

*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

(Aus dem botanischen Laboratorium der Universität Lund, Schweden.)

Beziehungen zwischen Generationswechsel und Phylogenie.

Von

Harald Kylin.

In bezug auf den Generationswechsel gibt es einen wichtigen Unterschied zwischen den Bryophyten und den Pteridophyten, und zwar denjenigen, daß bei den Bryophyten die geschlechtliche bei den Pteridophyten dagegen die ungeschlechtliche Generation die kräftiger entwickelte ist. Aus dieser Tatsache ist es in phylogenetischer Hinsicht gestattet die Schlußfolgerung zu ziehen, daß sich einerseits die Pteridophyten nicht aus den Bryophyten und andererseits die Bryophyten nicht aus den Pteridophyten entwickelt haben. Möglicherweise könnte man vermuten, daß die in Rede stehenden Pflanzen aus solchen Formen abzuleiten wären, bei denen die geschlechtliche und die ungeschlechtliche Generation gleichgestaltet gewesen sind. Ob eine solche Vermutung berechtigt ist oder nicht, werde ich am Ende dieses Aufsatzes besprechen.

Bei den Angiospermen, die in phylogenetischer Hinsicht höher entwickelt sind als die Gymnospermen, ist die geschlechtliche Generation stärker reduziert als bei diesen. Meiner Meinung nach könnte man in bezug auf den Angiospermen sagen, daß sich die diploide, ungeschlechtliche Generation wegen der sehr starken Reduktion des Gametophyten zu einer diploiden, geschlechtlichen Generation entwickelt habe. In der Entwicklungsreihe von den Pteridophyten zu den Angiospermen sehen wir eine der Richtungen, welche die Natur verfolgt hat, um eine diploide, geschlechtliche Generation zu schaffen. Unten werde ich versuchen nachzuweisen, daß unter den

Algen wahrscheinlich andere Wege zu dem Entstehen diploider, geschlechtlicher Generationen geführt haben, bemerke aber schon hier, daß die Tiere diploide, geschlechtliche Generationen darstellen, ohne phylogenetisch eine haploide, geschlechtliche Generation durchgemacht zu haben.

Es scheint mir wahrscheinlich, daß verwandtschaftliche Beziehungen zwischen den Cyanophyceen und den Rhodophyceen vorliegen. Selbstverständlich sind diese Algengruppen nicht besonders nahe miteinander verwandt, jedoch sicher näher miteinander als mit irgendeiner anderen Pflanzengruppe (vgl. des näheren KYLIN, 1937 a, p. 56). Die Rhodophyceen enthalten zwei Unterabteilungen, und zwar Bangioideae (DE-TONI, 1897, p. 4) und Florideae. Zu den Bangioideae gehören die beiden Ordnungen Porphyridiales und Bangiales (KYLIN, 1937 c, p. 122). Die Gattungen der ersten Ordnung zeigen mehrere Charaktere, die einigermaßen auf eine Verwandtschaft mit den Blaualgen hindeuten, und zwar sind auch mehrere dieser Gattungen früher zu den Cyanophyceen gestellt worden. Eine sexuelle Vermehrung ist bei diesen Gattungen noch nicht bekannt. Bei einigen Gattungen der Ordnung Bangiales kennt man dagegen eine geschlechtliche Fortpflanzung. Die Reduktionsteilung findet in der Zygote unmittelbar nach der Kopulation der Gameten statt, und es gibt deshalb bei den in Rede stehenden Algen nur haploide, geschlechtliche Pflanzen. Generationswechsel fehlt.

Unter den Florideen gibt es zwei verschiedene Typen von Generations- und Kernphasenwechsel, und zwar den haplobiontischen und den diplobiontischen Typus. Bei dem haplobiontischen Typus (dem *Nemalion*-Typus) findet die Reduktionsteilung unmittelbar nach der Befruchtung statt. Der sich nach der Befruchtung entwickelnde Gonimoblast wird deshalb haploid; die Karposporen sind haploid und keimen direkt zu haploiden, geschlechtlichen Pflanzen aus. Bei dem diplobiontischen Typus (dem *Polysiphonia*-Typus) entstehen nach der Befruchtung diploide Gonimoblasten, welche diploide Karposporen geben. Diese Karposporen keimen zu diploiden, ungeschlechtlichen Pflanzen aus, die sich mit Tetrasporen vermehren. Die Reduktionsteilung findet bei der Bildung der Tetrasporen statt. Nach SVEDELIUS (1915, p. 43) ist der haplobiontische Typus ursprünglicher als der diplobiontische. Dieser Forscher denkt sich, „daß der diplobiontische Generationswechselltypus aus dem haplobiontischen als Resultat einer Aufschiebung der Reduktionsteilung entstanden ist. So sind diploide Karposporen entstanden, aus denen beim Keimen Pflanzen hervor-

gehen, die in allen Hinsichten morphologisch gleich ihrer Mutterpflanze sind außer bezüglich der Chromosomenzahl“.

