflanzen in strömendem Wasser zustande kommt, noch zarte, allerdings erst mikroskopisch sichtbare Ströme in ursprünglicher Lage beibehalten werden, so gilt dies auch von den entfärbten Teilen fertiler Pflanzen, wo das Plasma mit Mikrosomen, Stärkekörnern, Kernen und vereinzelt Chloroplasten in unaufhörlicher Bewegung begriffen ist, solange die Teile leben, d. h. wirklich weiß und nicht gelb und abgestorben sind. Durch diese aus den Blättern in die Rhizome verlaufenden Strömungen wird die Lebenseinheit und gleiche Reaktionsweise in verschiedenen, voneinander entfernten Ansammlungen des schwärmerbildenden Inhaltes am besten erklärlich.

Die Ortsveränderung des Plasmas beschränkt sich eigentlich nur auf die Mittelschicht, während das der Membran und den Balken dicht anliegende Außenplasma, sowie die die Zentralsubstanz der Vakuole umgebenden Schichten wahrscheinlich unverändert bleiben. In diesen Teilen sind auch im weiteren Verlauf des Fruktifikationsvorganges Plasmaströmungen zu beobachten, was darauf hinweist, daß auch gewisse Teile der Mittelschicht außerhalb der Schwärmerbildung stehen. Strömungen sind besonders an den Stellen sichtbar, wo „fertiles“ Plasma fehlt und eigentlich nur die klare Vakuolensubstanz übrig bleibt, allerdings von zarten Plasmaschichten umgeben und von feinen Strömen durchzogen. An Querschnitten sieht man, daß das fertile, d. h. zur Schwärmerbildung alsdann verbrauchte Plasma der Membran dicht anliegt und zahlreiche Kerne, Chloroplasten und Stärkeköerner enthält. Alle Stärke, die in Rhizomen und Blattstielen zu dieser Zeit in großer Menge aufgestapelt ist, ist in die Blätter, insbesondere in den Wandbelag übergegangen. Auch die starken, äußerlich als schwärzliche Linien mit bloßem Auge sichtbaren Protoplasmastränge fließen über die Balken zur Zellwand, so daß der innere Blatthohlraum leer erscheint. Trotz des beträchtlichen Zusammenziehens des Plasmahaltes ist der Turgor völlig erhalten. Die Entwicklung der Schwärmer wird durch Aufspaltung der Plasmaansammlungen durch zahlreiche Risse in kleinere Portionen, die schließlich nur je einen Kern und einen Chloroplasten enthalten, eingeleitet. Die Teilung ist zwar nicht simultan im ganzen Blatt oder gar in der ganzen Pflanze, geht aber doch wenigstens im Meere unter natürlichen Bedingungen so rasch vor sich, daß sämtliche, oft sehr zahlreiche Blätter verschiedener Exemplare zu gleicher Zeit Schwärmer ausstoßen. Dagegen treten in der Kultur Störungen in diesen Stadien des Fruktifikationsvorganges ein, deren Hauptfolge ist, daß zwar die Papillen platzen und unansehnliche Gallertmassen von etwa 0,6 mm Durchmesser freilassen, im Inneren des Blattes jedoch nur verschieden große Plasmaballen zu bemerken sind, während einkernige Schwärmer nur sehr spärlich vor-

kommen. Dem unbedeutenden Verlust entsprechend sind solche Pflanzen auch nach Platzen der Papillen noch völlig turgeszent, während die im Meere entleerten Pflanzen bald erschlaffen. Sie gehen auch in der Kultur bald zugrunde, wobei immer eine bedeutende Bakterien- und Ciliatenentwicklung in der Kulturflüssigkeit zu beobachten ist. Diese Organismen dringen auch sehr leicht durch Risse in den inneren Hohlraum des Thallus ein und vermehren sich darin reichlich, wie bereits von anderen größeren Algenhohlräumen bekannt ist (KÜSTER 1904). Welche stoffliche Veränderungen den ganz normal aussehenden Protoplasma-ballen die Abwehrfunktion wegnehmen, und worin eigentlich die sehr herabgesetzte Widerstandsfähigkeit der fertilen Pflanzen besteht, bleibt zu untersuchen.



Abb. 10. *Caulerpa prolifera*. Teil des Blattquerschnitts einer fertilen, am 22. September um 3 Uhr früh mit FLEMMINGSchem Gemisch fixierten Pflanze, mit Eisenhämatoxylin HEIDENHAIN gefärbt. *s* Fertige Schwärmer, die wandständige Lage verlassend. *z* Die zusammengeschrumpfte, die Mittellinie des Querschnitts einnehmende Zentralsubstanz, *n* ein ungeteilter Protoplasma-ballen. Vergr. 255.

Eisenhämatoxylin zu färben. Ausgehen will ich hier von Thallusstücken, die, mit etwa 0,4 mm langen Papillenanfängen versehen, noch äußerlich gleichmäßig grün aussahen und am 21. September um 11 Uhr vormittags fixiert wurden. Während Blätter der zu gleicher Zeit fixierten, unter gleichen Außenbedingungen gezogenen, jedoch sterilen Pflanzen nur eine etwa bis 8μ dicke Protoplasmaschicht an der Membran, außerdem aber in der Mitte des Blatthohlraums große Protoplasmastränge neben vielen schwächeren aufwiesen, waren die Wandbelege der fertilen Pflanzen stellenweise bis viermal dicker, so daß schließlich das freie, durch Vakuoleninhalt eingenommene Lumen des Blattes nur auf ein Drittel der ursprünglichen Breite vermindert wurde. Umgekehrt nahm die Dicke der zentralen Plasmastränge merklich ab, obwohl sie noch sehr viele Chloroplasten, Stärkekörner und Zellkerne besaßen, die sich von den basalen Teilen (Rhizomen und Blattstielen) allmählich in die Blätter mobilisierten. So bemerkte man im Wandbelag neben zahlreichen Chloroplasten auch viele große Stärkekörner, und zwar, ebenso wie Zellkerne,

Von mehreren, immer die ganze Nacht verfolgten Schwärmerbildungen soll hier der best gelungene Fall der Kultur fertiler Pflanzen näher beschrieben werden, auf den sich die Abb. 10 als der Endzustand bezieht. Vom Anfang der Papillenentwicklung an wurden schrittweise Stücke fertiler Thalli mit Blättern und Rhizomen abgenommen und fixiert (mit einem schwachen FLEMMINGSchen Gemisch, mit Chromformol nach NĚMEC oder mit Chromessigsäure), um sie dann mit HEIDENHAIN'S

ganz unregelmäßig verteilt, teils im Innern des Wandbelags, teils jedoch direkt an die Wand oder die Vakuole anscheinend ohne eine Hautschicht grenzend. Die Zentralsubstanz der Vakuole erscheint von diesem Stadium an an fixierten Präparaten zusammengeschrumpft oder wenigstens durch große Risse unterbrochen, während sie in sterilen Blättern entweder gleichmäßig oder, nur durch sehr feine Spalten durchzogen, das ganze freie Lumen erfüllt. Dagegen ändert sich die Beschaffenheit der Zentralsubstanz in den Rhizomen nicht, die davon völlig und homogen erfüllt sind.

Um 9 Uhr abends waren an demselben Beobachtungsmaterial Papillen bereits völlig ausgewachsen und an der Basis von einem weißen Saum umgeben. An Blattspreiten zeigten sich deutliche Andeutungen des grünen Protoplasmanetzes, der Blattrand sowie die Rhizome und Blattstiele waren bereits weiß. Die Rhizome waren zu diesem Zeitpunkt mit einer sehr homogenen Masse klarer Zentralsubstanz erfüllt, die nur durch spärliche Wand- und Balkenplasmabelege mit wenig Stärke unterbrochen wurde. Durch Überwanderung ihres Inhalts in die Blattspreiten und durch das lokale Zusammenziehen des Protoplasmas in diesen hat die Dicke des Plasmabelags noch stärker zugenommen; besonders aber dadurch, daß sich in diesem „fertilen“ Plasma Spalten zu zeigen anfangen, die an einigen Schnittstellen parallel zur Oberfläche gingen, an anderen dagegen schief zur Membran geneigt waren. So wurden die früher kompakt aussehenden Plasmabelege schließlich in Schichten von etwa 10μ Dicke, allerdings nur unvollkommen, zerteilt, da sie besonders an den Rändern unregelmäßig miteinander zusammenhingen. Die Zahl der Kerne, die sich in diesen fertilen Schichten besonders deutlich von dem umgebenden Plasma abhoben, hat im Vergleich zum Ausgangsstadium erheblich zugenommen, wie aus der Stellung der Kerne und aus ihrer Anzahl auf derselben Schnittfläche bereits klar hervorging. Nach der annähernden Abschätzung konnten solche Schwärmer zu 2—3 auf dem Querschnitt jeder Schichte dicht nebeneinander entstehen; die Schichtenzahl betrug 4—6. Die Ähnlichkeit dieser wandständigen Protoplasmaschichten mit den ebenfalls stellenweise zusammenhängenden Bandstücken, die KLEBS für *Hydrodictyon* abbildet (Bot. Ztg. 49, Tafel IX, 17, 20, 1891, auch wiedergegeben in OLTMANN'S, III, Abb. 645, 2) ist unverkennbar, nur waren die Bänder zu dieser Zeit bei *Caulerpa* weit länger, in mehreren Stockwerken aufeinander liegend und durch deutlichere Spalten voneinander getrennt. Zwischen diesen Schichtsystemen waren freie Stellen der Membran sichtbar, wo der Wandbelag sehr dünn war und nur einzelne Kerne, Chloroplasten und Stärkekörner aufwies, die auch in den noch deutlichen, aber sehr schwachen Protoplasmasträngen zu erkennen waren. Es handelte sich hier um Reste der Plasmasubstanz und Stärke, die in die fertilen Schichten nicht eingezogen wurden, deren

Funktion jedoch für das Leben der ganzen Pflanze sehr wichtig sein mußte.

An Querschnitten der um 12,30 Uhr fixierten Blätter konnte von den Bändern keine Spur mehr beobachtet werden, im Gegenteil sah die wandständige Protoplasmanasse auf den ersten Blick gleichmäßig aus; aber beim näheren Zusehen ließen sich darin sehr feine Spalten bemerken, die die ganze Masse in winzige, einkernige Portionen zergliederten. Der Umfang der fertilen Masse war dem der Bänder annähernd gleich, und durch sie wurde der innere Hohlraum der Zelle mit der auf Präparaten meist zusammengeschrumpften Zentralsubstanz etwa auf ein Drittel der ursprünglichen Dicke verkleinert. Die Grenzen zwischen den ursprünglichen Bändern verschwanden, als sich die Schwärmeranlagen aus ihrer Masse herausgeschnitten hatten und nur eine sehr unbedeutende Menge des unverbrauchten Plasmas mit vereinzelt Stärkekörnern zwischen sich freiließen. Die Stärke, die in den Plasmabändern noch große Körner bildete, erschien jetzt zum größten Teil aufgelöst oder zu kleineren Körnern, die jedoch auch zahlreich waren, reduziert. Die Papillen waren in diesem Stadium, das durch die polygonalen, sowohl auf Quer- wie Flächenschnitten sichtbaren Schwärmeranlagen charakterisiert ist, noch vollkommen geschlossen. Auffallend ist die Ähnlichkeit dieses Zellmosaiks mit dem entsprechenden *Hydrodictyon*-Bild von KLEBS (a. a. O. 12e, 13).

Um 2 Uhr früh wurde dieses dichte Mosaik der Schwärmeranlagen bereits durch eine viel lockerere Masse ersetzt, da die einzelnen Zellen zwar noch unregelmäßig polygonal, aber in den Ecken etwas ausgezogen und miteinander nur locker verbunden waren. Auch in schwächeren Plasmahäufungen konnten mindestens 7—10 Lagen an dem Blattquerschnitt unterschieden werden. Ihre unregelmäßige Gestalt und ihr lockerer Zusammenhang erinnern an die Abb. 21 von KLEBS (OLTMANN'S, Abb. 645, 4); nur waren bei *Caulerpa* in diesem Zeitpunkt sämtliche Schwärmer in allen Richtungen etwa gleich weit voneinander ohne größere Lücken entfernt. An Schnitten, die weiter in der Entwicklung vorgeschrittenen Anlagen entsprachen, ließ sich der Übergang der unregelmäßigen eckigen in eine an gewöhnliche Schwärmer erinnernde, stumpfkegelförmige Gestalt mit deutlich ausgezogener Spitze und dem dieser genäherten Kern wahrnehmen.

Erst um 3 Uhr fingen einige Papillen dieser Versuchspflanzen an zu platzen und dicke Gallertmassen freizulassen. Dazu trug zum Teil auch das häufige, obwohl sehr vorsichtige Berühren der Pflanzen beim Beobachten bei. In den verschiedenen Schnitten waren entweder noch eckig gestaltete oder schon normal kegelförmige, aber immer an der Spitze schmal ausgezogene Schwärmer zu beobachten, die schon der fadenförmigen Verbindungen entbehrten und die Wandlage verließen, so daß

sie auch in dem ursprünglich durch die Zentralsubstanz eingenommenen inneren Hohlraum vorgefunden wurden (Abb. 10). Die Membran des Blattes wurde nur noch von unbedeutenden Plasmaresten („Periplasma“) bedeckt, die äußerlich denjenigen dünnen Wandbelegen ähnlich waren, aus denen sich keine Schwärmer entwickelt hatten. Zwischen den wohlausgebildeten Schwärmern konnte man nur spärliche, kugelige Protoplasmamassen von 8—15 μ Durchmesser mit mehreren Kernen und Chloroplasten beobachten, die wahrscheinlich der weiteren Umbildung zu Schwärmern nicht mehr fähig waren.

