

*Nachdruck verboten.  
Übersetzungsvorrecht vorbehalten.*

## **Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Protophyten.**

Herausgegeben von Dr. **Bruno Schüssnig.**  
(Privatdozent an der Universität Wien.)

### **V. Das Prokarpium der Ceramiaceen.**

Von  
**Bruno Schüssnig.**

(Hierzu 4 Textfiguren.)

---

Der Anlaß zu den folgenden Zeilen ist eine Kontroverse, die zwischen mir und Herrn Prof. HARALD KYLIN in Lund entstanden ist. Der Ausgangspunkt dafür war eine Publikation über *Spermothamnion roseolum*, welche ich, gemeinsam mit einer Schülerin, im 58. Bande dieses Archivs vor 2 Jahren herausgab (13). Ich habe auf die Einwände KYLIN's bereits in einer vorläufigen Erwiderung (15) geantwortet und ließ in derselben die Frage insofern noch offen, als ich auf die Notwendigkeit einer beiderseitigen Revision der Befunde hinwies. Ich konnte mich damals nicht sofort einer solchen Nachuntersuchung widmen, weil ich im vergangenen Jahr an der Zoologischen Station in Neapel mit anderen Fragen beschäftigt war. Erst in den letzten Tagen fand ich Zeit, um meine Originalpräparate von neuem zu untersuchen und nun bin ich in der angenehmen Lage, zu der hier in Rede stehenden Frage endgültig Stellung zu nehmen. Ich darf wohl gleich vorwegnehmen, daß die Entscheidung, wie es mir nicht einen Augenblick fraglich gewesen ist, ganz im Sinne meiner bisherigen Darlegungen fallen wird.

Worin die Differenzen zwischen KYLIN und mir liegen, habe ich in meiner oben erwähnten Erwiderung (15) unter wörtlicher Anführung der beiderseitigen Darlegungen präzisiert. Ich kann mich daher an dieser Stelle ganz kurz fassen, indem ich an Hand des Streitobjektes, *Spermothamnion roseolum*, die Sachlage rekapituliere. Nach KYLIN ist der Karpogonast nicht direkt auf der fertilen Tragachse, sondern auf einer Tragzelle (supporting cell) inseriert, welche von einer der Tragastzellen zu Beginn der Prokarpbildung seitlich abgegliedert wird. Dies gilt, nach KYLIN, nicht nur für den speziellen Fall von *Spermothamnion roseolum*, sondern für die Ceramiaceen überhaupt (vgl. 15, p. 99). Außerdem soll nach demselben Autor das Auftreten der Auxiliarzelle nach der Befruchtung ein weiteres prägnantes Merkmal dieser Rotalgengruppe sein.

Ausgehend von meiner Untersuchung an *Spermothamnion roseolum* und später auch an *Bronniartella byssoides* (14) bin ich zu dem Ergebnisse gelangt, daß wenigstens für diese beiden Gattungen die Angaben KYLIN'S nicht ganz korrekt sind. Ich fand nämlich in beiden Fällen, daß der Karpogonast direkt dem fertilen Tragast aufsitzt und daß die Auxiliarzelle noch vor dem Befruchtungsakt ausgebildet ist. Was nun die Insertionsweise des Karpogonastes betrifft, so halte ich sie, in meinem Sinne, für die Regel, während das frühere Auftreten der Auxiliarzellen bei den obengenannten zwei Formen bis auf weiteres als Ausnahme gelten muß. Die Frage ist wichtig genug, um sie neuerlich im Zusammenhange zu erörtern und ich werde diese Gelegenheit benutzen, um das Prokarpium der Ceramiaceen morphologisch und organogenetisch ein für allemal klarzustellen.

Vorher will ich jedoch die Ergebnisse meiner Nachuntersuchung an *Spermothamnion roseolum* mitteilen. Die Prokarpien entstehen an der Spitze von mehr minder langen Seitenästchen, deren drei letzte Zellen den fertilen Tragast darstellen. Hier liegt also der fertile Tragast in der Verlängerung eines beliebigen vegetativen Seitenastes. Die mittlere der drei Zellen dieses fertilen Tragastes gliedert nacheinander vier Perizentralzellen ab, wovon nur die eine sich zum Karpogonast weiter entwickelt. Der Karpogonast liegt der relativen Hauptachse (also dem Ast nächsthöherer Ordnung) gegenüber in adosierter Stellung. Dem Karpogonast opponiert steht die eine Perizentralzelle  $P_1$  (s. Fig. 1), welche in der Literatur auch unter dem Namen „sterile Zelle“ geführt wird. Ungefähr senkrecht auf die Ebene, die durch den Karpogonast und die sterile Zelle durchgeht, stehen dann, ebenfalls in opponierter Stellung, die beiden

anderen Perizentralzellen  $P_2$  und  $P_3$ . Ich sage ausdrücklich „ungefähr“, weil weder die Lage dieser Zellen noch die Insertionsstelle ihrer Poren ganz streng opponiert sind. In der Fig. 1 ist ein verhältnismäßig junges, wenn auch voll ausgebildetes Karpogon dargestellt; jung insofern, als es sich noch vor dem Befruchtungsakt befindet. Schon zu dieser Zeit sieht man aber an der Perizentralzelle  $P_2$  eine kleine Zelle seitlich anhängen, die in einer anderen Ebene als der Karpogonast liegt, d. h. in ungefähr der-

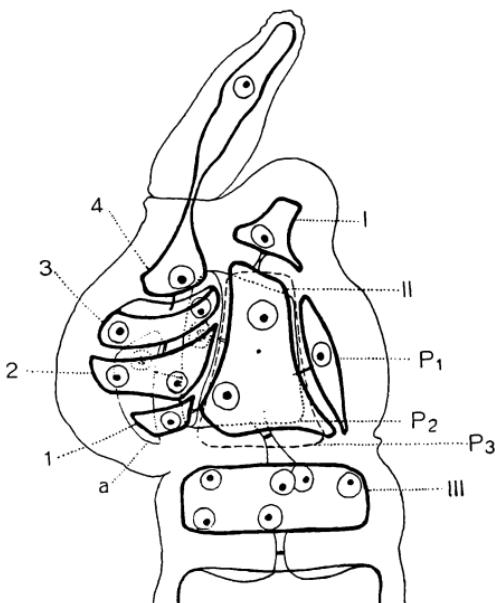


Fig. 1. *Sperlothamnion roseolum*. Junges, unbefruchtetes Prokarrium. Original. Erklärung im Text.