Die beiden oben erwähnten Typen des Generationswechsels entsprechen zwei verschiedenen phylogenetischen Entwicklungsreihen, von denen die *Nemalion*-Reihe die in systematischer Hinsicht einfacheren Formen enthält, die *Polysiphonia*-Reihe dagegen die mehr kompliziert aufgebauten. Unter den Formen, die in systematischer Hinsicht zu der *Nemalion*-Reihe gehören, gibt es indessen solche, die diplobiontisch sind. So berichtet DREW (1935, p. 449), daß die Süßwasserfloridee *Chantransia violacea* während der kalten Jahreszeit in Form von einer tetrasporentragenden Generation vorhanden ist, die in der Zeit von Mai bis Juni von einer haploiden Geschlechtsgeneration abgelöst wird. Nach den Untersuchungen von KYLIN (1906, p. 113) und ROSENVINGE (1909, p. 134) scheint es, als ob *Chantransia efflorescens* ebenfalls eine diplobiontische Floridee sei. Die Tetrasporengeneration dieser Alge, die anfänglich von REINKE (1889, p. 23) unter dem Namen *Rhodochorton chantransioides* beschrieben wurde, tritt im April bis Juni auf, die Geschlechtsgeneration dagegen im Juni bis August. Diese Beispiele scheinen mir für die oben erwähnte Auffassung von SVEDELIUS zu sprechen, daß der diplobiontische Generationswechselltypus aus dem haplobiontischen als Resultat einer Aufschiebung der Reduktionsteilung entstanden ist. Hier sei noch auf *Liagora tetrasporifera* hingewiesen (BÖRGESEN, 1927, p. 44 und KYLIN, 1930, p. 9). Die Gonimoblasten bilden hier Tetrasporen anstatt Karposporen, und es scheint nicht unwahrscheinlich, daß die Gonimoblasten diploid, nicht wie bei den normalen Nemalionen haploid sind.

Unter den Florideen, die entwicklungsgeschichtlich zu den diplobiontischen gehören, gibt es indessen Formen die haplobiontisch sind z. B. *Phyllophora Brodiaei* (ROSENVINGE, 1929, p. 28, CLAUSSEN, 1929, p. 544 und KYLIN, 1930, p. 28) und *Gymnogongrus Griffithsiae* (CHEMIN, 1933, p. 755 und GREGORY, 1934, p. 531). Die Gonimoblasten bilden bei diesen Algen Tetrasporen anstatt Karposporen. Die Reduktionsteilung findet bei der Tetrasporenbildung statt. Es gibt hier keine selbständig lebende Tetrasporengeneration.

Ehe wir die Beziehungen zwischen Generationswechsel und Phylogenie bei den Phaeophyceen des näheren erörtern, ist es notwendig an die verschiedenen Typen von Generations- und Kernphasenwechsel bei diesen Algen zu erinnern. Folgende Typen sind vorhanden.

1. Der *Dictyota*-Typus. Generationswechsel vorhanden. Die beiden Generationen sind einander morphologisch gleich. Reduktionsteilung bei der Sporenbildung.

2. Der *Cutleria*-Typus. Generationswechsel vorhanden. Die beiden Generationen sind einander morphologisch verschieden, der Gametophyt ist kräftiger als der Sporophyt. Reduktionsteilung bei der Sporenbildung.

3. Der *Laminaria*-Typus. Generationswechsel vorhanden. Die beiden Generationen sind einander morphologisch verschieden, der Sporophyt ist kräftiger als der Gametophyt. Reduktionsteilung bei der Sporenbildung.

4. Der *Fucus*-Typus. Generationswechsel fehlt. Nur diploide, geschlechtliche Pflanzen sind vorhanden. Reduktionsteilung bei der Gametenbildung.