Um 4 Uhr fixierte Blätter enthielten bereits vollkommen ausgebildete Schwärmer, die mit einem linsenartig hervorragenden Pigmentfleck und zwei Geißeln von mindestens zweifacher Länge des Schwärmerkörpers versehen waren. Durch diese haben sie sich sicher im Blattinneren bewegt, in den Präparaten erscheint aber die hinter dem angeschwollenen Schwärmerende gekreuzte Lage der Geißeln als die gewöhnlichste. Im abgerundeten Hinterende fielen bei Jodbehandlung 1—3 Stärkekörner von etwa 1 μ Durchmesser in dem Chloroplasten auf, so daß davon auch das ganze Blattstück durch Jod schwarz gefärbt erschien. Die Stärke war also in den Schwärmern kondensiert, während sie außerhalb der Schwärmer im Periplasma nur in ganz vereinzelt und unbedeutenden Körnern zurückblieb.

Obwohl an diesem Beobachtungsmaterial in dieser Nacht (vom 21.—22. September) die ganze Bildung der Schwärmer verfolgt wurde, konnte der spontane Austritt der Schwärmer doch nicht wahrgenommen werden, so daß diese erst durch Anstechen der Membran freigelegt und im Wasser beobachtet werden konnten. Erst am darauffolgenden Morgen zeigte das Material desselben Ursprungs, jedoch ungestört belassen, das zweite Papillenplatzen und die normale Entleerung der Schwärmer (vgl. Seite 103), obwohl im Vergleich zu den im Meere geltenden Verhältnissen um einen Tag später. Die Verletzung der Pflanzen ruft bestimmte Hemmungen auch noch im letzten Stadium der Schwärmerentwicklung hervor, das die Metamorphose der plumpen kegelförmigen zur schlanken abgeplatteten Form vorstellt. Nur bei dieser Form können Schwärmer das Blatt spontan verlassen. Ungeachtet dieser Verspätung, die vielleicht durch den bedeutenden Stärkeballast in den Chloroplasten dieser Kulturschwärmer verursacht wurde, ist normal die ganze Schwärmerbildung in einer Nacht vollständig beendet. Auf die Wichtigkeit gewisser stofflicher Verhältnisse weisen besonders Fälle von noch ungünstigerer Schwärmerentwicklung hin. In vielen anderen Nächten wurde auch vergebens auf den Schwärmeraustritt gewartet; das z. B. um 4 Uhr fixierte Material, an dem schon vereinzelt Papillen platzen, zeigte noch eine große Menge von Protoplasmaballen mit verschiedener Anzahl von Kernen und Chloroplasten und mit unregelmäßigen Spal-

tungen. An kleineren waren sogar kleine Geißelanfänge sichtbar. Von einkernigen, mehr oder weniger kegelförmigen Schwärmern mit noch kurzen und meist auch zusammengeklebten Geißeln waren nur wenige vorhanden, dagegen fiel eine bedeutende Anzahl von großen Stärkekörnern auf, die lose zwischen den Plasmaballen und Schwärmeranlagen lagen. Solche bis 18μ langen Stärkekörner ließen sich bei normaler, nahezu in einem bestimmten Blattbezirk simultaner Schwärmerentwicklung nie beobachten. Die erwähnten Störungen wurden besonders an isolierten Blättern, die zunächst in feuchten Kammern gehalten wurden, wahrgenommen und führten immer zu baldigem Absterben der Versuchspflanzen unter eigenartigem widrigem Geruch. Bei der nächsten Gelegenheit werde ich diesen Verhältnissen in kausaler und zytologischer Hinsicht mehr Aufmerksamkeit widmen.

Die Protoplasmaverlagerung, Bildung von Protoplasmaballen und deren weiteres Spalten in einkernige Protoplasmateile, die nach dem bisherigen immer auch nur einen Chloroplasten aufwiesen, geht in den Pflanzen im Freien (nach dem Verhalten der best reagierenden Versuchsexemplare, sowie nach dem gleichartigen Aussehen aller Thallusteile an Pflanzen, die aus dem Meere in verschiedenen Tageszeiten ins Laboratorium übertragen wurden, beurteilt), sehr gleichmäßig vor sich. So geschieht es ganz regelmäßig, daß alle Teile desselben Individuums zu gleicher Zeit Schwärmer frei lassen, obwohl es sich oft um weit voneinander entfernte Teile handelt, welche Schwärmer ausbilden und durch asporogene Teile, namentlich Blattstiele und Rhizomteile, voneinander geschieden zu werden scheinen.

Ohne Zweifel geht der Impuls zur Umwandlung steriler Pflanzen in fertile von den Rhizomen aus, wofür folgende Versuche und Beobachtungen sprechen. Zunächst wurde nie beobachtet, daß etwa ein Blatt, das mit anderen Blättern an das Rhizom angeschlossen war, von dem fertilen Zustande nicht gleichzeitig ergriffen worden wäre. Auch alle Rhizome, die zusammen mehr als 50 Tragblätter, jedes mit 2—5 Prolifikationen trugen, und die regelmäßig aus den im Schlamm vergrabenen Blattresten aus der vergangenen Vegetationsperiode hervorgehen, zeigten die Schwärmerbildung zu gleicher Zeit. Nur in einem Falle traten diese Veränderungen an einem solchen Rhizom ohne erkennbare Ursache nicht auf, als ob in dem im Schlammboden eingesenkten alten Blatt an der Ansatzstelle dieses Rhizoms eine Scheidewandbildung eingetreten wäre. Bei sorgfältigem Durchsehen mehrerer solcher weißer basaler Tragblätter, aus denen oft in allen Richtungen die diesjährigen Rhizome ausstrahlen, konnte keine Spur von irgendeiner Trennungswand gefunden werden. Fehlt auch eine durch äußere Einwirkung (Verletzung, starke, länger andauernde Biegung usw.) hervorgerufene Scheidewand, so erscheinen solche Ausnahmefälle vorläufig unverständlich, denn es konnte, wie bereits be-

merkt, in allen anderen zahlreichen Fällen die Verbreitung der fruktifikativen Impulse auch durch diese Basalblätter auf sämtliche Rhizomverästelungen verbreitet werden. Auch bei *C. Ollivieri* kommt es als Ausnahme selten vor, daß z. B. die aus älteren, stark eingewurzelten Rhizom- oder Blattstielstücken austreibenden Rhizome teils steril, teils fertil sind. Ungleiche Entwicklungsgröße oder ungleiches Alter dieser Rhizomteile können nicht in Betracht gezogen werden, denn diese Veränderungen treten auch auf den jüngsten bis zum ersten sichtbaren Zeichen des fertilen Zustandes noch ganz normal heranwachsenden Teilen ein.

Durch Versuche wurde allerdings festgestellt, daß man durch Einbringen künstlicher Scheidewände noch einige Tage vor dem Erscheinen der Papillenmeristeme die Fruktifikation bloß auf die älteren Thallusteile beschränken kann, während jüngere Rhizomteile mit darauf inserierten Blättern steril bleiben. Auch ältere Blätter, die von den Rhizomen durch Zusammendrücken der Blattstielbasis und darauf folgende Scheidewandbildung von dem Rhizom physiologisch völlig abgetrennt werden, bleiben steril ebenso wie apikale Teile der Blattspreiten, wenn sie von den fertilen, mit dem Rhizom in lebendiger Verbindung stehenden Basalteilen der Blätter durch einen Quer„einschnitt“ abgetrennt werden. Danach sind es vorwiegend nur ältere Rhizomteile, die diese Umbildung der Pflanze veranlassen, indem sich gewisse, bislang unbekannte (hormonale?) Impulse auf alle organisch damit verbundenen Thallusteile, und zwar gleichzeitig verbreiten. Mehrfach wurden Versuche wiederholt, in denen Pflanzen durch lokale Quetschung der Rhizome in der Mitte der einzelnen „Internodien“ in Abschnitte mit je einem Blatt (d. h. Tragblatt mit Prolifikationen) zerlegt wurden. Dadurch wurde die Fruktifikation auf die älteren Blätter beschränkt, während jüngere steril blieben und vegetativ zu gleicher Zeit unter Bildung neuer Blattprolifikationen und Rhizomäste weiterwuchsen. Worin die inneren Vorbedingungen des fertilen Zustandes zu suchen sind, will ich demnächst an neuem Material studieren. Äußerlich stimmen fertile Pflanzen, bevor sie Papillen usw. zeigen, mit den weiterhin steril bleibenden in der Größen- und Formentwicklung völlig überein. Wie bereits bemerkt, wachsen sie auch bis zu dem Augenblick ganz normal heran, wo sie statt neuen Rhizom-, Rhizoid- und Blattzuwaches Papillenmeristeme zeigen. Von Interesse ist zu bemerken, daß weder im Meere, noch in der Kultur die in den fertilen Zustand übergehenden Exemplare eine Spur von Abänderungen des vegetativen Wachstums zeigen, die besonders an den sehr empfindlichen Rhizomspitzen wahrnehmbar sein müßten, da sie auf jede Störung des vegetativen Wachstums mit der Abänderung der rhythmischen Anlage der Rhizoide oder sogar mit der Umbildung der Rhizomspitze zu einem Rhizoid usw. antworten. Die normale Gestalt der Rhizom- und Blatt-

vegetationspunkte bleibt ganz normal erhalten, was auf eine schnelle Wachstumseinstellung, wie etwa bei einer Fixation, hindeutet.

War diese innere Umstimmung der Pflanze bereits eingeleitet, so blieben auch alle weiteren Eingriffe erfolglos. Die erst zur Zeit der Papillenanlage vom Rhizom abgetrennten Blätter zeigten schon das normale Papillenwachstum sowie die Netzbildung, wobei die basalen Spreitenteile durch Verschiebung ihres Inhaltes in die darüberstehenden mittleren Teile völlig verblaßten. Auch wenn sie in der weiteren Kultur die Schwärmer nicht in üblicher Menge erzeugten, was allerdings meist auch von ganzen Pflanzen in der Kultur gilt, so verrieten sie doch deutliche Zeichen der mehr oder weniger behinderten Schwärmerbildung und verfaulten später unter allmählicher Zersetzung, wenigstens bei *C. proliferata*, vollständig, ohne vegetativ weiterzuwachsen oder sich erhalten zu können. Das in gewisser Hinsicht abweichende Verhalten von *C. Ollivieri* wird im Anschluß an die Versuche über die Einleitung der Fruktifikation näher besprochen.

Die Schwärmer bilden sich, wie oben bemerkt und wie auch in anderen Fällen bekannt, aus dem mittleren Plasmateil, der schließlich durch Spaltung in unregelmäßig konzentrierte Häufchen und Ballen von Plasma übergeht, wobei die Außenbedingungen entscheiden, was von diesen Plasmapartien wirklich zu einkernigen Schwärmerzellen benutzt wird. Allgemein sind nur im Meere Bedingungen gegeben, unter denen fast das ganze fertile Plasma zur Bildung der Schwärmerzellen verbraucht wird. Die Blätter erscheinen dann nach dem Schwärmeraustritt fast weiß und lassen nur unbedeutende Reste von Protoplasma (Kerne, Chloroplasten, ganz seltene Plasmaballen) neben weniger vollkommen entwickelten Schwärmerzellen und einer geringen Menge von unverbrauchter Stärke bemerken. Die Lage dieser Überbleibsel entspricht der des ursprünglichen Protoplasmanetzes (Abb. 7). Sonst entspringt die zurückgebliebene Substanz auch den anderen Inhaltsstoffen, besonders den Wandbelagen und Plasmasträngen, die auch in den durch den Zusammenzug des fertilen Plasmas anscheinend entleerten Teilen (Rhizomen, Blattstielen) zu beobachten sind, wie Spuren von Chromatophoren, Kernen, Stärkekörnern. Demgegenüber sind große Plasmareste immer zu sehen, wenn man die Pflanzen in die Kultur, gleichgültig in welchem Stadium der Entfaltung der Reproduktionsorgane, überträgt. Denn sowohl Pflanzen, die in die Kultur bereits einige Wochen vor dem Papillenerscheinen genommen wurden, so daß die Annahme berechtigt erscheint, daß sie sich den Kulturbedingungen anpassen konnten, als auch die in vorgeschrittenen Stadien der Fortpflanzung aus dem Meere in die Kulturgefäße übersetzten, wurden durch die unnatürlichen Kulturbedingungen, die dem vegetativen Wachstum steriler Pflanzen ganz unschädlich sind, in der Ausbildung der Schwärmer behindert. Häufig entstanden in ihnen keine

Schwärmer oder sogar keine einkernigen Schwärmeranlagen, während zahlreiche kugelige oder unregelmäßige bis polygonale kleinere oder größere Plasmaballen mit mehreren Kernen und Chloroplasten neben den unverbrauchten Stärkekörnern übrig blieben. Die Überfülle der unentleerten Teile des chlorophyllhaltigen Protoplasmas bedingt die grüne Farbe solcher Pflanzen, die auch bei der sorgfältigsten Pflege bald absterben und verfaulen, wie es scheint, ohne Turgorabnahme. Doch ist auch bei diesen Pflanzen das Öffnen der Papillen und der Austritt beschränkter Gallertmassen etwa von 0,6 mm Durchmesser ein Zeichen dafür, daß im Inneren die Spaltungsvorgänge bis zur allerdings meist sehr beschränkten Bildung einkerniger Schwärmer vorgeschritten sind. Diese sind jedoch nicht fähig, durch die Papillen nach außen zu gelangen, denn, wie bereits erwähnt, war es bisher nicht möglich, Schwärmeraustritt aus solchen Exemplaren nachzuweisen. Dennoch muß angenommen werden, daß mit der Bildung der Schwärmer auch das Öffnen der Papillen durch eng lokalisierte Verquellung des Spitzenteiles und das Austreiben der Gallertmassen ursächlich zusammenhängt. Offenbar können die sehr kleinen Schwärmer nur dann sichtbar hervortreten, wenn sie in großer Menge aus der Pflanze austreten. Demgegenüber bleiben sie in diesen Fällen im Inneren der Pflanzen, durch die Plasmaballen am Austritt behindert, zurück und gehen auch mit den ungeteilten Resten des Protoplasmas zugrunde. 3 Monate lang konnten sie jedoch am Leben erhalten werden, wenn sie von den übrigen Thallusteilen, die rasch in Fäulnis übergehen, befreit wurden, aber schließlich starben sie ab. Unter noch günstigeren Kulturbedingungen könnten sie vielleicht wie bei anderen Algen (etwa als Parthenosporen) zur weiteren Entwicklung bewogen werden. Wenigstens scheinen sie, ebenso wie die größeren Plasmaballen, viel widerstandsfähiger zu sein als wohlentwickelte Schwärmer, die sich der künstlichen Kultur nicht anpassen konnten. Nur in einigen wenigen Fällen gelang es, normale Schwärmerbildung auch in Pflanzen, die Gallertkugeln unbedeutender Größe, jedoch keine Schwärmer in der ersten Nacht freiließen, in der folgenden Nacht hervorzurufen; es handelte sich um Pflanzen, die im Stadium der punktförmigen Papillenmeristeme in die Kultur übertragen wurden (Abb. 8).