selben Ebene wie  $P_2$  und mit dieser in Porenverbindung stehend. Die sog. „Tragzelle“ KYLIN's kann diese Zelle nicht sein, denn sonst müßte sie in Porenverbindung mit der untersten Karpogonzelle (1) stehen. Diese hat aber ihre Porenverbindung mit der zweiten (mittleren) Zelle (II) des fertilen Tragastes; es ist also der Karpogonast ein Seitenzweig der fertilen Tragachse. Was ist dann aber die Zelle a auf der Perizentrale  $P_2$ ? Auf Grund meiner Beobachtungen über den weiteren Verlauf der Karpogonentwicklung nach der Befruchtung bin ich schon damals zu dem Schluß gekommen, daß besagte Zelle a (Fig. 1) die Auxiliarzelle ist. Dies hat KYLIN entschieden bestritten und mir vorgeworfen, ich hätte die Tragzelle des Karpogonastes (supporting cell) mit der Auxiliarzelle verwechselt. Ich habe schon in meiner Erwiderung

an KYLIN (15) darauf hingewiesen, daß dieser Vorwurf ganz und gar unberechtigt ist und an diesem meinen Standpunkt halte ich weiterhin fest, besonders nachdem ich mich neuerdings überzeugen konnte, daß meine Beobachtungen vollkommen korrekt sind. Ich möchte bei dieser Gelegenheit noch erwähnen, daß ich die Nachuntersuchung mit dem REICHERT'schen Stereomikroskop, bei sehr starker Durchleuchtung des Präparates vorgenommen habe, so daß ein Irrtum in der Auflösung der oft bei den Floriden sehr komplizierten räumlichen Verhältnisse ausgeschlossen ist. Auf diese Weise habe ich die in Fig. 1 wiedergegebene Abbildung angefertigt, in welcher durch verschiedene Linienführung die räumliche Lage der einzelnen Zellen gekennzeichnet ist. Die dick ausgezogenen Konturen der fertilen Tragachse und des Karpogonastes liegen in einer mittleren optischen Ebene. Die Perizentrale  $P_2$ , mit punktierter Konturlinie abgegrenzt, liegt unterhalb davon, also in einer noch tieferen Einstellebene. Dasselbe gilt auch von der Auxiliarzelle a. Die Perizentralzelle  $P_3$  schließlich liegt am höchsten und wurde in der Zeichnung mittels einer strichlierten Konturlinie gekennzeichnet. Ich hoffe dadurch ein möglichst klares Bild entworfen zu haben, soweit dies überhaupt bei der Darstellung räumlicher Objekte in der einen Ebene möglich ist. Auch hoffe ich damit Herrn Prof. KYLIN zufriedenzustellen, denn der Vorwurf, den er mir in einem Briefe gemacht hat, daß die Zeichnungen in meinem ersten Aufsatz über *Spermothamnion roseolum* schlecht sind, ist durchaus berechtigt. Abschließend möchte ich noch zur Textabbildung auf die Kernverhältnisse hinweisen. Die erste Zelle des fertilen Tragastes (I) ist einkernig, die zweite (II) zweikernig, während die dritte (III) sechs Kerne enthielt. Die Perizentralzellen  $P_1$ ,  $P_2$  und  $P_3$ , wie auch die Auxiliarzelle a sind einkernig. Die Karpogonastzellen sind, mit Ausnahme der untersten (1), zweikernig. Der Punkt in der Mitte der zweiten Tragastzelle (II) deutet den Porus zwischen dieser und der Perizentralzelle  $P_3$  an. Die anderen Porenverbindungen sind mehr oder weniger in Profilstellung getroffen und bedürfen keines Kommentars.

KYLIN hat die Differenzen zwischen seinen und meinen Beobachtungsergebnissen mit einem „groben Beobachtungsfehler“ meinerseits zu erklären versucht. Daß dieser Einwand, wenigstens was meine Person anbelangt, unberechtigt ist, davon wird sich jetzt schon jeder unvoreingenommene Leser überzeugt haben. Ich will jedoch um einen Schritt weitergehen und zunächst die hier in Be-

tracht kommenden bildlichen und textlichen Darstellungen KYLIN's, zum Zwecke eines Vergleiches, einer Prüfung unterziehen.

Ich gehe auch hier zuerst von *Spermothamnion roseolum* aus. In seinen Studien über die Entwicklungsgeschichte der Florideen (6) hat KYLIN auf Seite 53—55 diese Art behandelt. Uns interessieren hier vor allem die zwei Figuren 36 b und c auf Seite 54, die ich in meiner Fig. 2 wiedergebe. In A ist eine junge Karpogonanlage so dargestellt, daß der Karpogonast rückwärts, durch die fertile Tragachse verdeckt, liegt. Der Umstand, daß KYLIN das Trichogyn rückwärts herausschauend einzeichnet, läßt vermuten, daß

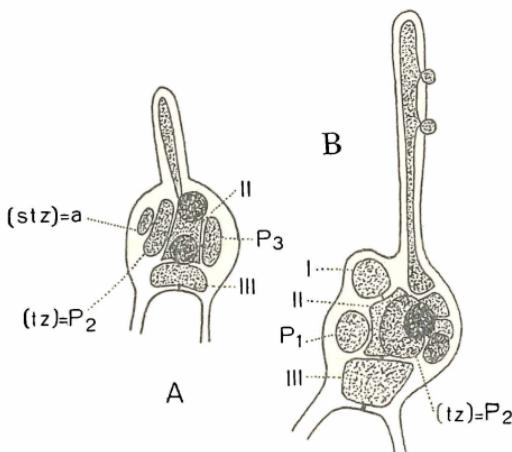


Fig. 2. *Spermothamnion roseolum*. Nach KYLIN (6), S. 54, Fig. 36 b und c.  
Erläuterung im Text.