Unter den oben erwähnten Typen spielt der *Cutleria*-Typus unter den Braunalgen keine phylogenetische Rolle. Dieser Typus ist nur bei den *Cutleria*-Arten vorhanden, bei der nahe verwandten Gattung *Zanardinia* liegt der *Dictyota*-Typus vor. Der *Cutleria*-Typus ist unter den Braunalgen am nächsten als eine Anomalie zu bezeichnen, die keine phylogenetische Bedeutung gehabt hat. Die drei anderen Typen haben dagegen eine fundamentale Rolle in der Phylogenie der Phaeophyceen gespielt, und zwar scheint es, als ob die Systematik dieser Algen in erster Linie auf die Verhältnisse beim Generations- und Kernphasenwechsel gegründet werden muß (KYLIN, 1933, p. 91). Jeder dieser drei Typen entspricht nämlich einer besonderen Klasse unter den Phaeophyceen. Diese Klassen heißen Isogeneratae, Heterogeneratae und Cyclosporeae. Die Klasse Isogeneratae entspricht dem *Dictyota*-Typus, die Klasse Heterogeneratae dem *Laminaria*-Typus und die Klasse Cyclosporeae dem *Fucus*-Typus.

Es ist besonders darauf hinzuweisen, daß ein bei den Chlorophyceen sehr verbreitet vorkommender Typus von Generations- und Kernphasenwechsel, nämlich der *Ulothrix*-Typus, bei den Phaeophyceen völlig zu fehlen scheint. Bei diesem Typus findet die Reduktionsteilung bei der Keimung der Zygote statt. Ein Generationswechsel fehlt hier, indem nur haploide, geschlechtliche Pflanzen vorhanden sind. Ob es früher Phaeophyceen gab, die sich nach dem *Ulothrix*-Typus entwickelten, wissen wir zur Zeit nicht. Auskunft in dieser Hinsicht wäre aber von besonderem Interesse zur Beleuchtung der Frage, in welcher Weise sich die verschiedenen Typen von Generations- und Kernphasenwechsel entwickelt haben. Im allgemeinen

wird es vermutet, daß der *Dictyota*-Typus aus dem *Ulothrix*-Typus und der *Fucus*-Typus unter Vermittlung des *Laminaria*-Typus aus dem *Dictyota*-Typus entstanden sei. Fehlt nun aber der *Ulothrix*-Typus in der phylogenetischen Entwicklung der Phaeophyceen, so müssen wir versuchen, in der Phylogenie dieser Algen einen anderen Ausgangspunkt zu finden.

Die Möglichkeit, daß sich die Braunalgen von solchen Formen entwickelt haben, bei denen ein Generations- und Kernphasenwechsel nach dem *Ulothrix*-Typus vorhanden wäre, wird von Miss KNIGHT (1931, p. 27) abgelehnt. Diese Verf. erörtert auch die Frage, ob es möglich sei, die Phaeophyceen aus dem *Fucus*-Typus abzuleiten, lehnt aber ebenfalls diese Möglichkeit ab. Dann ist nur die dritte Möglichkeit übrig, nämlich daß sich die Phaeophyceen aus primitiven Formen entwickelt haben, die in bezug auf Generations- und Kernphasenwechsel den *Dictyota*-Typus zeigen. KNIGHT findet diese Möglichkeit die wahrscheinlichste.

In bezug auf die Entwicklungsgeschichte der Phaeophyceen schrieb ich im Jahre 1918 (p. 56): „Der *Dictyota*-Typus stellt den primären Typus des Generationswechsels dar, aus welchem sich die übrigen durch Reduktion der geschlechtlichen Generation entwickelt haben“, und des weiteren (p. 57): „Der *Fucus*-Typus ist aus dem *Laminaria*-Typus abzuleiten“. Schon im Jahre 1916 (p. 578) hatte ich indessen folgendes geschrieben: „Vergleichen wir die Glieder der Reihe *Dictyota*, *Cutleria*, *Laminaria*, *Fucus* miteinander, so bemerken wir, daß bei *Fucus* der Gametophyt verschwunden ist, nur der Sporophyt ist noch da, dieser ist aber Geschlechtspflanze geworden. Wir haben eine diploide, geschlechtliche Generation bekommen“. Gleichzeitig lenkte ich auch die Aufmerksamkeit darauf hin, daß die Oogone und die Antheridien einer *Fucus*-Pflanze mit den Sporangien einer *Laminaria* homolog seien, und des weiteren, daß die Spermatozoide und die Eier der Fucaceen Mikrosporen bzw. Makrosporen entsprechen.