Während sich die reifen Sporangien oder Gametangien anderer Algen auf einmal meist völlig entleeren können, dank dem relativ geringen Umfang im Vergleich zu der bedeutenden Öffnungsweite, ist in den kompliziert gebauten *Caulerpa*-Blättern oft noch eine sehr bedeutende Menge von gut entwickelten Schwärmern an dem Austritt durch die Papillen behindert, insbesondere wenn sie in Stellen des Blattes angehäuft sind, wo Papillen „zufälligerweise“ fehlen. Es scheint, daß auch normal die große Masse von Schwärmern, die jedes Blatt ausbildet, durch die relativ sehr begrenzten Austrittsporten bei ihrem Freiwerden viel zu tun hat,

um sich durch das Balkengerüst in der Zentralsubstanz der Vakuole, in die sie aus dem wandständigen Plasma gelangen, bis zu den Papillenöffnungen durchzuzwängen. Darauf ist es zurückzuführen, daß auch die normal im Meere entleerten, anscheinend weißen Blätter noch eine bedeutende Anzahl gut entwickelter und in lebhafter Bewegung begriffener Schwärmer enthalten, die zittern, rotieren, aber auch durch die Vakuole sich schnell bewegen. Sie sammeln sich besonders an gewissen Stellen der Blätter in großer Menge an, die dann tiefgrün gefärbt erscheinen und sind durch Nadelstich leicht zu befreien. Zweifelsohne kommt dabei auch den Zellstoffbalken eine gewisse Rolle zu, indem sie in bereits mehr oder weniger turgorlosen Blättern die Bewegung der Schwärmer, auch ungeachtet ihrer sehr geringen Größe, ermöglichen. Wahrscheinlich ist eine der vielen vermeintlichen, viel gesuchten Funktionen der Balken darin zu sehen, daß sie das Zusammentreten der Schwärmer in schlaffen Blättern, deren Hohlraum die Balken offen halten, ermöglichen. Sie würden in dieser Hinsicht gerade umgekehrt zu „erklären“ sein, als sich REINKE (1900) ausgesprochen hat, dem „die Bildung des inneren Fasergerüsts ein Korrelat zu dem Fehlen einer Fortpflanzung durch Sporen zu bilden scheint“ (a. a. O. S. 70). Sehr auffallend treten solche tiefgrüne Flecken, in denen die Schwärmer in lebhafter zitternder Bewegung direkt durch die Membran zu sehen sind, nahe der Basis der durch Papillen bereits entleerten Blätter hervor, da sonst vorher an diesen Stellen meist hoch in die Blattspreite hinaufgestreckte weiße Flecken sichtbar waren. Die aktive Bewegung der Schwärmer im Hohlraum der Zelle ermöglicht sicher auch den ersten Austritt durch die Papillen, zu denen sie sich drängen und samt den verquellenden Gallertmassen in reichen Schwärmen nach außen gelangen.

Aber auch die im Thallus noch zurückgehaltenen Schwärmer gehen nicht verloren, sondern befreien sich durch die baldige Zersetzung der Membran besonders an den Stellen, wo die erwähnten schwärzlich grünen Ansammlungen der Schwärmer stattgefunden haben. Man findet nämlich bereits am folgenden Tage, also etwa 24 Stunden nach dem Schwärmeraustritt durch Papillen, diese Stellen durchlöchert, wobei die Ränder der Löcher unregelmäßig, wie ausgenagt aussehen. Kommt man zu diesen Exemplaren rechtzeitig, so sieht man oft in der Nähe der Löcher einen grünen Farbton, während andere Membranstellen fast völlig weiß erscheinen (Abb. 11a). Darauf sowie auf die geringere Dicke der Blattzellhaut ist es zurückzuführen, daß am dritten und den nächsten Tagen meist nur Reste von Blattstielen und Rhizomen (Abb. 11b, c) zu finden sind, die bald völlig verschwinden, woran im Meer auch äußere Einflüsse (Wasserbewegung usw.) beteiligt sein können. Doch zerfallen bald auch Pflanzen, die in Gefäßen in stillem Wasser gehalten werden, obwohl nicht so schnell wie in der Natur. Höchstwahrscheinlich kommt es zur Auf-

lösung der Membran über den zurückgehaltenen Schwärmern wiederum in der Nacht, und zwar in der, die der Papillenöffnung folgt; denn es konnten im Verlaufe des dazwischen liegenden Tages zwar nur schlaffe, zusammengefaltete, aber noch wohlerhaltene weißliche Blätter gesammelt werden. Überhaupt scheinen die zur Bildung und Freilegung der Schwärmer hinzielenden Vorgänge in der Nacht gefördert zu werden.

Das in der Nähe der Schwärmeranhäufungen lokalisierte Auflösen der Membran ist höchstwahrscheinlich auf ihre direkte stoffliche Einwirkung zurückzuführen, wie sich überhaupt fertile Pflanzen von den sterilen in dieser Hinsicht grundsätzlich unterscheiden. Während sich sterile Pflanzen nur allmählich von hinten entleeren, d. h. der Inhalt der ältesten Partien zum Teil von den jüngeren aufgenommen wird und die übrigen Plasmateile (der Wandbelag und feine Ströme) absterben, geht da in wenigen Tagen auch das Widerstandsfähigste in völlige Zersetzung über, ohne daß es möglich erscheint, die auf den ersten Blick noch gesund aussehenden Rhizomteile in sorgfältiger Kultur länger am Leben zu halten. Die Beobachtungen von RAPHÉLIS (1924), daß sich diese, nach seiner Ansicht pathologischen Pflanzen wenigstens zum Teil erhalten („Pourtant quelques lames, nées peut-être tardivement, subsistent, ne se détruisent pas et continuent à végéter plus péniblement

durant décembre“), ist unrichtig. Auch ohne die große Anzahl der nach den fruchtbarsten Tagen gesammelten Rhizomtrümmer, und zwar auch der jüngsten Teile derselben, könnte man das Erhalten der so weitgehend erschöpften Teile nicht erwarten, denn ebenso müssen auch ganz gesetzmäßig die Teile vegetativer Pflanzen absterben, die durch ungünstige Einflüsse zum Transport der grünen Plasmamassen aus den Blättern in die Blattstiele und Rhizome gezwungen worden sind. Der zarte Wandbelag und die dünnen Plasmaströme in diesen weiß verfärbten Teilen

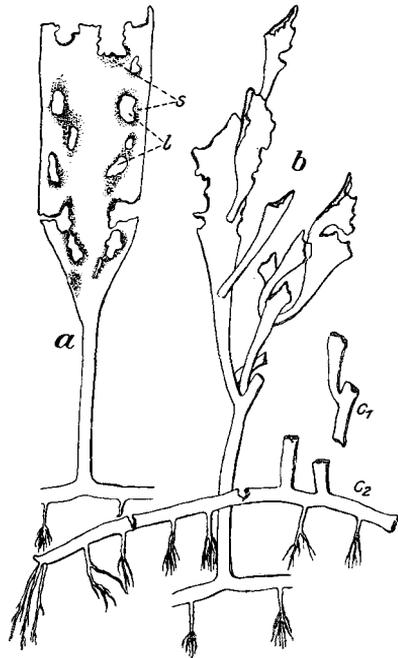


Abb. 11. *Caulerpa prolifera*. Die Überbleibsel fertiler Pflanzen, gesammelt am zweiten (a), dritten (b) und vierten (c) Tag nach dem Schwärmeraustritt. s Grüne Flecken, durch Ansammlung von Schwärmern entstanden und zuerst an dem ganzen Thallus zersetzt. l Durch Auflösung der Membran entstandene Löcher. c₁ Ein Stück der Blattstiele nach völliger Zersetzung der Blattflächen. c₂ Die letzten Rhizomreste, stellenweise zerstückelt.

reichen noch nicht zum Lebenserhalten aus, und deswegen sterben und vergilben sie ebenso wie die Rhizome und die anderen Teile der fertilen Thalli. Die Auflösung der Membran geht jedoch bei den fertilen Pflanzen rascher vor sich und ist auch aus der Abb. 12 zum Teil an der Lockerung der Membranschichten kenntlich. Die Reaktion der Membran bleibt aber

bis zum letzten Tage, wo noch etwa 1 bis 2 cm lange Rhizomstücke zu finden sind, dieselbe wie bei sterilen Pflanzen, was die Färbungen mit Rutheniumrot, Resoblau, Methylenblau, Safranin oder Einwirkungen von Säuren und Alkalien usw. ergaben. Weder die Kutikularschicht, noch die übrigen Membranschichten und Zellstoffbalken weisen einen bemerkbaren Unterschied auf. Das Verhalten von *C. prolifera* und *C. Ollivieri* ist trotz einer Reihe verschiedener Eigentümlichkeiten in bezug auf die Holokarpie ganz gleichartig.

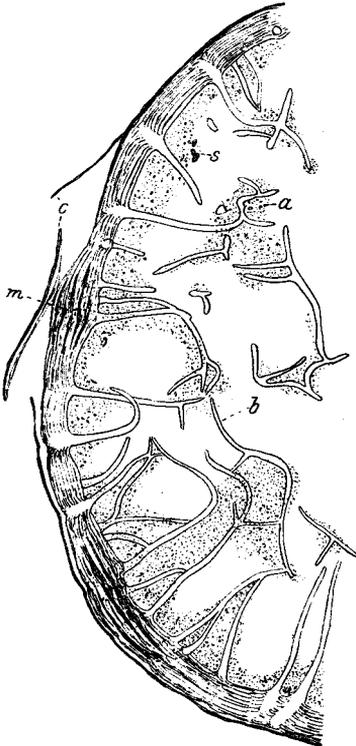


Abb. 12. *Caulerpa prolifera*. Ein Teil des Rhizomquerschnitts am vierten Tag nach dem Schwärmeraustritt gesammelt, Abwerfen der Kutikularschicht (c) und Trennung der übrigen Membranschichten (m) zeigend. b Zellstoffbalken mit spärlichen Inhaltresten, mit ganz vereinzelt Kernen, Chloroplasten (a) und Stärkekörnern (s).

4. Schwärmer.

Sämtliche Schwärmer, die ich im Lebendzustand oder fixiert beobachtet habe, weisen im mittleren und hinteren verdickten Teile immer nur einen Chloroplasten auf, der becherförmig ausgehöhlt erscheint und durch zwei seitliche asymmetrisch gelegene, mehr oder weniger tiefe Auskerbungen in zwei ungleiche stumpfe Vorderteile zerlegt wird. Das Aussehen des grünen Anteiles des Schwärmers ist je nach der verschiedenen Lage bei seiner rotierenden Bewegung in jedem Augenblick verschieden (Abb. 13). Etwa in der Mitte der Längs-

linie tritt bei gut entwickelten und intensiv beweglichen Schwärmern, besonders bei solchen, die sich auch in der Kultur spontan frei gemacht haben, ein rundlicher roter Augenfleck auf, der linsenförmig über die umgebende Oberfläche herausragt. Meist ist er dem Rand des Chloroplasten genähert und dort an der Grenze zwischen dem Chloroplasten und dem farblosen Teile am besten sichtbar. Am häufigsten tritt er aber in dem Ausschnitt zwischen den beiden Chloroplastenlappen, mehr zum größeren hingerrückt, hervor.