der Karpogonast bereits voll entwickelt ist. Wenn das der Fall ist, so ergibt sich, von einigen Ungenauigkeiten in der Abbildung abgesehen, folgende richtige Interpretierung des Prokarpaues. Die beiden Zellen, die KYLIN mit tz und stz, d. h. Tragzelle und sterile Zelle, bezeichnet, entsprechen den von mir mit  $P_2$  und  $a$  bezeichneten. Dann ist die runde, vorn gelegene Zelle gleich  $P_1$  und die Zelle rechts  $P_3$ . Was die obere runde Zelle, hinter der das Trichogyn hervorragt, eigentlich darstellen soll, geht weder aus der Abbildung noch aus dem Text mit Sicherheit hervor. Wir sehen somit, das KYLIN eigentlich im großen und ganzen dasselbe gesehen hat wie ich, nur daß er den Dingen eine andere Interpretierung gegeben hat. In B (Fig. 2) sehen wir eine weitere Bestätigung meiner Auffassung. Hier liegt der Karpogonast in rechtsseitiger Profilstellung. Wir haben hier die fertile Tragachse vor uns, die links die Perizentrale  $P_1$  abgegliedert hat. Dem Beschauer zuge-

wendet liegt die Perizentrale  $P_2$  mit ihrem Anhängsel a. Die Zelle, die ich hier für die Perizentrale  $P_2$  halte, ist von KYLIN mit tz bezeichnet, d. h. er hält sie für die Tragzelle des Karpogonastes. Letzteres geht auch daraus hervor, daß er die Zelle tz mit der untersten Karpogonastzelle in Porenverbindung einträgt. Das ist nach meinen Beobachtungen gewiß unrichtig und die Porenverbindung beruht ganz bestimmt auf einem Irrtum, der allerdings sehr leicht möglich gewesen ist. Verlängert man nämlich die oben freistehende Konturlinie der zweiten Tragastzelle, so sieht man sofort, daß der konvexe Teil derselben ganz nahe an den Karpogonast zu liegen kommt, so daß sie sehr gut mit der ersten Karpogonastzelle in Porenverbindung gestanden sein kann. Die von KYLIN mit tz bezeichnete Zelle liegt also höher als die Insertionsstelle des Karpogonastes und ist mithin nichts anderes als die Perizentrale  $P_2$  mit der Auxiliarzelle a. Die Behauptung KYLIN's, wonach der Karpogonast seitlich einer Tragzelle ansitzt, die ihrerseits der fertilen Tragachse seitlich entspringt, muß somit für den Fall von *Spermothamnion roseolum* als irrig abgelehnt werden.

Meine Beobachtungen stimmen übrigens mit allen übrigen Angaben älterer und neuerer Autoren, ausgenommen KYLIN, überein, die sich mit *Spermothamnion* beschäftigt haben. Schon PRINGSHEIM hat die jüngeren Stadien der Prokarpentwicklung im großen und ganzen richtig dargestellt. Ich verweise hier speziell auf die Fig. 5, 9 und 11 auf Taf. 21 der gesammelten Werke (11). PRINGSHEIM's Bilder sind etwas primitiv, vielfach auch direkt falsch, aber was gerade die Anfangsstadien der Prokarpien anbelangt, so sieht man ohne weiteres, daß er die Dinge richtig gesehen hatte. Dasselbe geht auch aus der Darstellung JANCZEWSKИ's (1) hervor, wenn auch gerade hier die Zeichnungen recht unbeholfen sind. Was jedoch den Kernpunkt der Frage betrifft, so findet man weder bei dem einen noch bei dem anderen Autor eine Tragzelle im Sinne KYLIN's, auf der der Karpogonast aufsitzt. Auch die Abbildungen von KOLDERUP-ROSENVINGE (2) in Fig. 211 auf Seite 303, die sich auf *Spermothamnion repens* beziehen, stimmen mit meiner Darstellung von *Spermothamnion roseolum* ganz überein (vgl. Fig. 3, H).

Dasselbe gilt auch von nahe verwandten Gattungen. So hat auch SCHIFFNER (12) für *Lejolisia mediterranea* den Karpogonast der fertilen Tragachse direkt ansitzend gezeichnet (vgl. Fig. 3, F), eine Angabe, die ich auf Grund meiner eigenen Beobachtungen bei derselben Alge durchaus bestätigen kann (vgl. Fig. 3 E). Und in meiner oben zitierten Erwiderung an KYLIN habe ich schon dar-

getan, daß auch für den Fall von *Ptilothamnion pluma*, den er zur Widerlegung meiner Angaben anführt, höchst wahrscheinlich daselbe gilt wie für alle bisher besprochenen Formen. Ich sage „höchstwahrscheinlich“, weil, wie ich schon in meiner Erwiderung gezeigt habe, die Zeichnungen von KYLIN über *Ptilothamnion pluma* an Deutlichkeit sehr zu wünschen übrig lassen (8, 15). Auch in der

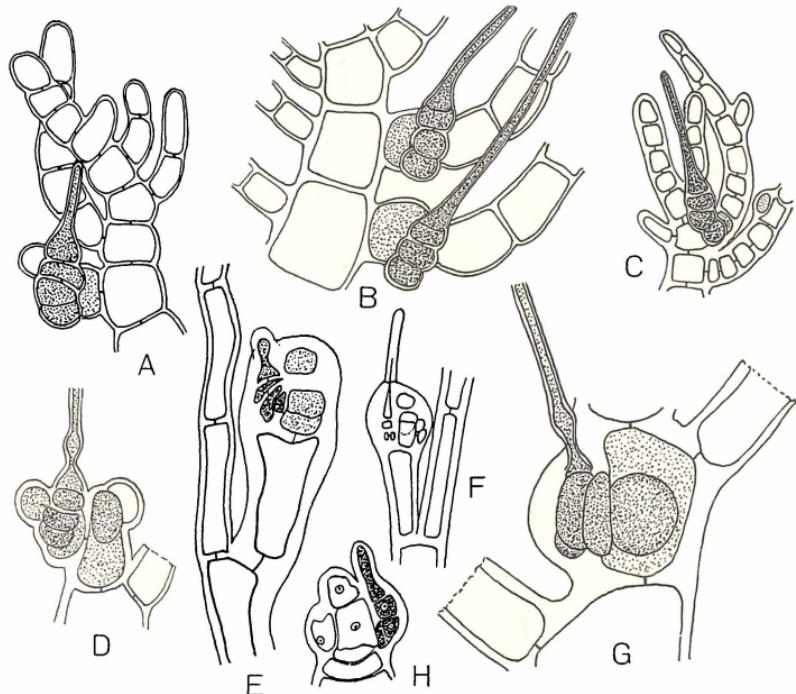


Fig. 3. A *Antithamnion pacificum*. Nach KYLIN (8), S. 48, Fig. 29 a. B *Plathamnion villosum*. Nach KYLIN (8), S. 52, Fig. 33 b. C *Platythamnion pectinatum*. Nach KYLIN (8), S. 53, Fig. 34 e. D *Pleonosporium vancouverianum*. Nach KYLIN (8), S. 57, Fig. 37 g. E *Lejolisia mediterranea*. Original. F *Lejolisia mediterranea*. Nach SCHIFFNER (12), S. 135, Fig. 12. G *Callithamnion biseriatum*. Nach KYLIN (8), S. 55, Fig. 35 b. H *Spermothamnion repens*. Nach KOLDERUP-ROSENVINGE (2), S. 303, Fig. 21 E.