Meine in den Jahren 1916—1918 dargestellte Auffassung hinsichtlich der Phylogenie der Phaeophyceen und der entwicklungsgeschichtlichen Beziehungen zwischen den Fucaceen und den Phaeosporeen ist in der späteren Literatur sehr günstig aufgenommen worden (in bezug auf Literaturangaben siehe KYLIN, 1937 b, p. 28). Als ich indessen später meine Untersuchungen über die Phaeophyceen wieder aufnahm, glaubte ich zu finden, daß meine Auffassung von den Jahren 1916—1918 trotz der wohlwollenden Aufnahme in der Literatur jedoch einigermaßen revidiert werden mußte, und ich

schrieb deshalb folgendes (1933, p. 77): „Im Jahre 1917 war ich demnach der Ansicht, daß die Oogonien und die Antheridien der Fucaceen mit den unilokulären Sporangien der Phaeosporeen, und des weiteren, daß die Eier und die Spermatozoiden der Fucaceen mit den Zoosporen der Phaeosporeen homolog seien. Wenn ich aber jetzt behaupte, daß hier keine Homologien vorliegen, so ist die Möglichkeit gegeben, daß diese Behauptung auf einen Streit um Worte zurückzuführen sei; ich werde deshalb das Wort Homologie vermeiden, und meine gegenwärtige Auffassung in folgender Weise ausdrücken: die Oogonien und die Antheridien der Fucaceen lassen sich nicht von den unilokulären Sporangien ableiten; von einem anderen Gesichtspunkte: die Fucaceen haben sich nicht aus den Phaeosporeen entwickelt.“

Im Jahre 1937 (p. 29) wurde meine Auffassung in bezug auf die phylogenetische Stellung der Fucaceen unter den übrigen Phaeophyceen in folgender Weise dargestellt: „Die Fucaceen haben sich sehr früh von dem gemeinsamen Phaeophyceenast abgezweigt, und zwar bedeutend früher als die Unterklassen Isogeneratae und Heterogeneratae ausdifferenziert wurden. Die Behauptung von HYGÉN (1934, p. 261), daß die Fucales von Formen abzuleiten seien, die mit den jetzigen Ectocarpales übereinstimmen, kann also nicht zutreffend sein. Es ist auch nicht möglich, Fucales an die Unterklasse Heterogeneratae anzuschließen.“ Diese Auffassung wurde auf folgende Tatsachen gegründet:

1. die unilokulären Sporangien der Phaeosporeen sind beim Ausdifferenzieren der Zoosporen noch unilokulär, die Antheridien der Fucaceen sind dagegen bei der Bildung der definitiven Spermatozoide nicht länger unilokulär, sondern plurilokulär;

2. die längere Cilie bei den Zoosporen der Phaeosporeen ist nach vorn gerichtet, bei den Spermatozoiden der Fucaceen dagegen nach hinten (vgl. des weiteren KYLIN, 1937 b, p. 28—29).

Unter Hinweis darauf, daß die Fucaceen und die übrigen Phaeophyceen in phylogenetischer Hinsicht einander ziemlich entfernt stehen, lenkte ich im Jahre 1933 (p. 94) die Aufmerksamkeit darauf hin, daß unter den Phaeophyceen der *Fucus*-Typus in bezug auf Generations- und Kernphasenwechsel sich möglicherweise unabhängig von dem *Dictyota*- und *Laminaria*-Typus entwickelt hätte. Nur unter der Bedingung, daß der *Fucus*-Typus aus dem *Laminaria*-Typus abzuleiten wäre, ist die Auffassung möglich, daß die haploiden Kernteilungen im Oogon und im Antheridium der Fucaceen einer stark reduzierten, geschlechtlichen Generation entsprechen (SCHUSSNIG, 1925,

p. 231). In diesem Falle wären die Oogone und die Antheridien der Fucaceen mit den Sporangien bei *Laminaria* homolog (nach SCHUSSNIG liegen hier keine Homologien vor), die Eier und die Spermatozoide der Fucaceen würden dagegen den Zoosporen der Laminariaceen nicht entsprechen, da sich die nach der Reduktionsteilung in den Oogonien und den Antheridien der Fucaceen gebildeten Sporen zuerst teilen und erst dann Eier und Spermatozoide geben. Die hier dargestellte Auffassung geht am nächsten auf STRASBURGER (1906, p. 3—6) zurück. Nach diesem Forscher sind nämlich die Oogonien und die Antheridien der Fucaceen nicht homolog mit den Tetrasporen der Dictyotaceen, sondern mit den Eiern und den Spermatozoiden dieser Algen. STRASBURGER betrachtet nämlich die vier ersten Kerne in den Oogonien resp. in den Antheridien der Fucaceen als homolog mit den Tetrasporen der Dictyotaceen. Nach dem Vierkernstadium folgen bei den Fucaceen einige haploide Kernteilungen, bei den Dictyotaceen dagegen eine haploide Generation. Schließlich werden indessen Eier und Spermatozoide gebildet und dann liegen nach STRASBURGER wiederum Homologien vor. — Die Sporangien der Phaeosporeen wären nach STRASBURGER ein Novum.