An unvollkommen entwickelten, in der Mehrzahl der Kulturen entstandenen Schwärmern ist dieser Pigmentfleck undeutlich oder überhaupt nicht zu erkennen, wie auch die Form des Chromatophors von derjenigen des normalen Schwärmers noch stark abweicht. Der Chloroplast hat hier eine mehr becherförmige Gestalt, und da die Lappen viel weniger ausgezogen sind, erscheint er auch mehr halbkugelförmig. Der Chloro-

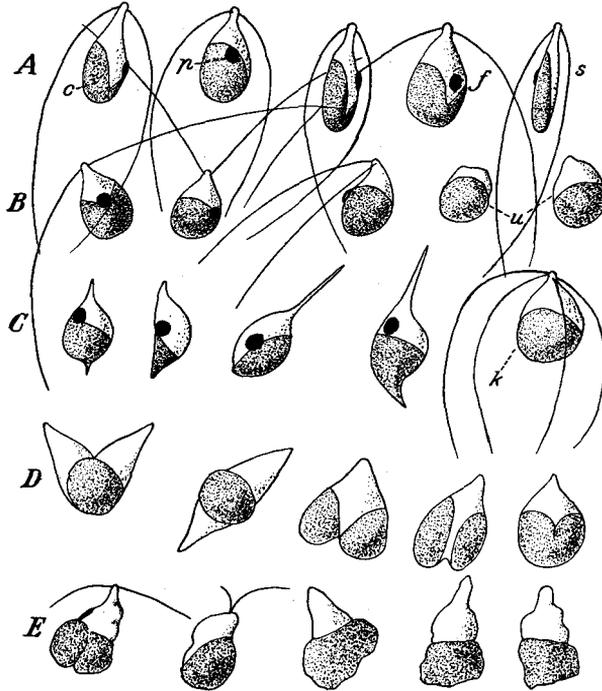


Abb. 13. *Caulerpa prolifera*. Schwärmer in vivo. A Normal ausgebildete, mit einem Chloroplasten *a* und Pigmentfleck *p* ausgestattete Schwärmer, *f* Flächenansicht, *s* Profilsansicht. B aus dem Blattinneren künstlich befreite, begeißelte, meist stigmalose, aber auch unvollkommen ausgebildete (*u*) Schwärmzellen. C Abnorme Formen. *k* Ein Kopulationsprodukt (?) oder ein Doppelschwärmer mit vier Geißeln. D Doppelschwärmer, wie *k* im Inneren der Blätter gefunden. E In Rückbildung begriffene Schwärmer mit stark anschwellendem Chloroplasten und buckligem Vorderende.
Vergr. 3000.

plast stellt ein ziemlich widerstandsfähiges Gebilde vor, das in manchen, namentlich unvollkommen ausgebildeten Schwärmern gegenüber dem übrigen Schwärmerteil weit überwiegt und an der etwas abgeplatteten inneren Seite einen verhältnismäßig kleineren Kegel von farblosem Protoplasma trägt. Solche Formen zeigen meist auch die im Hohlraum der kultivierten Pflanze zurückgehaltenen Schwärmer, die auch, davon künstlich befreit, sich überhaupt nicht bewegen. Aber auch in den Fällen vollkommener Gestaltung ist diese Form der Schwärmer im Inneren der Pflanze zu bemerken. Die äußere Form dieser Schwärmer ist mehr oder

weniger stumpfkegelförmig, so daß sie sich vielmehr der Gestalt der einkernigen Plasmaballen, vor deren Umbildung zu Schwärmern, nähern. Diese zeigen nämlich einen Chloroplasten von kreisförmigem Umriß, der vom farblosen Protoplasma umgeben ist, das einseitig sehr stark überwiegt. Meist fehlen aber an solchen unvollständig entwickelten, im Inneren der Blätter mit geplatzten Papillen vorzufindenden Schwärmern die Geißeln vollständig, oder sie bilden nur einen länglichen Fortsatz am zugespitzten vorderen Ende, der mitunter auch die Länge der Geißeln erreichen kann, aber weit dicker als einzelne Geißeln sind. In anderen Fällen tragen auch diese beinahe kegelförmigen Schwärmer zwei Geißeln, die ihnen schon im Hohlraum des Blattes sowie auch im Wasser gewisse Bewegungen gestatten.

Von dieser beinahe kegelförmigen Form weicht die Gestaltung der Schwärmer sehr erheblich ab, die in den Pflanzen im Freien unter natürlichen Bedingungen entstanden und teils durch die Papillen bei Tagesausbruch ausschlüpfen, oder aus dem Inneren noch einige wenige Stunden später durch Zerzupfen der Membran künstlich befreit wurden. Besonders die ersteren, d. h. die in schönen Wolken aus den Blättern heraus tretenden Schwärmer zeigen, mittels Pipette gefangen und auf den Objektträger übertragen, eine völlig abweichende Form. Sie sind zwar auch birnförmig gestaltet, aber viel schlanker und stark abgeplattet, so daß sie in Profilstellung fast stäbchenförmig aussehen. In Flächenstellung sind sie am hinteren Ende meist abgerundet, manchmal aber auch plötzlich zugespitzt, nie jedoch so lang ausgezogen wie am Vorderende, wo an jedem Schwärmer zwei Geißeln von etwa $2-2\frac{1}{2}$ facher Länge des Körperchens ansitzen. Beide Geißeln entspringen an den gegenüberliegenden Seiten eines höckerartig hervortretenden Köpfchens, das auch nach Färbung als eine wie der Kern färbbare Kappe stark hervortritt. Der ganze vordere farblose Teil ist relativ kleiner als der chlorophyllhaltige Mittel- und Hinterteil des Schwärmers, in dem der asymmetrisch gelagerte Chloroplast den größten Teil einer Seitenpartie einnimmt, während er auf der anderen Seite nur weniger weit nach vorn reicht. Zwischen beiden Lappen sind Ausschnitte sichtbar, aber in einigen Profillagen schien der Chloroplast fast nur der einen Seitenlinie anliegend zu sein. Wie bemerkt, war an diesen normal völlig ausgebildeten Schwärmern auch das Pigmentauge gut sichtbar. Die mehr oder weniger stark abgeplattete Form kann nicht als Folge der mechanischen Druckwirkungen bei ihrem Austritt gleichzeitig mit den Gallertmassen gedeutet werden, da auch die aus dem Hohlraum rechtzeitig isolierten Schwärmer dieselbe Form aufwiesen.

Die asymmetrische Formentwicklung und Lagerung des Chloroplasten wird auf gefärbten Schwärmern verständlich, an denen der Zellkern etwa in der Mitte der Länge des Schwärmers gelegen oder nur un-

bedeutend nach vorn oder nach hinten verschoben erscheint. Immer ist er jedoch der einen Seite mehr oder weniger stark genähert, und zwar auch in Schwärmern, die nicht gerade typisch, d. h. schlank und abgeplattet aussehen. Der im Verhältnis zu der Größe der ganzen Zelle bedeutende Durchmesser des Zellkernes macht seine exzentrische Lage sowie die Asymmetrie des Chloroplasten verständlich. Die Größe des Zellkernes (Abb. 14) bewegt sich zwischen $0,6-1\ \mu$; er läßt außer der Chromatinsubstanz kaum andere Bestandteile erkennen. Beim Absterben der Schwärmzellen schwillt er stark an und trägt bei gleichzeitiger Vakuolisierung des Chloroplasten zur auffallenden buckligen Verunstaltung des Hinter- und Mittelteiles des Schwärmers bei. Am Vorderende hebt die Tinktion eine schön entwickelte Kappe (Blepharoplasten?) hervor, das Pigmentauge ist aber oft undeutlich.

Die Größe der Schwärmer unterliegt keinen bedeutenden Schwankungen, mit Ausnahme der beiden erwähnten Extreme der völlig ausgereifen Form, die abgeplattet und schlank ist, und der plumpen, mehr verdickten Form, die man ebenso als Vor- wie Rückbildungsstadium der reifen Schwärmer ansehen kann. Trotz unzähliger Messungen, die zum Ziele hatten, teils verschieden große Schwärmer im Lebendzustand herauszufinden, um abweichendes Material auf die Kopulationsfähigkeit zu prüfen, teils noch in reichem fixiertem Mate-

rial recht abweichende Größenunterschiede, die zur Annahme von Makro- und Mikrogameten berechtigen könnten, festzustellen, gelang es etwa nur zweimal, größere Körperchen als die regelmäßig vorkommende Form zu beobachten. Abweichungen von der Schwärmerlänge von $4-5\ \mu$ waren nur selten und unbedeutend, mit Ausnahme gewisser Monstrositäten. Der Querdurchmesser war allerdings recht verschieden, je nach der Entwicklungsform, aber auch nach der Stellung der stark abgeplatteten Schwärmer zu dem Beschauer.

Es kommen auch größere Abweichungen von dieser typischen Form unter den völlig ausgebildeten Schwärmern vor. Des öfteren ist das Hinterende statt der gewöhnlichen Abrundung mehr oder weniger stark zugespitzt und in vereinzelt Fällen auch lang ausgezogen, so daß der Eindruck entsteht, daß es sich um Verbindungsstücke zwischen den einzelnen Schwärmern handelt, die ausnahmsweise noch zum Teil erhalten blieben. Analoge Bildungen sind auch für andere Schwärmer be-

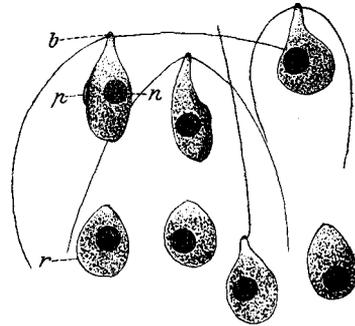


Abb. 14. *Caulerpa prolifera*. Schwärmer fix. mit FLEMMING, ting. mit Eisenhämatoxylin HEIDENHAIN, Orange g, Eosin. *n* Kern, *b* Blepharoplast, *p* Pigmentfleck (oft sehr undeutlich), *r* unvollkommen entwickelte Schwärmzellen, aus dem Thallusinneren freigemacht. Vergr. 3000.

kannt. Seltener Monstrositäten bieten Verwachsungen der Hinterenden von zwei Schwärmerindividuen, während die mit Geißeln versehenen Vorderenden frei sind, wieder ein Zeichen der nicht völlig zustande gekommenen Trennung von zwei Schwärmern, die allerdings nicht als Kopulation gedeutet werden kann. Der Winkel, den die Achsen der beiden Zellen miteinander bilden, betrug zwischen $80-180^{\circ}$, so daß auch eine Zelle der anderen gerade entgegengesetzt war. Noch viel seltener waren Doppelschwärmer zu bemerken, die der Länge nach mehr oder weniger weit miteinander verbunden waren, bis die Trennungsfurchen nicht mehr hervortraten und aus der Spitze eines solchen bedeutend größeren Schwärmers vier Geißeln entsprangen. Solche Bildungen waren bereits zwischen den aus den Blättern künstlich befreiten Schwärmern zu beobachten. Doch erscheint angesichts der weiter unten zu erwähnenden auch die ganz „zufällig“ zustande gekommene Kopulation von Produkten desselben Blattes oder verschiedener Blätter nicht ausgeschlossen.

Der Form und der Organisation der *Caulerpa*-Schwärmer entsprechend ist auch ihre Beweglichkeit derjenigen für viele andere Algen Schwärmer beschriebenen ganz gleich. Die Lebhaftigkeit der Bewegungen ist aber je nach dem Entwicklungszustand der Schwärmer sehr erheblich verschieden. Sie fliehen durch das Gesichtsfeld rasch vorwärts, wenn sie im Augenblick des spontanen Austretens aus den Thallusteilen gefangen und sogleich mikroskopiert werden; dann geht aber diese rasche Bewegung unter dem Deckglas in eine nur auf kürzere Strecken ausgedehnte und kreisende Bewegung über, bis man schließlich nur Zuckungen und Umdrehungen sowohl um die Längsachse als auch in der auf dieser senkrechten sieht. Zu heftigen pendelnden Bewegungen kommt es auch nicht selten, wenn die Geißeln an der Unterlage festgebunden sind und nur der Körper des Schwärmers rasch rotiert, so daß mitunter nur der Umriß der Grenzlagen wahrzunehmen ist. Nach einiger Zeit gehen auch diese Bewegungen zurück. Unter dem Deckglas, gleichgültig ob es von Zeit zu Zeit gehoben und gelüftet wurde oder in hängenden Tropfen, bewegten sich die Schwärmer höchstens etwa eine halbe Stunde nach dem Austritt aus den Mutterpflanzen lebhafter, dann verlangsamte sich die Bewegung, bis nach einer Stunde die Mehrzahl der Schwärmer völlig stillstand und aus der schlanken abgeplatteten in die rundlich kegelförmige Form überging. Dabei wurden auch die Pigmentflecke und Geißeln mehr und mehr undeutlich.

Schwärmer, die aus dem Inneren der Thalli durch Zerreißen der Membran befreit wurden, bewegten sich von Anfang an weniger lebhaft; besonders ließen sie die weiten Ortsbewegungen völlig vermissen; es gelangte dabei auch eine große Anzahl von unbeweglichen oder geißellosen Zellen zur Beobachtung. Dies gilt jedoch nur von Schwärmern, die aus den im Meere fertil gewordenen Pflanzen frei gelegt wurden, während die

unter den gewöhnlichen, wenig günstigen Laboratoriumsbedingungen fruktifizierenden Exemplare nur unbewegliche Schwärmer zeigten, womit auch ihr häufiger Geißelmangel und ihre plumpe Form übereinstimmen. Einige wenige Ausnahmen weisen auch auf die Möglichkeit hin, vollkommen normale Schwärmer auch in der Kultur erreichen zu können. Selbsttätige Zuckungen ließen sich von der hier oft auftretenden Brownschen Bewegung leicht unterscheiden.