Bearbeitung der Algenflora bei der Biologischen Station in Friday Harbor (7) durch KYLIN findet man einige weitere Beispiele, die meine Ansicht bestätigen. Ich habe diese Fälle in meiner Fig. 3 mit genauer Angabe der betreffenden Abbildungen KYLIN's zusammengestellt und der Leser wird sich ohne weiteres überzeugen können, daß überall der Karpogonast direkt der fertilen Tragachse aufsitzt. Von einer „Tragzelle“ ist nirgends was zu sehen und die Konfusion wird hier dadurch größer, daß KYLIN inkonsequenterweise eine Zelle des fertilen Tragastes plötzlich mit sc, also als supporting cell be-

zeichnet. Nehmen wir gleich *Antithamnion pacificum* her, so sehen wir deutlich genug, daß der Karpogonast einem seitlichen Ästchen direkt ansitzt (Fig. 3, A). Die mit sc bezeichnete Zelle ist bloß ein Glied des im oberen Teil vegetativ verbleibenden Tragastes, aber nicht die „Tragzelle“, wie sie KYLIN bei *Spermothamnion* verlangt! Genau dasselbe wiederholt sich bei *Antithamnion subulatum*, bei dem der Tragast des Karpogonastes ebenfalls im oberen Teil offenbar vegetativer Natur ist (Fig. 3, C). Dasselbe Spiel wiederholt sich bei *Platythamnion villosum*, *Platythamnion pectinatum*, *Callithamnion biseriatum* und *Pleonosporium vancouverianum*. Bei *Callithamnion biseriatum*

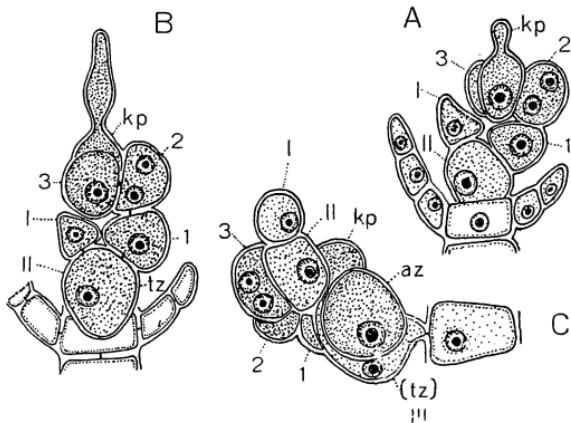


Fig. 4. *Wrangelia penicillata*. Nach KYLIN (9), S. 4, Fig. 2B, C und E.  
Erläuterung im Text.

sitzt der Karpogonast sogar einer Achse höherer Ordnung an, aber ebenfalls direkt, d. h. auch ohne Interpolierung einer „Tragzelle“. *Pleonosporium vancouverianum* nähert sich dagegen etwas mehr dem Typus *Spermothamnion* oder *Lejolisia*, weil auch hier die fertile Tragachse gestaucht, auf bloß zwei Zellen reduziert ist. Es ist daher unbegreiflich, wie KYLIN zu der Annahme gelangen konnte, daß bei allen Ceramiaceen der Karpogonast einer Tragzelle ansitzt und warum er sich mit solcher Vehemenz gegen meine Richtigstellung bei *Spermothamnion roseolum* geworfen hat, wenn seine eigenen Angaben zugunsten meiner Behauptung sprechen.

Dies ist um so unbegreiflicher, wenn wir zu dem Falle von *Wrangelia penicillata* kommen. KYLIN hat in der Festschrift für Prof. ROSENVINGE (9) die Entwicklung des Prokars dieser Alge verfolgt und ich will einige Bilder davon in der Fig. 4 wiedergeben. In A (Fig. 2B des Originals) sehen wir in der Fortsetzung eines vegetativen Ästchens eine zweizellige fertile Tragachse, der

seitlich (rechts), der vierzellige Karpogonast mit seiner charakteristischen Spiralkrümmung ansitzt. Dasselbe Bild wiederholt sich in B (2 C), nur mit dem Unterschied, daß die fertile, zweizellige Tragachse hier als ein kurzes Seitenästchen der relativen Hauptachse entwickelt ist. Aber auch in diesem Falle ist der Karpogonast der fertilen Tragachse direkt, ohne Vermittlung einer „Tragzelle“, inseriert. Wir finden somit bei dieser Alge genau dieselben Verhältnisse, wie ich sie für *Spermothamnion* beschrieben habe und wie ich sie, im Gegensatz zu KYLIN, für alle Ceramiaceen charakteristisch halte. Diese meine Behauptung heimste mir folgende Bemerkung KYLIN's ein (8, S. 79): „Es sind besonders folgende zwei Angaben von SCHUSSNIG und ODLE, die einem jeden, der mit der Prokarpienentwicklung der Ceramiaceen etwas vertraut ist, sehr merkwürdig erscheinen, nämlich erstens, daß der Karpogonast dreizellig wäre<sup>1)</sup> und direkt von einer Zentralzelle<sup>2)</sup> ausgehen sollte, und zweitens, daß die Auxiliarzelle schon vor der Befruchtung vorhanden wäre. Beide Angaben sind indessen unrichtig.“ Dies im Jahre 1928. Im selben Jahre, nur wenige Monate später, befaßt sich KYLIN mit *Wrangelia penicillata*, von der ich soeben gezeigt habe, daß sie sich durchaus so wie die übrigen Ceramiaceen verhält, also so, wie es KYLIN für unrichtig hält. Zu welchen Schlußfolgerungen kommt aber KYLIN in seiner Arbeit über *Wrangelia penicillata*? Aus dem Bau des Karpogons und seiner Insertionsweise, die wohlgemerkt genau dem Typus der Ceramiaceen entsprechen und somit unrichtig sind, zieht KYLIN den Schluß, daß *Wrangelia penicillata* zu den . . . Ceramiaceen gerechnet werden muß!! Auf Seite 6 schreibt KYLIN wörtlich folgendes: „*Wrangelia penicillata* gehört in systematischer Hinsicht zu der Familie Ceramiaceae und bildet in dieser eine besondere Gruppe, die wahrscheinlich mit den übrigen Ceramiaceengruppen nicht näher verwandt ist. In der gegenseitigen Lage zwischen Tragzelle, Karpogonast und Auxiliarzelle gibt es aber unverkennbare Beziehungen zwischen *Wrangelia* und *Antithamnion*.“ Dies die Worte KYLIN's und ich frage mich daher, wozu dann die Aufregung? Ich bemerke schließlich noch dazu, daß diesmal der Text von KYLIN mit seinen Abbildungen wirklich übereinstimmt, und daß es sich daher, wenn

<sup>1)</sup> Ich habe gesagt (13), daß der Karpogonast bei *Spermothamnion roseolum* dreibis vierzellig ist.