Es ist aber möglich, den *Fucus*-Typus aus dem *Laminaria*-Typus abzuleiten, ohne gleichzeitig die haploiden Kernteilungen im Oogon und im Antheridien der Fucaceen als eine stark reduzierte, geschlechtliche Generation anzuerkennen. In diesem Falle wäre die geschlechtliche Generation bei *Fucus* völlig verschwunden und die Sporen würden ohne weiteres unmittelbar als Eier und Spermatozoide dienen. In den unilokulären Sporangien der Phaeosporeen finden nach den beiden Phasen der Reduktionsteilung 1—6 (bisweilen vielleicht mehrere) haploide Teilungen statt, die der geschlechtlichen Generation nicht zugezählt werden können; die geschlechtliche Generation entwickelt sich ja erst bei der Keimung der Zoosporen. Mit Hinweis auf diese Tatsachen scheint es mir nicht geeignet, die haploiden Kernteilungen im Oogone und im Antheridium der Fucaceen mit einer reduzierten, geschlechtlichen Generation zu homologisieren. Die Sporangien bei *Laminaria* geben nach einigen haploiden Kernteilungen Zoosporen, die Oogone und die Antheridien der Fucaceen dagegen Eier und Spermatozoide, die nach meiner Auffassung in den Jahren 1916—1918, einer Auffassung, die von mehreren Forschern akzeptiert worden ist, mit den Zoosporen bei *Laminaria* homolog seien.

Nun stellte ich indessen im Jahre 1933 (p. 94) die Auffassung dar, daß sich die Fucaceen ohne Vermittlung von einem sich stark reduzierenden Gametophyten entwickelt hätten (vgl. KYLIN, 1937b,

p. 29). Ob diese Auffassung richtiger als meine Auffassung von den Jahren 1916—1918 ist, läßt sich zur Zeit nicht entscheiden. Ganz unabhängig von einer Entscheidung zwischen diesen beiden Auffassungen ist indessen die schon oben erwähnte Tatsache, daß die Fucaceen den übrigen Phaeophyceen ziemlich entfernt stehen, und daß sie sich sehr früh von dem gemeinsamen Phaeophyceenast abgezweigt haben, und zwar bedeutend früher als die Unterklassen Isogeneratae und Heterogeneratae ausdifferenziert wurden.

In diesem Zusammenhang ist noch auf die Ansicht von Miss KNIGHT (1931, p. 26) hinzuweisen, daß bei den Phaeosporeen „any haploid zoid whether from unilocular or plurilocular sporangia may behave either as a gamete or as a neutral zoid“. Gegen diese Ansicht steht meine Meinung, daß die Schwärmer der unilokulären Sporangien bei den Phaeosporeen immer ungeschlechtliche Vermehrungskörper darstellen (KYLIN, 1933, p. 75 und 1937 b, p. 22). Es ist mir nicht möglich, die Verklebungen der Schwärmer, die KNIGHT und ihre Schülerinnen gesehen haben, als Befruchtungen, sondern nur als pathologische Erscheinungen zu betrachten. Die weitere Entwicklung der vermuteten Zygoten wurde nicht verfolgt; nur ABE (1935, p. 332) bildet bei *Heterochordaria abietina* junge Keimlinge von Zygoten ab, die, wie er behauptet, sich durch Kopulation von Zoosporen aus unilokulären Sporangien gebildet haben.

Wäre es indessen richtig, daß die Schwärmer der unilokulären Sporangien als Gameten dienen könnten, und daß sich die dabei gebildeten Zygoten zu neuen, sich vermehrenden Pflanzen entwickelten, so wäre aus dem *Dictyota*- oder dem *Laminaria*-Typus ein neuer Typus in bezug auf Generations- und Kernphasenwechsel entstanden, und zwar der *Fucus*-Typus. Und des weiteren, man könnte ja vermuten, daß die anfangs annormale Kopulation der Schwärmer der unilokulären Sporangien sich zu einer normalen Erscheinung entwickelt hätte, und dann behaupten, daß der *Fucus*-Typus direkt aus dem *Dictyota*- oder dem *Laminaria*-Typus entstanden wäre. Es liegen indessen bei den Phaeosporeen keine Tatsachen vor, die solche Vermutungen und Behauptungen in irgendeiner Weise bestätigen können¹⁾.