Um die Kopulation der Schwärmer zu erreichen, wurden sie teils aus verschiedenen Blättern desselben Exemplars, teils aus verschiedenen Individuen, oft im Zustande der lebhaftesten Beweglichkeit, miteinander vermischt und von Zeit zu Zeit untersucht. Trotz den verschiedenartigsten Ortsveränderungen konnten bis zum Eintritt der Ruhe höchstens einige wenige, wie es scheint, nur zufällige Zusammenstöße von einigen Schwärmern unter dem Mikroskop wahrgenommen werden. Es folgte dieser Berührung nie eine länger andauernde oder sogar endgültige Vereinigung der beiden Schwärmer nach, sondern sie gingen gleich wieder auseinander. Ebenso vergeblich waren Versuche, in denen die spontan aus den Pflanzen vor meinen Augen austretenden Schwärmer miteinander und mit anderen zusammengebracht wurden. Die Schwärmerwolken aus den einzelnen Blättern verteilen sich meist bald gleichmäßig im Wasser, und wenn der schön grüne Inhalt der einzelnen Gefäße von verschiedenen Exemplaren in verschiedenen Kombinationen zusammengeschüttet wurde (entweder in kleinen Zylindergefäßen, an deren Boden Objektträger oder PETRI-Schalen gelegt wurden, oder noch besser in nach unten sich verjüngende kegelförmige Gläser), konnte dennoch keine Vereinigung der Schwärmer in dem später sich einstellenden Bodensatz gefunden werden. Bald trat jedoch Fäulnis auf, und es ließen sich in allen diesen Fällen keine Anzeichen der eingetretenen Kopulation nachweisen, was sowohl von Kulturen, die im Laboratorium als auch draußen vor den Fenstern verschiedener Lichtintensität ausgesetzt oder auch beschattet wurden, mit Sand- oder Schlammsschicht am Boden der Gefäße, bei gewöhnlicher oder auch durch Abkühlung herabgesetzter Temperatur, in einer bedeutenden oder sehr begrenzten Wassermenge, bei gehemmtem oder sehr reichlichem Luftzutritt (im stark gelüfteten Wasser) gilt. Auch die Konzentration des Wassers wurde in gewissen Grenzen variiert; besonders oft wurden die zu kopulierenden Schwärmer in durch Verdampfung konzentriertes Wasser übertragen. Dasselbe gilt auch von Schwärmern, die sich infolge von Verdunkelung der Gefäße im Zustande ihrer aktiven Bewegungen an eine eng begrenzte Stelle (am Rande eines langen verdunkelten Probierglases, der allein belichtet war) angesammelt haben.

An allen derartigen Lebendpräparaten waren Desorganisationserscheinungen zu beobachten, die sich besonders in Verunstaltung des hellen Vorderteiles der Schwärmer äußerten, der dadurch unregelmäßig

bucklig wurde. Besonders aber an Geißeln waren oft Bakterienansammlungen sichtbar, wie überhaupt durch diese und durch Infusorien, die sich bald in Kulturen massenhaft entwickelten, die Mehrzahl der Schwärmer bald vernichtet wurde. Den Grund des baldigen Absterbens der Schwärmer unter den Kulturbedingungen ist in ihnen selbst gelegen. Stücke von sterilen Pflanzen widerstehen unter denselben Bedingungen der Fäulnis auch zwischen den stark verfaulenden Schwärmern oder absterbenden fertilen Pflanzen, sogar unter dicken Bakterienhäuten, die die Wasseroberfläche auch in größeren Schalen bedeckten, dank dem sehr beschränkten Sauerstoffbedürfnis der sterilen Pflanzen. Primär sind dabei wahrscheinlich dieselben störenden Wirkungen beteiligt, die auch die vollständige Entwicklung der Schwärmer aus Pflanzen, die in der Kultur fertil geworden sind, verhindern, auch wenn man solche Pflanzen in größeren Wasserbehältern (etwa von 300 l Inhalt) aufzieht. Da die direkte, allerdings viel schwierigere Beobachtung des Verhaltens der Schwärmer im Meere versäumt wurde, beabsichtige ich dieselbe bei der nächsten Gelegenheit auszuführen; gleichzeitig werde ich aber auch die Versuchsbedingungen noch mehr variieren, da in den bisherigen bei weitem noch nicht alle Möglichkeiten erschöpft werden konnten. Eigentlich handelte es sich bis jetzt nur um einige Versuchsvariationen mit dem an demselben Tage (23. September) entleerten vollkommen ausgebildeten Schwärmermaterial, und so könnte es auch möglich sein, daß es sich, wie dies auch in den Kopulationsversuchen mit anderen Meeres-, aber auch Süßwasseralgen allzu oft vorkommt, um einen „unglücklichen“ Tag handelt, an dem keine Kopulationen zustande kommen, wenn man die Schwärmer vor vorzeitigem Absterben nicht retten kann. Die Ursachen davon bleiben unbekannt. Es wäre verfrüht aus der Tatsache, daß auch unter Kulturbedingungen, die in kleinem Maßstabe die Bedingungen des freien Meeres im Hafen nachahmten, besonders was den Boden, das Wasser sowie die Temperatur und Beleuchtung anbelangt, die Weiterentwicklung der Schwärmer verhindert wurde, zu schließen, daß es sich um reduzierte Formen handelt, die der Umbildung zu neuen Pflanzen nicht fähig sind. Durch Verfeinerung der Kultur in größerem Maßstabe wird man sicher zum Ziele kommen, was auch von einer Reihe anderer Meeresalgen gelten mag.

Viel widerstandsfähiger scheinen die aus dem Pflanzeninneren künstlich befreiten, allerdings in der Kultur unvollständig ausgebildeten Schwärmer zu sein, denn es haben sich sowohl die je einen Kern und Chloroplasten führenden Gebilde als auch die größeren und in einkernige Portionen noch nicht geteilten Protoplasmaballen in den Glasschalen lange erhalten, ohne der Fäulnis zu unterliegen. Auch in diesen, in weit größerer Anzahl verschieden abgeänderten Kombinationen konnte keine Kopulation wahrgenommen werden, obwohl es sich nicht selten um wohlentwickelte,

zum Teil auch etwas abgeplattete, im Augenblick der Freilegung sehr bewegliche und gut entwickelte Schwärmer handelte. In der Kultur konnte allerdings auch nach 1—2 Stunden keine Spur von selbständiger Bewegung festgestellt werden. Solche Schwärmerbildungen wurden noch 3 Monate beobachtet, ohne irgendwelche Veränderungen erkennen zu lassen. Aus der abgerundeten Form des Chromatophors ist zu schließen, daß diese Zellen noch nicht genug weit in der Entwicklung vorgeschritten waren und deswegen auch die abnormen Kulturbedingungen besser und länger zu vertragen vermögen, was auch von den Protoplasmaballen gilt.

Einen Sonderfall könnten diejenigen Schwärmer vorstellen, die in den Blättern verblieben und aus unbekanntem Gründen nicht gleichzeitig heraustreten konnten, obwohl sie auch in den Nachmittagsstunden (also mehr als 10 Stunden nach dem Austritt der Schwärmer) im Blattinneren in Bewegung begriffen waren. Zur Kopulation kam es auch unter diesen Bedingungen nicht, obwohl die im Blatt völlig entwickelten Schwärmer bis zur Zeit der Beobachtung samt den Pflanzen im Meere verblieben. Man könnte wohl an die Geschlechtsdifferenzierung der Pflanzen denken. Doch ist in dieser Hinsicht auf die eigentümlichen Schwärmerformen mit vier Geißeln hinzuweisen, die allerdings die Möglichkeit der Kopulation nicht ausschließen, obwohl es sich auch nur um monströse, nicht vollkommen geteilte Doppelindividuen handeln könnte. Die Annahme REINKES (1915), die allerdings auf dem vollständigen Mangel der Schwärmerstadien bei den Caulerpaceen basiert, daß die gesamte *Caulerpa*-Vegetation im Mittelländischen Meer als ein einziger Klon aufzufassen ist, erfährt nach dem Funde der Schwärmer wenigstens eine gewisse Einschränkung. Auch bei Abwesenheit von anderen Schwärmerbildungen bleibt allerdings nicht ausgeschlossen, daß die Kopulation in den bisherigen Versuchen aus dem Grunde nicht zustande kam, daß zufälligerweise nur gleichgeschlechtlich differenzierte Gameten vereinigt wurden, während die weit überwiegende Mehrzahl der fertilen Pflanzen aus dem Grunde der technischen Unmöglichkeit des Verarbeitens eines großen Materials eigentlich nur durch Fixierung für die weitere Beobachtung gerettet werden konnte.

Wenn die Anzahl der bisherigen Kopulationsversuche, die an dem besten gefundenen Material angestellt wurden, nicht darüber aufklären kann, wie sich die Schwärmer in der Natur (im Hafen) verhalten, so läßt sich auch nicht entscheiden, ob es sich um geschlechtliche oder ungeschlechtliche Schwärmer handelt. Ebenso unentschieden muß allerdings vorläufig auch die Annahme bleiben, daß nach dem *Cladophora*-Beispiele SCHUSSNIGS (1928) diese Gebilde nur einen Anfang einer weiteren Generation vorstellen würden und deswegen auch nicht zur Kopulation oder zum Auskeimen ohne weiteres bewegt werden könnten. Diese zweite Generation müßte wahrscheinlich in einer anderen Periode gesucht werden,

wenn es mir nicht gelang, die Anlagen dazu in den bisherigen Versuchen, wo ich auch mit niedrigeren Temperaturen arbeitete, hervorzurufen. Die große Vergänglichkeit der gut ausgestatteten Schwärmer scheint nicht für diese Deutung zu sprechen.

Nicht ausgeschlossen ist weiter, daß es sich nur um die eine Gametenform handelt, nämlich um die Mikrogameten, da die Kleinheit der Schwärmer im Vergleich zu den nicht selten größeren Mikrogameten bei anderen Chlorophyceen zu dieser Annahme am meisten berechtigen würde. Allerdings wurden über 300 Exemplare von *C. prolifera* aus dem Hafen von Villefranche, dann einige Exemplare auch aus anderen Lokalitäten (in der Bucht von Villefranche und von Juan, hier Croton bei Antibes) untersucht, ohne, wie oben erwähnt, einen nennenswerten Unterschied zwischen den Schwärmern oder deren einkernigen Anlagen feststellen zu können. Ausgeschlossen ist allerdings eine solche Möglichkeit deswegen nicht, weil auch bei anderen Siphoneen, z. B. bei *Codium*-Arten, mitunter bisher nur ein Geschlecht bekannt ist (SCHMIDT 1928). Unberücksichtigt müssen dabei jene Fälle bleiben, wo zwar größere, scheinbar scharf begrenzte Gebilde beobachtet wurden, daneben aber auch winzige, mit einem Kern und einem Chloroplasten versehene, mehr oder weniger weit entwickelte Schwärmer auftraten, so daß es sich dabei eigentlich nur um unvollkommen gespaltene Protoplasten abfallender Pflanzen handelte. Die bisherigen Untersuchungen an *C. Ollivieri* ebenso wie die Prüfung des allerdings noch nicht ausgereiften fertilen Exemplars von *C. peltata* var. *macrodisca* aus dem Herbar von Frau WEBER-VAN BOSSE lehren, daß auch bei diesen Formen im Grunde dieselbe Art von Schwärmern vorliegt bzw. zu erwarten ist. Bei birnförmigem Umriß und einseitiger Anhäufung von Chromatophoren sehen allerdings auch größere Protoplastenklumpen echten Makrogameten täuschend ähnlich; aber die Gegenwart von völlig gespaltenen Schwärmern mit je einem Kern und Chloroplasten wurde bei der nachherigen Durchsicht des fixierten Materials, wo noch zahlreiche Schwärmer und unreife Schwärmerstadien vorzufinden sind, als Zeichen angesehen, daß es sich um Exemplare mit den gewöhnlichen winzigen Schwärmern handelt, da die unzureichende Entwicklung der größeren Körper, besonders auch der Geißelmangel und Vielkernigkeit, eine solche Monözie ausschloß.

5. Zur Frage der Vermehrung.

Allen diesen Verhältnissen will ich in den folgenden Fortpflanzungsperioden eine gebührende Aufmerksamkeit widmen, und zwar besonders mit Rücksicht auf die Bedeutung der Schwärmer für die Erhaltung und Verbreitung der Art. An der großen Bedeutung der vegetativen Vermehrung bei *Caulerpa* zweifelt sicher niemand, sie wurde im Gegenteil in ein direktes ursächliches Verhältnis gebracht mit dem Mangel der ge-

schlechtlichen Fortpflanzung oder überhaupt durch Schwärmer, die bisher der Beobachtung entgingen. Mich hat darüber z. B. die Entstehung des neuen Villefrancher Standortes von *Caulerpa prolifera* an der Mole der zoologischen Station belehrt; denn es handelte sich im ersten Jahre meiner Versuche nur um sterile Pflanzen, die dort ausgeschüttet wurden und dieser Fundstelle Ursprung gegeben haben. Derartige Beobachtungen erfordern auch eine längere Zeit, denn z. B. kurzfristige Versuche mit wenigen Pflanzen im Meere, die meist ohne Einwurzelung eingehen, schlagen oft fehl. Auch nach dem Funde der Schwärmer darf man nicht auf die Bedeutungslosigkeit oder sogar das Nichtvorhandensein einer anderen Vermehrungsart schließen. *C. Ollivieri*, die auch in geringer Tiefe wächst und mir viel besser der direkten Beobachtung zugänglich war, bewurzelte ausgerissene Teile an stärker exponierten Stellen, wo sie gut gedeiht und starke Wellenbewegungen verträgt, auch nach vielen Tagen nicht. Sie wurden wochenlang zwischen den Steinen un-aufhörlich umhergerollt, ohne sich etwa verankern zu können. Nicht selten findet man aber auch hier zwischen intakten Pflanzen losgerissene Teile (Blätter mit neugebildeten Rhizoiden und Rhizomen), die zur Vermehrung dienen könnten. Ihr Vorkommen ist aber sehr beschränkt, und so stelle ich mir eher vor, daß die schönen und üppigen Steinbewachungen auf eine andere Weise entstanden. Sie vertragen ohne Schaden auch die stärkste Brandung. Die große Dichte gewinnen diese *C. Ollivieri*-Rasen durch die starke Verzweigung der Rhizome, die sich kaum bis zu den ältesten Teilen verfolgen lassen. Meist brechen die stärksten, ältesten Teile, die an einigen Stellen besonders üppig eingewurzelt sind, ab, da sie von der Basis her absterben und in dem weiteren Verlauf nach allen Seiten hin neue Rhizome ausstrahlen. Erwähnenswert sind in dieser Beziehung dünnblättrige, reichlich proliferierende Exemplare, an denen eine Fülle zarter schmaler Blätter gleichsam sympodienartig entsteht, und die man eigentlich für die primitivste, aber typische Wachstumsform der *Phyllanthoideae*-Sektion ansehen könnte. Dichte Bestände solcher Individuen könnten als Nachkommenschaft der großen Menge der Schwärmer, die jede fertile Pflanze hervorbringt, gedeutet werden. Erst nach Bildung mehrerer solcher Blätter kommen auch Rhizome zur Ausbildung, deren Entstehung auch in Regenerationsversuchen an eine beträchtlichere Assimilatenmenge geknüpft war, als diejenige ist, die zur Bildung der Blätter ausreicht. Höchstwahrscheinlich gehen diese Häufchen von zarten Pflanzen aus den Schwärmern hervor, wofür auch die recht gleichmäßige, obwohl nur an wenigen Exemplaren zu beobachtende Fruktifikation zu sprechen scheint. Andererseits kann man zartblättrige Sympodien auch an Pflanzen feststellen, die mit stärkeren Rhizomen den Eindruck von älteren Pflanzen machen, obwohl sie auch da zumeist nur auf die Basis der ganzen Pflanze beschränkt erscheinen. Nicht ausgeschlossen ist aber