<sup>2)</sup> Zentralzelle nennt KYLIN das, was ich als die den Karpogonast tragende Zelle der fertilen Tragachse bezeichne. Bei *Spermothamnion roseolum* ist es die zweite, bei *Lejolisia mediterranea* die dritte (unterste) Zelle.

ich den Fall von *Wrangelia* hier zugunsten meiner Annahme anfüre, nicht um eine eigenmächtige Interpretierung der Bilder in meinem Sinne handelt.

\* \* \*

Ich komme nun zum zweiten Teil des Vorwurfs, den KYLIN gegen mich erhebt. Er schreibt an der oben zitierten Stelle (3, p. 79) folgendes: „... von diesen unrichtigen Angaben ausgehend, treiben nun SCHUSSNIG und ODLE weitgehende Spekulationen in bezug auf die Homologien der Geschlechtsorgane der Florideen. Solche Spekulationen sind natürlich völlig wertlos.“ Worin diese „Spekulationen“ bestehen, will ich hier gleich sagen. Bei der Untersuchung der weiblichen und männlichen Geschlechtsorgane von *Spermothamnion roseolum* legte ich mir begreiflicherweise die Frage vor, inwieweit die einzelnen Teile der beiden Organe in Übereinstimmung zu bringen sind. Dieser Gedanke liegt sicherlich sehr nahe, weil man bei Geschlechtsorganen gewohnt ist, mit homologen Gebilden zu tun zu haben. In diesem Gedanken liegt also bestimmt nicht ein „spekulatives“ Bestreben, sondern es liegt in ihm eine Erfahrung, die für das gesamte Organismenreich gilt. Von diesem Gedanken ausgehend, ging ich die Literatur über diesen Gegenstand durch und fand darin keine einzige Deutung, die mir als richtig vorgekommen wäre, oder anders ausgedrückt, die für alle bisher bekannten Fälle gültig gewesen wäre. Ich faßte somit das hier in Rede stehende Problem von neuem ins Auge und versuchte zunächst die beiden Geschlechtsorgane von *Spermothamnion roseolum* untereinander in Einklang zu bringen. Erst später, in der Arbeit über *Bromniartella byssoides* (14), erweiterte ich meine Ansicht auf die übrigen Rhodophyten. Doch davon später.

Bleiben wir zunächst bei *Spermothamnion*, welches relativ ursprünglich ist und daher leichter zu übersehen ist. Es ist jedenfalls sehr auffallend, daß sowohl der weibliche als auch der männliche fertile Ast dreizellig ist. Es ist das die fertile Tragachse, wie ich sie beim Prokarpium bezeichnet habe und diese selbe Bezeichnung kann auch auf das männliche Organ übertragen werden. Die fertile Tragachse des männlichen Komplexes von *Spermothamnion* ist wirtelig verzweigt und die kurzen, stark gestauchten Wirtelästchen tragen an ihrer Spitze die Spermatangien. Von diesen letzteren kann heute mit ziemlicher Sicherheit gesagt werden, daß sie stark reduzierte Gametangien sind. Ich kann hier nicht alle die Gründe, die für

diese Annahme sprechen, anführen, sondern muß sie als bekannt voraussetzen. Ebenso kann ich als bekannt und als akzeptiert voraussetzen, daß im männlichen Apparat die Zahl der fertilen Befruchtungselemente in einer viel größeren Anzahl vorhanden sind als im weiblichen. Das gilt also auch für die Rodophyceen (vgl. übrigens SCHUSSNIG, 16). Aus allen diesen Überlegungen heraus und vor allem aus der weitgehenden Übereinstimmung in den jüngsten Anlagen der weiblichen und männlichen Organe von *Spermothamnion* zog ich nun folgenden logischen Schluß: Die Zellen, welche in ihrer Gesamtheit das „Prokarp“ ausmachen, entsprechen einem der vielen Wirtel des männlichen Apparates. Von diesem viergliedrigen Wirtel ist nur ein Ast als fertiler Karpogonast ausgebildet, die übrigen drei bleiben, trotz ihrer phylogenetischen Gleichwertigkeit mit dem Prokarpast, steril. Aus dieser Überlegung, die, wie jeder zugeben wird müssen, nichts weniger als eine „Spekulation“ sondern einfach eine empirische Feststellung ist, zog ich weiterhin den Schluß, daß männlicher und weiblicher Geschlechtsapparat der Rhodophyten zusammengesetzte Organe sind und zwar zusammengesetzt in folgender Weise: Das, was man gewöhnlich als „Antheridium“ oder „Spermatangium“ kurzweg bezeichnet hat, entspricht einem ganzen Stand von „Antheridien“ oder „Spermatangiengruppen“, die, wie ich schon sagte, wirtelig auf einer fertilen Tragachse angeordnet sind. Von diesem ganzen Stand männlicher Gametangiengruppen ist beim weiblichen Apparat, dem „Prokarpium“, nur ein einziger Wirtel im Laufe der phylogenetischen Entwicklung übriggeblieben, und von diesem einen Wirtel blieb nur ein Ast, der „Prokarpast“, fertil<sup>1)</sup>. Die übrigen Wirtel-

---

<sup>1)</sup> Der Karpogonast besteht aus drei sterilen Zellen und dem eigentlichen Karpogon, also ganz analog einem Wirtelästchen des Spermatangienstandes. Das Karpogon selbst fasse ich als ein zweizelliges weibliches Gametangium auf, welches eine nachträgliche Differenzierung in Eizelle und Trichogyn erfahren hat. Die häufige Mehr- resp. Zweikernigkeit der sterilen Karpogonastzellen, auch bei sonst einkernigen Rhodophyceen, deutet höchstwahrscheinlich darauf hin, daß sie funktionslos gewordene Gametangiengruppen sind. Bei den Tallophyten sind überhaupt die Grenzen zwischen vegetativen und propagativen Zellen nicht scharf zu ziehen. Der geringe Grad der histologischen Differenzierung der Zellelemente des Thallus — als der Ausdruck einer noch nicht sehr weit gediehenen Arbeitsteilung — drückt sich eben auch in der latenten Fähigkeit aus, aus jeder beliebigen vegetativen Zelle eine propagative zu machen. Bei den Rhodophyceen — also bei einer schon ziemlich hochorganisierten Thallophytengruppe — ist der Ort, wo die fertilen Zellen auftreten, weitgehend lokalisiert. Trotzdem kann es nach dem Gesagten kaum zweifelhaft sein, daß die Fertilisierung sich auch auf die Zellen der nächsten Um-