¹⁾ In einer jüngst erschienenen Arbeit berichtet SÖRGEL (1937, p. 401) über den Generationswechsel bei der zu den Phycomyceten gehörigen Gattung *Allomyces*. Er hat mehrere verschiedene Stämme von *Allomyces* untersucht, und dabei einen Generationswechsel nach dem *Dictyota*-Schema gefunden. Bei einem bestimmten, als Mutante bezeichneten Stamm beobachtete er indessen in zwei Fällen die Kopulation von haploiden Zoosporen miteinander. Bei den normalen Stämmen hat er eine Verschmelzung von haploiden Zoosporen nie zu Gesicht bekommen, er glaubt

Unter den Diatomeen liegen zwei verschiedene Entwicklungsreihen vor, und zwar Pennales und Zentrales. Die Entwicklungsgeschichte der pennaten Diatomeen ist gut bekannt, hinsichtlich der zentralen Diatomeen ist die Entwicklung noch nicht völlig sicher festgestellt worden (Literaturangaben siehe GEITLER, 1931, p. 1). Die pennaten Diatomeen sind diploid und die Reduktionsteilung findet bei der Gametenbildung statt. Bei der vegetativen Vermehrung sind alle Kernteilungen diploid. Außer bei der Reduktionsteilung fehlen haploide Teilungen. In bezug auf Generations- und Kernphasenwechsel liegt bei den pennaten Diatomeen der *Fucus*-Typus vor. Es scheint mir, als ob dieser Typus hier primär wäre und sich nicht durch die Annahme einer sich reduzierenden, haploiden Generation erklären ließe.

Bei der Besprechung der Beziehungen zwischen Generationswechsel und Phylogenie bei den Chlorophyceen nehme ich diese Algenabteilung in weitem Sinne, indem ich Conjugatae und Characeae unter die Chlorophyceen hineinreihe. Ich folge FRITSCH (1935, p. 73), der hier folgende Ordnungen unterscheidet: Volvocales, Chlorococcales, Ulothricales, Cladophorales, Chaetophorales, Oedogoniales, Conjugales, Siphonales und Charales, werde aber diese Ordnungen in einer anderen Reihenfolge besprechen.

In bezug auf Generations- und Kernphasenwechsel kennt man bei den Chlorophyceen zur Zeit drei Typen und zwar:

1. Der *Ulothrix*-Typus mit der Reduktionsteilung bei der Keimung der Zygote; nur haploide, geschlechtliche Individuen sind vorhanden.
2. Der *Codium*-Typus mit Reduktionsteilung bei der Bildung der Gameten; nur diploide, geschlechtliche Individuen sind vorhanden.
3. Der *Cladophora*-Typus mit der Reduktionsteilung bei der Bildung der Zoosporen; ein regelmäßiger Wechsel zwischen zwei gleichgestalteten Generationen ist vorhanden.

Bei einem Versuch die obenerwähnten Ordnungen der Chlorophyceen in phylogenetische Entwicklungsreihen einzureihen, spielen die verschiedenen Typen von Generations- und Kernphasenwechsel nur eine unbedeutende Rolle. Es sind andere Faktoren, die in der Phylogenie der Grünalgen tiefer eingegriffen haben, als der

aber, daß eine solche bisweilen vonstatten geht, indem er fand, daß Zoosporen bei verlängerter Schwärmzeit sich zu Sporophyten entwickeln könnten. Nun scheint mir indessen die Möglichkeit nicht ausgeschlossen zu sein, daß diese Zoosporen in der Tat ohne Kopulation diploid waren, und zwar hat SÖRGEL nachgewiesen, daß die Reduktionsteilung bei der Bildung der Zoosporen bisweilen ausbleibt.