auch ein gewisser Dimorphismus, der teils auf die ungleiche Entwicklungsphase zurückzuführen wäre (Jugendform mit zarten, reich sich verästelnden Blättern, aber ohne Rhizome, Folgeform mit stärkeren Blättern, die meist einfach sind und den Rhizomen ansitzen) oder aber durch die Außenbedingungen verursacht werden könnte. Bei starker Bewurzelung, die besonders die basalsten Teile trifft, entstehen üppige Blattprolifikationen; demgegenüber bilden sich an Rhizomen, besonders denjenigen, die sich bei *C. Ollivieri* nicht bewurzeln und schief nach oben aufsteigen, nur einfache Blätter. Bei der Beurteilung der „Keimpflanzen“ bei dieser Art, obwohl eine solche Annahme für einige Formen sehr am Platze erscheint, muß man sicher sehr vorsichtig vorgehen.

Auch bei *C. prolifera* kommen derartige Formen häufig vor, die aus zarten aufeinander inserierten Blättern bestehen, nach denen es erst zur Anlage der Rhizome kommt, obwohl auf diese Organfolge nur indirekt geschlossen werden kann, da Rhizombildungen an der Basis der Blätter entstehen. Die ersten Rhizomanlagen sind sehr zart und gleichen in der Dicke den Rhizomen von *C. Ollivieri*, die an erwachsenen Pflanzen kaum einen Durchmesser von 0,4 mm erreichen. Die ersten Rhizomblätter sind sehr klein und zart, und erst im weiteren Verlaufe des sich inzwischen verstärkenden Rhizoms bilden sich immer größere Blätter, bis die im September (zur Zeit des Beobachtens) entstehenden bereits die gewöhnlichen Dimensionen von *prolifera*-Blättern aufweisen. Die so auffallend zunehmende Entwicklung der einzelnen Blätter, die aufeinander an dem Rhizom gebildet werden, spricht viel für die Keimlingsnatur solcher Exemplare. Sicher ist aber diese Deutung noch nicht, denn man findet äußerlich ganz ähnliche Pflanzen nicht selten im Hafengebiet, die jedoch aus Bruchstücken von Blättern (besonders den Basalteilen der Blätter und unteren Blattprolifikationen) oder Rhizomen hervorgegangen sind. Auch diese von den übrigen Pflanzen isoliert dastehenden Pflanzen fangen zuerst mit der Bildung sehr kleiner Blätter an und erstarken erst im Verlaufe der Vegetationsperiode, allerdings recht ungleich, da über ihre Größe auch die Größe der Teile entscheidet, an denen sie entstehen, sowie der Zeitpunkt, wann sie abgerissen wurden. An derartigen, in der Entwicklung bereits weiter vorgeschrittenen Zwergpflanzen lassen sich oft keine Reste der ursprünglichen Thallusstücke mehr finden, obwohl die Narben mit geheilter Abrißstelle noch ein gutes Zeichen von ihrem Ursprung abgeben. Aus einer großen Menge solcher Zwergpflanzen, die im Rhizomgeflecht normaler Individuen sowie im umgebenden Schlamm oft anzutreffen sind, ließen sich doch einige herausfinden, die höchstwahrscheinlich als Keimpflanzen (Abb. 15) gedeutet werden könnten, obwohl dies auch von vielen anderen, an denen ebenfalls keine Reste älterer Thallusstücke zu sehen waren, zutreffen kann. Die Mehrzahl solcher Zwergpflanzen geht aus kleinen Blattprolifikationen hervor, die im

Winter (oder im Frühling) bei günstigen Temperaturverhältnissen auf älteren Blättern entstehen in der Gestalt von kleinen, oft geweihartig verästelten und laubartig entwickelten Gebilden, die auch nach Verwesen der Tragblätter als jüngere Teile erhalten bleiben und durch Bildung von weiteren Blättern und Rhizomen zu vollkommenen, allmählich an Stärke zunehmenden Pflanzen werden. An den abnormen Ausgangsblättern sind solche Pflanzen leicht zu erkennen. Hoffentlich werden Beobachtungen in einer anderen Jahreszeit, sowie die beabsichtigten Versuche auch auf die Bedeutung der Schwärmer für die Fortpflanzung genügendes Licht werfen.

Ohne Zweifel ist das Ausdauern der sterilen Pflanzen ein sehr vollkommenes und kann wesentlich zur Erhaltung der Pflanze auf einer und derselben Stelle völlig ausreichen. Die Mauer- und Steinpflanzen perennieren mit Hilfe der Rhizome, während die Blätter allmählich und in schnellerem Tempo — von den der Basis des Rhizoms genäherten angefangen — ausgesogen und zersetzt werden. Dies gilt meist auch von *C. Ollivieri*, die viel mehr als eine Steinpflanze zu charakterisieren ist. Demgegenüber besitzt die Schlammform die Fähigkeit, auch ältere Blätter im Schlamm zu überwintern, die dann völlig weiß sind und, wie sonst Rhizome, eine große Menge von Stärke enthalten. Diese Basalblätter treiben auf ihrer ganzen Fläche eine bedeutende Anzahl von Rhizomen,

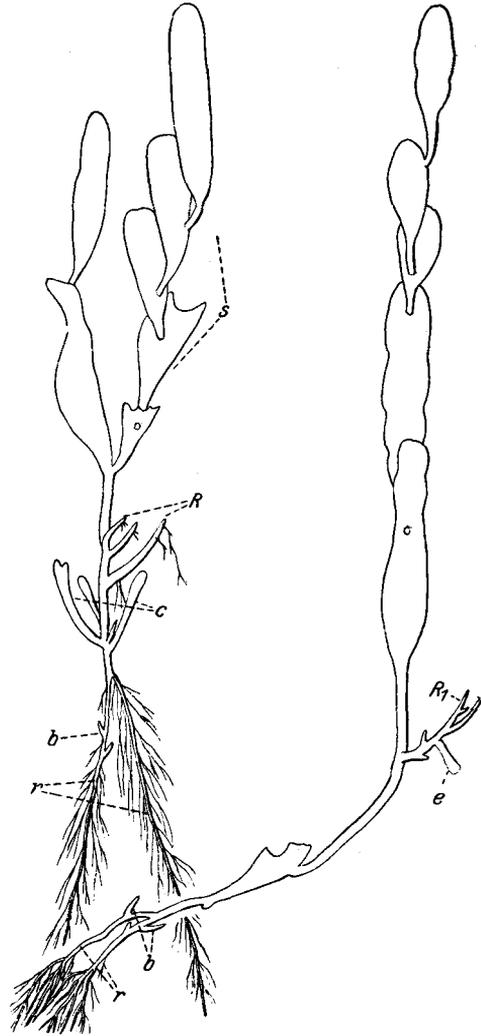


Abb. 15. *Caulerpa prolifera*. Einjährige Keimlinge (?). *r* Stark entwickelte Rhizoide, *b* höckerartige Blatt- oder Rhizomanfänge, *e* erste, sehr einfache Blätter, *s* sympodienartig nachwachsende Blattprolifikationen, *R* junge Rhizome, zum Teil noch ohne Rhizoiden (*R*₁). Vergr. 2.

die sich nach allen Seiten hin verbreiten und oft mehrere Quadratdezi-
meter Fläche bedecken, obwohl sie eigentlich mehr ins Laub als auf
eine größere Entfernung von dem Ausgangszentrum heranwachsen. Da-
gegen wird eine bedeutende Länge von Rhizomen eigentlich nur an
Pflanzen erreicht, die entweder die Steine oder den Sandboden bewachsen;
oft aber gilt dies auch von Schlammpflanzen, aber nur von solchen, die
mit dem Boden nur in einer lockeren Verbindung stehen oder sogar ober-
halb des Bodens im Geflecht gewöhnlicher kurzstöckiger Pflanzen auf
weite Strecken heranwachsen.

6. Verwandtschaftsverhältnisse.

Für die Aufklärung der verwandtschaftlichen Beziehungen ist die aus-
reichende Kenntnis der Fortpflanzungsorgane von großer Wichtigkeit,
obwohl auch im Bereich der Siphoneen Fälle vorkommen, in denen die
Art der Fortpflanzungszellen phylogenetisch nicht ausnutzbar ist (bei
Derbesia DAVIS 1908). Öfter sind auch bei Siphoneen Fruktifikations-
organe bisher unbekannt geblieben. Bei *Halimeda* sind Gebilde von ein-
heitlicher Form und ähnlicher Ausbildung von Geißeln wie bei *Caulerpa*
mehrfach beobachtet worden, die jedoch in sämtlichen Fällen ohne Kopu-
lation abstarben, weshalb man sie, obwohl sie größer als bei *Caulerpa*
sind, vielfach für (unvollkommen ausgebildete) Iso- oder Mikrogameten
hält, andererseits aber auch ihre Zoosporennatur nicht ausschließt. Die
Ähnlichkeit erhöhen die an *Halimeda* gemachten älteren Beobach-
tungen, daß zur Bildung der Schwärmer auch der plasmatische Inhalt der
unteren Thallusteile, die dann völlig weiß werden, verbraucht wird.
Nach neueren Angaben entwickeln sich gewisse Pfröpfen zwischen
den schwärmerbildenden Kugeln und dem übrigen Thallusteil, die im
Gegensatz zu *Caulerpa* das völlige Erschöpfen und Absterben des Thal-
lus verhüten. Von *Halimeda* und anderen Codiaceen, soweit bekannt,
weicht *Caulerpa* hauptsächlich durch die völlige Abwesenheit besonderer
Sporangien bzw. Gametangien ab, denn die Schwärmer entstehen bei
ihr im gewöhnlichen, abgesehen von der Papillenbildung äußerlich
völlig unveränderten Thallus. Eine Analogie dazu findet man unter Siphoneen
bei Bryopsidaceen, die sich jedoch durch ausgeprägte und sehr
häufige Anisogamie auszeichnen. Dieser Analogie entsprechen ge-
wisse andere Bildungen (Verzweigung, Balken, Zapfen, Reaktion der
Zellmembran, CORRENS 1894), die bekanntlich auch für einen nahen An-
schluß der Caulerpaceen einerseits auf die Bryopsidaceen sprechen.
Auch bei *Bryopsis* geht ein gewisser Teil des gewöhnlichen, ursprüng-
lich vegetativen Körpers in der Bildung der Schwärmer ein, der
andere wird aber wieder durch Pfröpfungsbildungen vor dem völligen
Aufbrauchen gerettet, das sich jedoch bei Abwesenheit der Scheide-
wände auch weiter erstreckt. Die Größe des dem Erschöpfen ver-

fallenden Anteiles hängt eigentlich nur von der Lage und Ausbildung der Scheidewände zwischen dem fertilen und steril bleibenden Inhalt ab, wie auch FREUND (1907) anführt. Das Fertilisieren schreitet von der Basis (den ältesten Fiedern) nach oben vor, ebenso wie dies oft auch bei *Caulerpa* zu verfolgen ist, falls die einzelnen Blätter durch künstliche Scheidewände im Rhizom voneinander abgetrennt werden.

Eine Holokarpie, die die bisher untersuchten *Caulerpa*-Arten auszeichnet, findet man daher eigentlich nur bei niederen Algenformen, die viel einfacher gebaut sind. Zunächst könnte man an die Gattung *Botrydium* denken, wo eine analoge Netzaderung des fertilen Plasmahaltendes und vollständiges Auflösen des Individuums nach der Ausbildung und Entleerung der Schwärmer vorkommen. Auch auf eine andere Analogie ist bei diesen beiden voneinander so weitgehend verschiedenen Algengattungen hinzuweisen, die wahrscheinlich ebenfalls mit Verhältnissen, die die Holokarpie einleiten, zusammenhängt. Unter gewissen inneren oder äußeren Bedingungen tritt eine eigenartige Inhaltsmobilisierung bei *Botrydium* und *Caulerpa* (mit Kernfusionen bei dieser!) in die basalsten Teile des einzelligen Thallus ein (MILLER 1927 bei *Botrydium*).