äste, die in der Regel auf je eine Zelle reduziert sind und deren Zahl im Wirtel von Fall zu Fall schwankt, bleiben steril. Einer, eventuell auch zwei davon, übernehmen allerdings eine neu erworbene Funktion, d. h. sie gliedern die Auxiliarzelle ab, welche wie allgemein bekannt, beim Befruchtungsakt eine besondere ernährungsphysiologische Rolle spielt. Dieser, die Auxiliarzelle abgliedernde Wirtelast ist, wie schon eben gesagt wurde, dem Prokarpat homolog, d. h. seiner phylogenetischen Herkunft nach gleichwertig. Aus diesem Grunde erscheint es daher durchaus plausibel, daß der Zeitpunkt des Auftretens der Auxiliarzelle nicht unbedingt fixiert sein muß; oder mit anderen Worten, daß es nicht unbedingt nötig ist, daß die Auxiliarzelle erst nach erfolgter Befruchtung auftreten muß. Es läßt sich durchaus nicht bezweifeln — und das tue ich auch nicht — daß bei den meisten bisher näher untersuchten Ceramiceen die Auxiliarzelle erst nach erfolgter Befruchtung in Erscheinung tritt (vgl. Fig. 4, C). Das kann aber nach diesen zuletzt dargelegten Gründen unmöglich die Regel sein und ist es auch nicht. Wenn man mir sagt, daß ich darin spekuliere, so antworte ich damit, daß die Theorie in der Praxis eine Bestätigung in den zwei Fällen *Spermothamnion* und *Brongniartella* findet.

Ich fasse also den weiblichen und männlichen Apparat der Ceramiaceen als einen Gametangienstand auf und halte an dieser Deutung fest und zwar so lange, bis mir jemand beweisen kann, daß ich Unrecht habe. Mit einer Antwort, wie sie KYLIN mir gibt, daß ich nämlich „völlig wertlose Spekulationen“ treibe, kann ich mich unmöglich zufriedenstellen. Ich reagiere nur auf Tatsachen, aber nicht auf Worte.

In der Arbeit über *Brongniartella byssoides* habe ich dann später diesen Gedankengang über die Homologien der Geschlechtsorgane unter Heranziehung aller bisher gut bekannten Fälle auf die übrigen Rhodophyceen ausgedehnt. Dabei waren es zwei Überlegungen, die mich bei meinem Homologisierungsversuch leiteten. 1. Bei der Homologisierung der Geschlechtsorgane von *Spermothamnion* verglich ich in erster Linie die ganz jungen Stadien des Prokarps mit denen des Spermatangienstandes, weil gerade bei den Anfangsstadien die Ähnlichkeiten deutlicher hervortreten. Das ist durchaus korrekt

---

gebung der eigentlichen Fortpflanzungszelle erstrecken kann. Diese latente Fertilisierung kommt beim Karpogonast eben in der Mehrkernigkeit der Karpogonzellen zum Ausdruck, wodurch ihre ehemalige Gametangiennatur manifest wird.

gehandelt, weil wir im Sinne des biogenetischen Grundsatzes in den Initialstadien zweier funktionell korrespondierender Organe am ehesten Übereinstimmungen in der Anlage und im Bau auffinden können. Dieses Vorgehen ist vom Standpunkt der phylogenetischen Betrachtung nicht nur richtig, sondern auch auf Grund zahlloser Erfahrungen durchaus berechtigt. 2. Da weiter jedes Organ nicht erschaffen, sondern entstanden ist, so ist es immerhin möglich, daß es in den phylogenetisch tiefer stehenden Gliedern innerhalb einer bestimmten Verwandtschaftsgruppe einfach gebaute Vorläufer besitzt. Diese Voraussetzung muß nicht unbedingt zutreffen, aber sie kann, und es ist daher Aufgabe einer phylogenetisch gerichteten Arbeitsweise, zumindest zu versuchen, solche Vorstufen der Entwicklung ausfindig zu machen. Dieses Bedürfnis tritt an einen um so näher heran, wenn innerhalb einer bestimmten Verwandtschaftsgruppe tiefer und höherstehende Glieder nachweisbar sind. Letzteres trifft bei den Rhodophyceen zu, denn es wird keiner bestreiten wollen, daß zwischen Nemalionales und Ceramiales kein Entwicklungsgeschichtlicher Abstand herrscht.

Ich will zunächst dartun, worin dieser Abstand gelegen ist. Je komplizierter ein Organismus in seinem somatischen Aufbau beschaffen ist, desto höher werden wir im allgemeinen seine Organisationsstufe taxieren. Dieser Vergleich ist aber nicht ganz verlässlich, denn der Bau des Soma allein gibt noch keine erschöpfende Auskunft über die Entwicklungsgeschichtliche Höhe eines Organismus. Wir müssen vielmehr in der Weise vorgehen, daß wir den ganzen ontogenetischen Entwicklungszyklus des einen Organismus mit dem des anderen vergleichen und andererseits die Entwicklungshöhe der nächsten und weiteren Verwandten der zu vergleichenden Organismen im Auge behalten. Handelt es sich um phylogenetisch stark abgeleitete Typen, so wird man sogar über den engeren Verwandtschaftskreis hinausgreifen müssen, um aus den empirisch feststehenden Tatsachen jene Schlüsse zu ziehen, die möglich oder wahrscheinlich sind. Der Vergleich zweier zufällig herausgegriffenen Organismen kann zu keiner ernstlichen phylogenetischen Schlußfolgerung führen. Das heißt mit anderen Worten, der Phylogenetiker muß ins Volle greifen oder anders ausgedrückt, er muß vor allem sehr ausgedehnte Formenkenntnisse besitzen. Ich meine dabei die Formenkenntnisse nicht bloß im Sinne der Artystematik sondern auch in bezug auf die Entwicklungsgeschichtlichen Verhältnisse jeder einzelnen Art. Erst aus der Summe dieser Kenntnisse können wir uns ein Bild von der

richtigen entwicklungsgeschichtlichen Höhe einer bestimmten systematischen Einheit bilden.