Generations- und Kernphasenwechsel. Ich verweise auf folgende Entwicklungsmöglichkeiten:

1. Die Entwicklung von einzelligen zu kolonienbildenden Organismen.

2. Die Entwicklung von einzelligen einkernigen zu mehrzelligen einkernigen Organismen.

3. Die Entwicklung von einzelligen einkernigen zu einzelligen mehrkernigen Organismen.

Es ist wohl als sicher anzunehmen, daß sich die Chlorophyceen von einzelligen, grünen, flagellatenähnlichen Organismen entwickelt haben. Ich meine nun, daß sich hier wenigstens drei verschiedene Tendenzen in der phylogenetischen Entwicklung geltend gemacht haben, und zwar eine zur Bildung von Zellkolonien, eine zur Bildung von mehrzelligen einkernigen Organismen und eine zur Bildung von einzelligen mehrkernigen Organismen. Diese drei Tendenzen entsprechen drei verschiedenen phylogenetischen Reihen, die sich unabhängig voneinander entwickelt haben, und die alle an verschiedenen Stellen in der Population von flagellatenähnlichen Vorfahren wurzeln. Erst später greifen verschiedene Tendenzen hinsichtlich des Generations- und Kernphasenwechsels in den verschiedenen Entwicklungsreihen ein.

Die zu Volvocales und Chlorococcales gehörigen Arten sind im vegetativen Stadium haploid, die Reduktionsteilung findet bei der Keimung der Zygoten statt. Von dieser allgemeinen Regel scheint es indessen, als ob einige Ausnahmen vorhanden wären. So berichten KURSSANOW und SCHEMAKHANOWA (1927, p. 131) in bezug auf *Chlorochytrium Lemnae*, daß diese Alge in vegetativem Stadium diploid ist, und daß die Reduktionsteilung bei der Bildung der Gameten stattfindet. Nach der Befruchtung wächst die Zygote zu einem vegetativen Individuum aus. Es scheint indessen, als ob keine diploiden Kernteilungen vorhanden wären. Nach einer Untersuchung von KORSHIKOV (1926, p. 474) wachsen die Zygoten von *Apiococcus consociatus* ohne Reduktionsteilung zu neuen, vegetativen Individuen aus. Diploide Kernteilungen können dann eintreten, ehe die Reduktionsteilung wahrscheinlich bei der Bildung der Gameten vonstatten geht. Sind diese Angaben richtig, sollte hier eine einzellige Grünalge vorliegen, die sich hinsichtlich des Generations- und Kernphasenwechsels in derselben Weise wie die pennaten Diatomeen entwickelte. Dies ist von besonderem Interesse, da es ja denkbar ist, daß man von solchen Formen wie *Apiococcus* diejenigen Typen ableiten könnte,

die hinsichtlich des Generations- und Kernphasenwechsels in das *Fucus*-Schema einzureihen wären, und die sich primär ohne Vermittlung eines sich reduzierenden Gametophyten nach diesem Schema entwickelten.

In den Ordnungen Conjugales, Oedogoniales und Charales kennt man nur solche Formen, bei denen die Reduktionsteilung bei der Keimung der Zygoten vonstatten geht. Hier fehlt demnach der Generationswechsel; die geschlechtlichen Individuen sind haploid.

Die Ordnung Chaetophorales gehört in bezug auf Generations- und Kernphasenwechsel zu demselben Typus wie die Conjugales, Oedogoniales und Charales. Jüngst berichtet indessen JULLER (1937, p. 87), daß die Zygoten von *Stigeoclonium subspinosum* ohne Reduktionsteilung zu diploiden, drei- bis vierzelligen Zwerggenerationen auskeimen. In den Zellen dieser Zwerggenerationen findet dann die Reduktionsteilung statt. Die dabei gebildeten, haploiden Zoosporen wachsen direkt zu normalen haploiden *Stigeoclonium*-Pflanzen aus. Hier sollte demnach ein Generationswechsel vorliegen; der Gametophyt wäre kräftiger entwickelt als der Sporophyt. Der Sporophyt scheint hier als Resultat einer Aufschiebung der Reduktionsteilung entstanden zu sein (vgl. die Florideen). Eine kräftigere Entwicklung der Sporophyten könnte zu einem Generationswechsel mit zwei gleichgestellten Generationen leiten.

In der Ordnung Ulothricales finden wir in bezug auf Generations- und Kernphasenwechsel den von alters her bekannten *Ulothrix*-Typus. Im Jahre 1929 wiesen indessen HARTMANN und FÖYN nach, daß bei *Enteromorpha* und *Ulva* ein Wechsel zwischen zwei gleichgestellten Generationen vorliegt. In phylogenetischer Hinsicht scheinen diese beiden Gattungen nicht so besonders weit von *Ulothrix* zu stehen. *Ulothrix* repräsentiert in bezug auf Generations- und Kernphasenwechsel einen primären Typus, und es ist möglich, daß der *Enteromorpha*-Typus als Resultat einer Aufschiebung der Reduktionsteilung entstanden ist (vgl. oben *Stigeoclonium*). Die Möglichkeit scheint mir jedoch nicht ausgeschlossen, daß die hier in Rede stehenden Unterschiede zwischen *Ulothrix* und *Enteromorpha* viel tiefer wurzeln und auf Unterschiede bei den einzelligen Vorfahren zurückzuführen sind.