Andere interessante Fälle von Umwandlung der Plasmamassen, die sich aus anderen Thallusteilen zum Zwecke der Schwärmerbildung zurückziehen, sind bei einigen Siphonocladaceen zu verzeichnen, deren Ähnlichkeit mit Caulerpaceen (besonders *C. fastigiata*) OLTMANN (1922) hervorhebt. Eine besondere Erwähnung verdienen z. B. Valoniaceen. Die Merkmale einiger *Caulerpa*-Arten (*C. ligulata*) haben MURRAY (1891) den Grund geliefert, die Caulerpaceen den Valoniaceen (*Struvea*, *Apjohnia*) anzuschließen. Die Ähnlichkeit wird durch die Beschaffenheit der Austrittspapillen bei Caulerpaceen erhöht, denn es lassen sich auch bei Valoniaceen präformierte Stellen als mehr oder weniger deutlich herausgestreckte Öffnungen oder verlängerte Hälse oder sogar sehr lange Haare, die zum Entleeren der Schwärmer dienen, beobachten. Auch bei anderen Algengruppen lassen sich analoge Gebilde bemerken, wie z. B. die Befruchtungstuben bei einigen *Vaucheria*-Arten, die meist zu 2—4 an den Antheridien gebildet werden (*V. de Baryana*). Wir begegnen ähnlichen Entleerungshälse auch bei den niedrigsten Pilzfamilien, Archimyceten und Chytridiales, bei denen sie dieselbe Bedeutung haben, mit dem Unterschiede jedoch, daß sie bei diesen Endoparasiten den Austritt der Schwärmer aus dem Inneren der Wirtszellen und -gewebenach außen ermöglichen, obwohl sie manchmal anscheinend zwecklos als Artcharakter ausgebildet werden, indem sie bei einigen Arten noch sehr weit über die Oberfläche des Wirtes hervortreten, in anderen dagegen bereits im Inneren des Wirtes endigen. Von Interesse in dieser Beziehung ist auch der Hinweis LOTSYS (1907) auf die Verwandtschaft der Archimyceten mit den Siphonales. Ähnlich stellen die Papillen der Caulerpaceen einen Artcharakter

vor, der allerdings auch durch einfache Löcher ersetzt werden könnte. Es ist nicht ausgeschlossen, daß sie auch bei einigen *Caulerpa*-Arten fehlen können. Dafür scheinen die Beobachtungen von WEBER-VAN BOSSE (1898) an *Caulerpa clavifera*, sowie die Angabe von ERNST (1918) für *C. racemosa* var. *uvifera* zu sprechen. Dazu ist jedoch zu bemerken, daß in Fällen, in denen die Ausbildung der Fortpflanzungsorgane bei *C. prolifera* besonders stark gehemmt ist, auch die Papillen weitgehend unterdrückt werden, und daß sie auf großen Blattflächen überhaupt fehlen. Wie oben angegeben, könnten die Schwärmer auch durch Zersetzung der Thalli wohl freigemacht werden, der eigentlich eine Bildung von unregelmäßigen Löchern über den Schwärmeranhäufungen vorangeht.

Bei den in dieser Beziehung einfacheren Valoniaceengattungen findet man eigentlich ähnliches. Bei *Halicystis ovalis* findet man bereits einige Tage vor der Schwärmerbildung an der Oberfläche des keulenförmigen Thallus mehrere helle Punkte, wo die Membran verdünnt erscheint und dann durchbricht, um die Zoosporen frei zu lassen. Diese entstehen aus dem dunkelgrünen Protoplasmanetz, das sich oben ansammelt und von dem übrigen Plasmainhalt der Zelle nicht abgrenzt; doch stirbt nicht die ganze Zelle ab, wie bei *Caulerpa*, sondern es schließen sich die Austrittslöcher, und das übriggebliebene Plasma lebt weiter und kann wiederholt (etwa noch 3 Wochen bis acht mal) zur Zoosporenbildung übergehen (KUCKUCK 1907). Ähnliches gilt auch von anderen Valoniaceen, an denen gestreckte Austrittshäuse (*Ernodesmis verticillata*, *Blastophysa polymorpha*) oder auch lange Austrittshaare (*Chaetosiphon moniliformis*) gebildet werden. So steht die Holokarpie der *Caulerpa*-Arten trotz des sehr innigen Anschlusses an die Valoniaceen ganz vereinzelt im System der höher organisierten Chlorophyceen da.

Wie die verwandtschaftlichen Beziehungen, so vermag der Fund der Fortpflanzungsorgane auch die große Formvariabilität der Caulerpaceen, die beim Mangel an schwärmenden Stadien schwer erklärlich erschien (REINKE 1900, 1914, SVEDELIUS 1906), in Zukunft besser beleuchten.

7. Bemerkungen zur experimentellen Beeinflussung der Fortpflanzung.

Eine beträchtliche Anzahl von Versuchen wurde angestellt, teils um gewöhnliche vegetative Pflanzen zur Fruktifikation, teils um die Schwärmer zur Kopulation bzw. zur weiteren Entwicklung zu bewegen, aber alle diese Bemühungen waren bisher völlig erfolglos. Dennoch darf man daraus nicht schließen, daß diese Vorgänge von der Außenwelt unabhängig vor sich gingen; denn es kommt bei diesem Objekt allzu häufig vor, daß auch bei völliger Fruchtreife die ungünstige Einwirkung der gewöhnlichen Laboratoriumskultur in der weitgehenden Entwicklungshemmung der Schwärmer zutage tritt. Wie bereits bemerkt, ist es nötig,

durch planmäßige Verfeinerung der Kulturmethode diesem Ziele mit Hilfe passender Kombinationen von äußeren und inneren Bedingungen näher zu kommen. Über die Mißerfolge in bezug auf die Kultur normal entwickelter Schwärmer wurde bereits oben berichtet. Hier seien einige Bemerkungen über die künstliche Auslösung der Fruktifikation gestattet, die besonders KLEBS (1896) bei anderen Algen leicht gelungen ist.

Ohne Zweifel leiten auch in der Natur gewisse Veränderungen der Außenfaktoren die Papillen- und Schwärmerbildung ein; aber unverständlich bleibt in dieser Hinsicht, daß von einer so bedeutenden Anzahl von Pflanzen, die dicht miteinander verflochten, große Rasen bilden und anscheinend eine völlig gleichartige Größen- und Formentwicklung aufweisen, nur so wenige auf diese Veränderungen der Außenwelt mit der Fruktifikation reagieren und sogleich ihr Wachstum einstellen, während andere, viel zahlreichere Exemplare weiterwachsen. Die unterseeische Wiese von *C. prolifera* im Hafen de la Darse zeigte am 22. September (dem Höhepunkt der Fruktifikation im Jahre 1928) mit den häufigen weiß gefärbten und verfallenden fertilen Exemplaren und den noch weit häufigeren grünen, viele neue weiß berandete Blätter ausbreitenden Pflanzen ein sehr interessantes Aussehen. Das individuelle Leben und Sterben in seinem Nebeneinander weckte den gleichen Gedanken, wie der Anblick der gebräunten vertrocknenden Blätter der fertilen Agaven zwischen lebensstrotzenden grünen Rosetten dieser Pflanzen, die den anliegenden Meeresstrand bedeckten.

Ob es auch bei *Caulerpa* regelmäßig die ältesten oder die am besten entwickelten Stöcke sind, die unter den gegebenen Außenbedingungen zur Fortpflanzung gelangen, läßt sich nach den augenblicklichen Beobachtungen kaum entscheiden.

Sowohl die Fruktifikation wie das starke vegetative Wachstum scheinen mit der Außenwelt zusammenzuhängen, die Entscheidung dagegen, ob die Pflanzen fertil werden und ihr Wachstum aufgeben oder umgekehrt, besonders zu dieser Zeit sehr stark aufzuwachsen anfangen, muß wahrscheinlich in bisher nicht bekannten inneren Bedingungen gesucht werden. Betreffs des vegetativen Wachstums herrscht in der Literatur eher die Meinung vor, daß es im September stark abnimmt und vielmehr in den vorangehenden Monaten seinen Höhepunkt erreicht. Daß dies nicht zutrifft, sollen einige Messungen beweisen, die das auffallende Zunehmen der Wachstumstätigkeit zur Zeit der Fruktifikation bei allen steril gebliebenen Pflanzen feststellen. Am 29. September waren folgende Durchmesser (Länge \times Breite) der Blätter an den Enden der Rhizome zu beobachten. Auf ein bereits völlig ausgewachsenes Blatt mit einfacher Spreite (30 \times 11) folgte ein anderes zusammengesetztes, dessen Basalspreite (53 \times 16) und eine noch junge zuwachsende Prolifikation (42 \times 12) maß, und ein drittes mit der Basalspreite (45 \times 15) und einer

ganz jungen Prolifikation (15×8). Das letztgebildete Blatt (73×18) war noch an dem ganzen oberen Rande „meristematisch“, d. h. weiß gefärbt und eines noch weiteren Wachstums durchaus fähig. Bekanntlich sind junge Prolifikationen entweder auf der ganzen Fläche oder nur am oberen Rande weißlich gefärbt, je nachdem, ob sie noch stark oder weniger intensiv heranwachsen sollen. Die mehr basalwärts am Rhizom gelegenen, bereits ganz erwachsenen Blätter, die früher herangewachsen waren, boten sämtlich geringere Dimensionen. In einem anderen Falle maß das letzte völlig ausgewachsene Blatt 38×15 und seine ebenfalls nicht mehr zuwachsende Prolifikation 40×13 . Das folgende (70×17) trug eine am Gipfel noch meristematische Prolifikation (55×18), die folgenden zwei, am Gipfel noch weißum randeten Blätter maßen 73×17 und 18×17 .

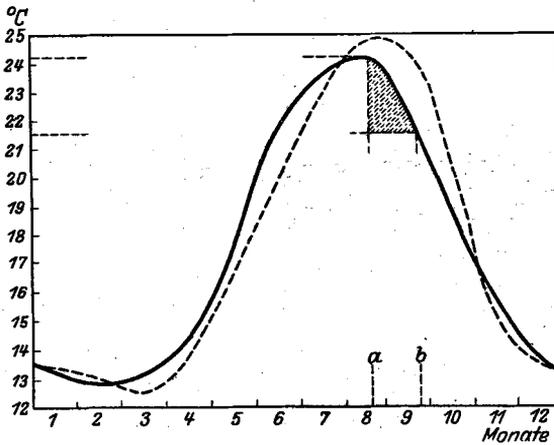


Abb. 16. Temperaturkurve für Villedfranche-sur-Mer (ausgezogen) und für Monaco (punktliert). *a b* Die Fruktifikationsperiode der *Caulerpa prolifera* in Villedfranche 1927, 1928.

Temperaturkurve gut übereinstimmt. Allerdings war das Datum der ersten Funde fertiler Pflanzen nicht genau dasselbe. Der Zusammenhang geht aus den Kurven, der Abb. 16 hervor, die den Temperaturablauf in den einzelnen Monaten teils in Villedfranche-sur-Mer (nach den Messungen von DAVIDOFF und SPITZCHAKOFF [1911] in den Jahren 1901—1910), teils in Monaco (nach ROSE 1926) wiedergeben. Damit stimmt auch der Temperaturverlauf in Neapel (LO BIANCO 1909) überein. Die punktierte Fläche der Abbildung gibt sowohl die Fruktifikationsperiode wie auch die abnehmenden Temperaturgrade übersichtlich an. Wenn auch der Zusammenhang der Fertilerperiode mit der Temperatur im ganzen unverkennbar ist, so ließen sich kaum direkte Beziehungen der einzelnen Fruktifikationsschübe zu diesem Faktor oder anderen Witterungsverhältnissen nachweisen. Innerhalb der fertilen Periode folgten fertile Tage sowohl nach stillem, wie auch nach stürmischem Wetter, nach

Danach erzeugen die steril gebliebenen Pflanzen am Schlusse der Fruktifikationsperiode mehr als zweimal größere Blattspreiten als vorher in der heißesten Jahreszeit.

Die zweijährigen Beobachtungen sprechen dafür, daß die fertile Periode gleich nach der heißesten Jahreszeit folgt, so daß sie auch mit dem plötzlichen Abfall der

hellen sonnigen, wie nach trüben regnerischen Tagen. Am 19. und 20. September war es sehr schön und warm, einige Tage vorher waren kälter und regnerisch, und so ist es nicht unmöglich, daß diese Schwankungen die stärkste Umwandlung steriler Pflanzen zu fertilen, die am 21. September eintrat, verursachten.

Die Tatsache, daß, wie dies auch bei anderen Algen beobachtet worden ist, gleichzeitig mit dem Auftreten fertiler Pflanzen im Meere auch in den Kulturgefäßen und Aquarien im Laboratorium relativ viele davon gefunden werden konnten, spricht wirklich nicht viel für die entscheidende Bedeutung der gewöhnlich anerkannten Fruktifikationsfaktoren. Danach darf man der Wasserbewegung, Beleuchtung oder Temperatur die maßgebende Rolle bei diesem Vorgang nicht zuschreiben; denn es wurden fertile Pflanzen sowohl in Becken und Aquarien mit stillem, schwach oder auch stärker bewegtem (stömendem) Wasser, welches sogar auf die Pflanzen schädlich einwirkt, als auch in kleinen Gefäßen mit begrenzter Wassermenge, sowohl an stärkerem Licht (draußen vor den Fenstern) als auch an schwächerem Licht (im Schatten des Arbeitszimmers), auch bei verschiedenen Temperaturgraden (draußen und im Arbeitszimmer) beobachtet. Man könnte auch annehmen, daß alle Exemplare, die in der Kultur fertil wurden, Teile von Pflanzen vorstellen, die auch draußen zu gleicher Zeit fruktifizierten, und von denen sie bei der Beschaffung des Materials abgetrennt wurden. Besonders von Steinen und Mauern kann man nur bei vorsichtigem Aufheben mit der Hand ganze Pflanzen oder wenigstens größere Rhizomstücke erhalten, dagegen gelingt es leichter, aus dem Schlamm Pflanzen mit Gabeln zu heben; auffallend leicht gelingt es besonders bei fertilen Pflanzen, die, obwohl noch mit dem Schlamm mittels Rhizoiden verwachsen, bereits verwelkt sind.