Betrachten wir von diesem Gesichtspunkte aus die Nemalioneen, so werden wir bei ihnen unzweifelhaft eine Reihe von Organisationsmerkmalen feststellen können, die in ihrer Gesamtheit eine relativ niedere Organisationsstufe im Vergleich zu den Ceramiaceen ergeben. Der vegetative Aufbau ist, wenigstens in den Anfangsgliedern, sehr primitiv und erfährt allmählich eine Komplikation in den Endgliedern. Das ist der so oft wiederkehrende Verlauf der Entwicklung innerhalb natürlicher Verwandtschaftskreise. Wir finden somit innerhalb der Nemalioneen den Übergang vom primären, fadenförmigen Thallus zum sekundären, aus den Elementen des primären Thallus aufgebauten Thalluskörper. Das ist eine Erscheinung, die nicht nur für die Nemalioneen allein, sondern auch für alle übrigen Rhodophyceenklassen, wie Thallophyten überhaupt, gilt. Versuchen wir aber ein besonderes Kennzeichen für diese bei den Nemalioneen vertretenen Thallusbildungen zu erkennen, so finden wir das Vorherrschen der wirklichen Verzweigung der primären Fadenthalli. Ferner zeigt der Bau der Prokarpien relativ ursprüngliche Verhältnisse. Diese Ursprünglichkeit drückt sich darin aus, daß die Karpogonäste an beliebigen Stellen des Fadenthallus auftreten oder besser ausgedrückt, sie stellen Äste höherer Ordnung dar, die sich nur durch ihre Funktion von den vegetativen Ästchen unterscheiden. Ein weiteres primäres Verhalten ist das Fehlen einer Auxiliarzelle, die hier noch nicht in den Fortpflanzungsakt einbezogen wird. Und schließlich deutet der primitive Phasenwechsel darauf hin, daß es sich hier noch um relativ ursprüngliche Organismen handelt. Soweit bekannt, geht die Reduktionsteilung gleich nach der Befruchtung der Eizelle vor sich, so daß wir Organismen vom Haplontentypus vor uns haben. Der Maßstab des Phasenwechsels ist auch kein absolut verlässlicher, im Falle der Rhodophyceen jedoch stimmt die Vorstellung der Ursprünglichkeit, die wir an ihn knüpfen, voll und ganz.

Alle diese Merkmale zusammengenommen ergeben das Bild eines Typus, der mit dem Organisationstypus der Ceramiaceen verglichen, als verhältnismäßig primitiv erscheint. Wir können jedenfalls eine Vorstellung gewinnen, wie primitivere Rhodophyceen, als es die Ceramiaceen sind, aussehen. Bevor wir einen Vergleich zwischen Nemalioneen und Ceramiaceen ziehen, müssen wir die Frage prüfen, warum die Ceramiceen als stärker abgeleitet oder höher organisiert aufgefaßt werden.

Aus dem vegetativen Aufbau allein ist zunächst ein entwicklungs-geschichtlicher Unterschied nicht gleich zu entnehmen. Auch bei den Ceramiaceen pflegen wir die systematische Anordnung so zu treffen, daß wir die fadenförmigen Typen an den Anfang stellen und die Gattungen mit sekundären Thallusbildungen an den Schluß. Wenn wir beispielsweise ein *Callithamnion* mit einer *Chantransia*, beide im vegetativen Zustande, vergleichen, so werden wir, von der Größenanordnung abgesehen, kaum einen prinzipiellen Unterschied wahrnehmen können. Trotzdem ist es nicht ganz unberechtigt sich die Frage zu stellen, ob diese beiden Organismen denn wirklich einander gleichwertig sind. Diese Fragestellung wird vollends berech-tigt sein, wenn man sich das Verhalten mancher Ceramiaceen ver-gegenwärtigt, die bei der Fortpflanzung plötzlich eine ganz andere Verzweigungsart dokumentieren als die, die für den vegetativen Thallusaufbau charakteristisch ist. Das auffälligste Beispiel ist die Gattung *Griffithsia*. Diese Gattung zeigt eine nicht weiter charak-terisierbare, seitliche Verzweigung der sehr mächtig entwickelten Fadenglieder. Zur Zeit, wo die Fortpflanzungsorgane entwickelt werden, tritt an den fertilisierten Fadengliedern, und zwar an ihrem morphologischen Oberende, ein Wirtel von kurzen, ihrerseits ver-zweigten Ästchen, auf denen die ungeschlechtlichen und geschlechtl-ichen Organe ausgebildet werden. Mir schien diese Erscheinung wichtig genug, um bestimmte Schlüsse daraus zu ziehen. Diese Schlüsse sind folgende. Das Auftreten dieser Wirteläste gerade zur Zeit der Fertilisierung steht durchaus im Einklang mit einer häufig zu konstatiertenden Tatsache, daß nämlich zur Zeit der Fort-pflanzung Merkmale in Erscheinung treten, die während der vege-tativen Phase des Organismus erloschen zu sein scheinen. Es findet also ein Rückschlag auf bestimmte, in der phylogenetischen Ver-gangenheit vorhanden gewesene Eigenschaften statt, und das steht wiederum sehr gut im Einklange mit der Fortpflanzung selbst, denn auch die Fortpflanzungsorgane gehören einer phylogenetisch älteren Organisationsstufe an als das Sema. Das sind Tatsachen, die uns die empirische Erfahrung lehrt und die infolgedessen nicht übersehen werden können und dürfen.

Aus der weiteren Tatsache nun, daß die Elemente der Pro-karpfen und Spermatangienstände bei den Ceramiaceen in Wirteln stehen — also eine Verzweigungsart die im somatischen Anteil dieser Familie nicht mehr vorkommt — habe ich den Schluß gezogen, daß diese wirtelige Anordnung in den fertilen Sprossen ebenfalls ein Rückschlag ist, und wenn das richtig ist, so muß dieser Rück-