Worin der fertile Zustand der Pflanzen besteht und wie lange er vor dem ersten Zeichen der Papillen schon derart induziert ist, daß er auch in der Kultur unter den erwähnten verschiedenen Außenbedingungen nicht verloren geht, bleibt noch zu untersuchen. Es scheint aber dennoch, daß der fertile Zustand im Gegensatz zu einigen anderen bekannten Fällen besonders durch eine sehr schwache Belichtung oder Verwundung der Versuchspflanzen stark herabgesetzt werden kann, so daß z. B. Papillen bloß an den jüngsten Blättern entstehen oder sogar die Pflanzen völlig unverändert bleiben. Normale fertile Pflanzen von *C. Ollivieri* haben, in schwächeres Licht übertragen, ihre weitere Ausbildung der Schwärmer eingestellt, was ursächlich mit den weit höheren Ansprüchen an die Lichtintensität bei dieser Art zusammenhängt. Durch Lichtabschwächung ließ sich auch an Pflanzen, deren Blätter und Rhizome mit zahlreichen wohlausgebildeten Papillen besetzt waren, die Protoplasmanetzbildung verhindern, so daß sie eigentlich wie vegetative Pflanzen aus-sahen, jedoch eine längere Zeit (vom 6.—20. September beobachtet) un-

verändert blieben oder höchstens ein sehr unbedeutendes Wachstum zeigten. An jüngeren Thallusteilen entstanden kleine nadelförmige Auswüchse von 1,8—2,5 mm Länge, die sich bis zum Schluß der Beobachtung nicht zu Blättern oder Rhizomen gestalteten. Diejenigen Vegetationspunkte, die bereits vor der Papillenbildung ihr Wachstum eingestellt haben, blieben auch weiter unverändert.

Im Dunkeln kam die Fruktifikation überhaupt nicht zur Andeutung, obwohl eine bedeutende Menge von Pflanzen darin gehalten wurde. Gegen eine weit hinaufgeschobene Nachwirkung des einmal eingeleiteten fertilen Zustandes sprechen die öfter mit demselben Ergebnis wiederholten Versuche, in denen durch die Unterbrechung der Verbindung zwischen den einzelnen Thallusteilen die sonst gesetzmäßige Verbreitung der fruktifikativen Impulse aus den entscheidenden (basalsten) Partien verhindert wurde. Die Hauptaufgabe fällt dabei den Rhizomen (besonders deren ältesten Teilen) zu, während die jüngeren Rhizomteile diese Fähigkeit nicht besitzen, sondern sie erst durch direkte Verbindung mit älteren Teilen erlangen. Dementsprechend wurden in dieser Fruktifikationsperiode zahlreiche Versuche an ganzen Pflanzen oder wenigstens größeren Bruchstücken mit Rhizomen und Blättern angestellt, um diese innere Vorbedingung, d. h. die große Wichtigkeit des Rhizoms, einzuhalten. Es kommt dabei wahrscheinlich auf die hinreichende Menge der im Rhizom enthaltenen Reservestoffe (Stärke) an, die erst in älteren Rhizomteilen erreicht wird, und zwar in verschiedenen Pflanzen je nach ihren Entwicklungsverhältnissen in ungleichem Maße.

Keine von sämtlichen bis jetzt geprüften Bedingungskonstellationen, die in anderen Versuchen so schöne Erfolge gebracht haben, hat ein positives Ergebnis gezeigt, das darin zu sehen wäre, daß wenigstens die Hälfte oder ein Drittel von allen Versuchspflanzen fertil geworden wäre. Dem oben erwähnten Zusammenhang der Fortpflanzung mit der Temperaturabnahme entsprechend wurde zunächst der Einfluß dieses wichtigen Entwicklungsfaktors geprüft, indem ein umfangreiches vegetatives Material teils in Thermostaten (bis 38° C), teils in verschiedenen Laboratoriumsräumen (18—25° C), teils in Kühlschränken (10—12°) gehalten wurden. Viele Pflanzen wurden auch im Kellerraum, wo die Temperatur um 2—5° C tiefer war als in den anderen Teilen des Laboratoriums, sowie am Boden eines alten, nicht mehr benutzten Brunnens, wo sich die Temperatur konstant auf 16—17° C hielt, besonders über Nacht eingeführt und während des Tages gewöhnlichen Belichtungs- und Temperaturverhältnissen ausgesetzt. Die Anzahl der Kühlungsächte wurde verschiedenartig variiert. Auch in Versuchen mit direkter Sonnenbeleuchtung war die Temperatureinwirkung immer betätigt. Mit zunehmender Dauer der direkten Belichtung waren Störungen im Verhalten

der Pflanzen zu bemerken, da die Temperatur nach wenigen Stunden in kleineren Gefäßen leicht über 40° C steigt, die Protoplasmaströmung irreparabel sistiert und die Pflanze vernichtet; aber vorsichtige, etwa 1—3stündige Sonnenbeleuchtung in großen flachen Schalen hat keine schädliche, jedoch auch keine positive Einwirkung gehabt. Dies gilt auch von einer unaufhörlichen Veränderung der direkten und diffusen Beleuchtung binnen mehreren Tagen, wobei die Pflanzen in niedrigen Wasserschichten viel stärker beleuchtet wurden, als dies im Meere (bei wenigstens 1—2 m Tiefe) der Fall ist. Ergebnislos waren ebenso Versuche, in denen Pflanzen, nachdem sie eine gewisse ungleich lange Zeit im Laboratorium gehalten wurden, in Körben ins Meer auf 2—5 Tage übertragen wurden, um den Übergang aus der stillen Kultur in die gewöhnlichen Bedingungen des Meeres zu prüfen. Weder im Meere, noch später nach dem Übertragen der Pflanzen in größere Becken im Laboratorium hat sich der fertile Zustand mit ganz vereinzelt Ausnahmen, die überall auch ohne Versuche vorgekommen sind, gezeigt.

Kulturen der Pflanzen in durch Zugabe von Süßwasser im Verhältnis von 1 : 3 bis 1 : 2 verdünntem Meerwasser, ebenso wie andere, in denen verschieden stark konzentriertes Wasser (entweder durch Verdampfung auf $\frac{2}{3}$ oder $\frac{1}{2}$ oder durch Bereicherung des gewöhnlichen Meerwassers mit Salzen) angewandt wurde, haben auch zu keinem Erfolg geführt. Von stofflichen Einwirkungen sind da vor allem Versuche mit Na, K, Ca-Nitrat und verschiedenen Phosphaten, mit Zuckerarten (Glukose, Fruktose, Galaktose, Maltose, Laktose, Sacharose, Raffinose) zu nennen. Das Erscheinen eines fertilen Exemplars in 1proz. Lösung von Na_2HPO_4 ist gewiß als ein „Zufall“ zu deuten. Auch das Aussetzen der Pflanzen auf einige Zeit (1—3 Wochen) der feuchten Luft, worauf die gewöhnliche Wasserkultur folgte, war völlig belanglos, denn in allen solchen Fällen traten immer nur ganz vereinzelt fertile Pflanzen auf, wahrscheinlich ganz unabhängig von den hier angeführten bisher geprüften Versuchsbedingungen. Damit stimmen auch andere Erfahrungen mit den Meeres-siphoneen überein, die überhaupt schwer durch eine bloße Änderung der Außenbedingungen zu beeinflussen sind. Auch FREUND (1907) schließt seine Versuche mit der Gametenbildung an *Bryopsis*, die ihm auch nur an den untersten „reifsten“ Gametangien gelungen sind, mit dem Hinweis auf die Unwirksamkeit der äußeren Bedingungen, wenn eine bestimmte Kombination der inneren nicht vorliegt. Zweifelsohne werden die Dinge bei *Caulerpa* bereits aus dem Grunde einer noch höheren Organisation noch verwickelter liegen.

Zusammenfassung.

1. Bei den zwei näher untersuchten *Caulerpa*-Arten (*C. prolifera* und *Ollivieri*) wurde Holokarpie festgestellt; der ganze Thallus zersetzt sich bald nach der Ausbildung der Schwärmer, die meist in der Kultur nicht einmal vollständig ist.

2. Der Bildung der Schwärmer gehen die Entwicklung von Austrittspapillen (auch bei *C. peltata* var. *macrodisca* beobachtet), der Transport des stärke- und chlorophyllhaltigen Plasmainhaltes der Rhizome und Blattstiele (bei *C. prolifera*) in die Blattspreiten, die Zusammenziehung des „fertilen“ Plasmas, das sich netzartig der Membran fest anschmiegt, und die Aufspaltung dieses Netzes in Partien mit je einem Kern und einem Chloroplasten voran.

3. Die Schwärmerentleerung geschieht bei Tagesanbruch durch eine kleine Öffnung an der Spitze der Papillen mit Hilfe der aufquellenden Inhaltmassen (hauptsächlich der Zentralsubstanz in der „Vakuole“) in Form von grünen Wolken, die, aus den Papillen hervortretend, zu Boden sinken. Die im Thallus noch übrig gebliebenen Schwärmer können sich durch Löcher, die durch Auflösung der Membran (in der folgenden Nacht) im verwelkten Thallus entstehen, frei machen.

4. Trotz der bedeutenden Anzahl der bisher durchgesehenen fertilen Pflanzen konnten keine anderen Schwärmerformen nachgewiesen werden, als die 4—5 μ langen, abgeplatteten, zwei lange Geißeln, einen Kern, einen Chloroplasten und meist auch einen Pigmentfleck tragenden Schwärmzellen, die sich zwar eine gewisse Zeit lebhaft bewegten, aber — wahrscheinlich aus Mangel an geeigneten Kulturbedingungen, die auch auf den ganzen Fruktifikationsvorgang meist sehr schädlich einwirken — nicht zur Kopulation gebracht werden konnten. So ist die Deutung dieser Schwärmer als Gameten und die der sehr eigentümlichen *C. prolifera*-Pflänzchen als Keimlinge noch unsicher.

5. Die festgestellten Fruktifikationsverhältnisse sprechen für eine nahe verwandtschaftliche Beziehung der Caulerpaceen zu den Valoniaceen.

Literatur.

- Correns, C.: Über die Membran von *Caulerpa*. Ber. dtsh. bot. Ges. 12, 364 (1894). — Davis, B. M.: Spore formation in *Derbesia*. Ann. of Bot. 22, 15 (1908). — Davidoff, M. et Spitzhakoff, O.: Rapport jubilaire (25 ans) de la Station zoologique de Villefranche-sur-Mer 25, 106 (1911) (russ.). — Dostál, R.: Zur Frage der Fortpflanzungsorgane der Caulerpaceen. Planta 5, 622 (1928). — Sur les organes reproducteurs de *Caulerpa prolifera*. C. r. Acad. Sci. 187, 569 (1928). — *Caulerpa Ollivieri* n. sp. la seconde espèce européenne des Caulerpacees. Bull. Inst. Océanographique Monaco. Nr 531, 5. Jänner 1929. — Ernst, A.: Siphonienstudien. Beih. bot. Zbl. 16, 232 (1904). — Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreich 519 (1918). — Freund, H.: Über die Gametenbildung bei

Bryopsis. Beih. bot. Zbl. I, 21, 58 (1907). — Janse, J. M.: Polarität und Organbildung bei *Caulerpa prolifera*. Jb. f. wiss. Bot. 42, 395 (1906). — Klebs, G.: Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen (1896). — Kueckuck, P.: Über den Bau und die Fortpflanzung von *Halicystis* ARBESCHOU und *Valonia* GINNANI. Bot. Ztg 65, 139 (1907). — Küster, E.: Ciliaten in *Valonia*-Zellen. Arch. Protistenkunde 4, 384 (1904). — Lo Bianco, S.: Notizie biologiche riguardanti specialmente il periodo di maturità sessuale degli animali del golfo di Napoli. Mitt. Zool. Stat. Neapel 19, 523 (1909). — Lotsy, J. P.: Vorträge über botanische Stammesgeschichte 1, 110 (1907). — Miller, V.: Untersuchungen über die Gattung *Botrydium* WALLROTH. Ber. dtsh. bot. Ges. 45, 161 (1927). — Murray, G.: On new species of *Caulerpa* with observations on the position of the genus. Trans. Linnean Soc., 3. s., 2 (1891). — Oltmanns, F.: Morphologie und Biologie der Algen 1, 412 (1922). — Printz, H.: Chlorophyceae in ENGLER-PRANTL, Die Natürl. Pflanzenfamilien 3, 25 (1927). — Raphélis, A.: Sur la végétation du *Caulerpa prolifera* (FORSK.) LAMOUR. Rev. algologique 1, 164 (1924). — Reinke, J.: Über *Caulerpa*. Wiss. Meeresuntersuch., Abt. Kiel, N. F. 5, 70 (1900). — Eine bemerkenswerte Knospensvariation der Feuerbohne nebst allgemeinen Bemerkungen über Allogonie. Ber. dtsh. bot. Ges. 33, 343 (1915). — Rose, M.: Le plancton et ses relations avec la temperature, la salinité et la profondeur. Ann. Inst. Océanographique Monaco 3, 170 (1926). — Schmidt, O. C.: Über Monözie und Diözie in der Chlorophyceengattung *Codium* STACHN. Ber. dtsh. bot. Ges. 46, 625 (1928). — Schussnig, B.: Zur Entwicklungsgeschichte der Siphoneen. Ebenda 46, 481 (1928). — Svedellus, N.: Ecological and systematic studies of the Ceylon species of *Caulerpa*. Ceylon Mar. biol. Rep. 2, 81 (1906). — Weber van Bosse, A.: Monographie des Caulerpes. Ann. du Jardin Bot. Buitenzorg 15, 257 (1898).