schlag auf bestimmte Vorfahren zurückzuführen sein<sup>1)</sup>. Es ist möglich, ja vielleicht sogar wahrscheinlich, daß wir diese Vorfahren in den Nemalioneen suchen dürfen. Jedenfalls sind die Nemalioneen jene Gruppe, die, infolge der weiter oben auseinandergesetzten Organisation, ganz gut jenen Typus ergeben, der nötig ist, um den komplizierten Aufbau der Geschlechtsorgane bei den Ceramiaceen verstehen zu können. Ich habe diesen Gedankengang in meiner oben zitierten Arbeit (14) mit Anführung der Belege durchgeführt, so daß ich nur auf sie hinzuweisen brauche. Wichtig ist es mir an dieser Stelle ein für allemal hervorzuheben, daß die männlichen und weiblichen Organe der Ceramiaceen nicht einfache Gebilde sind, sondern daß sie einen bestimmten Aufbau zeigen, der ohne Berücksichtigung des phylogenetischen Zusammenhangs nicht verständlich ist. Es geht nicht an, die Prokarpien der Nemalioneen und Ceramiaceen in einen Topf zu werfen. Dafür sind unsere Kenntnisse darüber heute zu fortgeschritten, und ich glaube daher daß jeder, der meine Ausführungen genau verfolgt hat, die Überzeugung gewonnen haben wird, daß das Prokarpium der Ceramiaceen ein komplexes Organ ist. An dieser Tatsache läßt sich wohl nicht mehr rütteln. Wenn man mir aber darin recht gibt, so wird man mir auch in meinem Bestreben folgen müssen, für diesen zusammen gesetzten Aufbau des Ceramiaceenkarpogons eine natürliche Erklärung zu finden. Diese Erklärung kann uns aber nur die phylogenetische Betrachtung, der stammesgeschichtliche Vergleich geben. Und, solange die moderne Biologie auf dem Deszendenzgedanken fußt, wird die systematische Forschung stets und immer diesen Weg betreten müssen. Ob das „Spekulation“ ist, läßt sich nicht leicht

---

<sup>1)</sup> Wenn ich den Fall von *Griffithsia* in Zusammenhang mit dem Bau der Prokarpien der übrigen Ceramiaceen bringe, so darf man mich nicht mißverstehen. Vor allem muß darauf hingewiesen werden, daß die Entwicklungshöhe des Somas und der fertilen Sphäre eines Organismus nicht immer gleich sein muß. Das geht schon daraus hervor, daß die Fortpflanzungsorgane viel weiter in der phylogenetischen Vergangenheit zurückverfolgt werden können als das Soma, das den formativen Einflüssen der Umgebung direkt ausgesetzt, immer wieder umwandlungsfähig ist, ja sein muß. Ein solcher Fall liegt denn auch tatsächlich in der Gattung *Griffithsia* vor. Im vegetativen Zustande macht der Thallus einen verhältnismäßig hochorganisierten Eindruck. Der Umstand jedoch, daß bei der Fertilisierung Astwirtel mit den Fortpflanzungsorganen auftreten, zwingt uns, die Gattung *Griffithsia* als relativ ursprünglich zu betrachten. Letzteres ist so zu verstehen, daß bei den übrigen Ceramiaceen von den Wirtelästchen von *Griffithsia* alles bis auf den fertilen Prokarpsproß reduziert ist. Es gibt allerdings auch Ausnahmen davon, wozu man die Arbeit über *Brongniartella* (14) vergleichen möge.

beantworten. Die Deszendenztheorie ist jedenfalls keine spekulative Abstraktion, sondern eine aus der Fülle von Tatsachen abgeleitete Erfahrungsvorstellung. Lehnt man daher eine Ableitung im Kleinen, d. h. innerhalb einer bestimmten, eng begrenzten systematischen Einheit ab, so muß man folgerichtig auch den Deszendenzgedanken als solchen ebenfalls ablehnen. Ob damit ein Vorteil für die biologische Forschung verbunden ist, das will ich dahingestellt sein lassen. Ich glaube, soweit braucht man aber gar nicht zu gehen. Das einfachste Rezept ist vielmehr folgendes: Wer Phylogenie betreiben will, der möge vorher einen Überblick über den gesamten in Betracht kommenden Stoff gewinnen. Hat er diesen Überblick nicht, so möge er diese Tätigkeit lieber beiseite lassen und möge auch mit seiner Kritik über andere, die diese Voraussetzung erfüllen, recht vorsichtig sein. Mehr habe ich in dieser Frage nicht zu sagen.

Wien, Botanisches Institut der Universität, im Juli 1929.

### Literaturverzeichnis.

- 1) JANCZEWSKI, E. DE: Notes sur le développement du cystocarpe dans des Floridées. Mem. Soc. nat. des sciences natur. de Cherbourg T. 20 1876.
- 2) KOLDERUP-ROSENVINGE, L.: The marine Algae of Denmark. Part III, Rhodophyceae III 1923/24.
- 3) KYLIN, H.: Die Entwicklungsgeschichte und die systematische Stellung von Bonnemaisonia asparagoides (Woodw.) Ag. Zeitschr. f. Bot. Bd. 8 1916.
- 4) —: Studien über die Entwicklungsgeschichte von Rhodomela virgata KJELLM. Svensk Bot. Tidskrift Bd. 8 1914.
- 5) —: Die Entwicklungsgeschichte von Griffithsia corallina (LIGHTF.) Ag. Zeitschr. f. Bot. Bd. 8 1916.
- 6) —: Studien über die Entwicklungsgeschichte der Florideen. Svenska Vetenskapsakad. Handling. Bd. 63 1923.
- 7) —: The marine Red Algae in the vicinity of the Biological Station at Friday Harbor, Wash., Lunds Univers. Arsskrift, N. F., Avd. 2 Bd. 21 1925.
- 8) —: Entwicklungsgeschichtliche Florideestudien. Ibid. Bd. 24 1928.
- 9) —: Über Wrangelia penicillata und ihre systematische Stellung. Dansk Bot. Arkiv 1928.
- 10) OLTMANNS, F.: Morphologie und Biologie der Algen. 2. Aufl. Jena 1922.
- 11) PRINGSHEIM, N.: Beiträge zur Morphologie der Meeres-Algen. Gesammelte Abhandlungen, 1. Band 1895.

- 12) SCHIFFNER, V.: Studien über Algen des Adriatischen Meeres. Wiss. Meeresunters., N. F., Abt. Helgoland Bd. 11 1915.
- 13) SCHUSSNIG, B. und ODLE, L.: Zur Frage des Generationswechsels bei Spermothamnion roseolum (Ag.) PRINGSH. Arch. f. Protistenk. Bd. 58 1927.
- 14) — und JAHODA, R.: Zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte von Brongniartella byssoides (G. et W.) SCHM. Ibid. Bd. 60 1927.
- 15) —: Zur Prokarpbildung von Spermothamnion roseolum. Eine Erwiderung. Ibid. Bd. 65 1928.
- 16) —: Die pflanzliche Zelle im Lichte der Phylogenie. Biol. gen. Bd. 2 1927.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Archiv für Protistenkunde](#)

Jahr/Year: 1930

Band/Volume: [69\\_1930](#)

Autor(en)/Author(s): Schüssnig Bruno

Artikel/Article: [Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der  
Protophyten 533-550](#)