Mit Recht weist FRITSCH (1935, p. 229) darauf hin, daß sich die Cladophoraceen nach eigenen Linien entwickelt haben, und unter Hinweis auf diese Tatsache stellt er diese Algengruppe als eine selbständige Ordnung unter den Namen Cladophorales auf. Hinsichtlich des Generations- und Kernphasenwechsels finden wir in

dieser Ordnung zwei Typen, und zwar den *Ulothrix*- und den *Enteromorpha*-Typus. Der *Ulothrix*-Typus liegt nach den Untersuchungen von JORDE (1933) bei *Urospora* vor, während *Cladophora* und *Chaetomorpha* einen Wechsel zwischen zwei gleichgestalteten Generationen aufweisen (SCHUSSNIG, 1928—1930, FÖYN, 1929, HARTMANN, 1929). Ob sich der *Cladophora*-Typus aus dem *Urospora*-Typus entwickelt hat, oder ob beide Typen in einzelligen Vorfahren wurzeln, ist nicht möglich zu entscheiden (vgl. oben die Ordnung Ulothricales).

Nach den Angaben von HEDWIG LIST (1930, p. 480) entstehen die Gameten bei *Cladophora glomerata* in der Folge einer Reduktionsteilung. Wäre diese Angabe richtig, würde ein Generations- und Kernphasenwechsel nach dem *Fucus*-Typus vorliegen. Es scheint mir indessen, als ob eine Nachuntersuchung hier dringend notwendig wäre. Die Verfasserin behauptet nämlich, daß bei *Cladophora glomerata* sowohl Zoosporen als Gameten vorhanden seien, und daß diese auf getrennten Individuen entstehen, eine Behauptung, die für einen Wechsel nach dem *Cladophora*-Schema mit zwei gleichgestalteten Generationen zu sprechen scheint.

Unter den Chlorophyceen ist nun die Ordnung Siphonales übrig, eine Ordnung, die ich hier wesentlich in derselben Weise wie FRITSCH (1935, p. 368) begrenze. In bezug auf Generations- und Kernphasenwechsel gibt es unter den Siphoneen zwei Typen, indem die Reduktionsteilung entweder bei der Keimung der Zygoten oder bei der Bildung der Gameten vonstatten geht. Zu dem ersten Typus gehören wahrscheinlich nur *Protosiphon*- und *Vaucheria* und ihre nächsten Verwandten. Alle übrigen Siphoneen stellen, soweit es sich von den Untersuchungen der letzteren Jahre beurteilen läßt, diploide, geschlechtliche Individuen dar. In diesem Zusammenhang ist in erster Linie auf die Untersuchung von MIß WILLIAMS (1925, p. 98) über *Codium tomentosum* hinzuweisen. Als die erste wies diese Verfasserin nach, daß die Reduktionsteilung bei *Codium* bei der Bildung der Gameten stattfindet. In bezug auf Generations- und Kernphasenwechsel entspricht dieser *Codium*-Typus unter den Chlorophyceen dem *Fucus*-Typus unter den Phaeophyceen, und es scheint mir, als ob der *Codium*-Typus unter den Siphoneen in demjenigen Sinne einen primären Typus darstelle, daß er nicht unter der Mitwirkung eines sich reduzierenden Gametophyten entstanden sei. Es gibt unter den Siphoneen keine Belege für die Auffassung, daß früher Typen vorhanden waren, bei denen ein Wechsel zwischen Gametophyten und Sporophyten vorkam.

Ich werde jetzt meinen Aufsatz mit einigen Worten über die phylogenetische Stellung der Bryophyten und der Pteridophyten abschließen. Schon anfangs wurde auf den Generationswechsel dieser beiden Pflanzengruppen hingewiesen, und außerdem darauf, daß die in Rede stehenden Pflanzen möglicherweise aus solchen Formen abzuleiten wären, bei denen die geschlechtlichen und die ungeschlechtlichen Generationen gleichgestaltet gewesen sind. Wenn diese Möglichkeit zutreffend wäre, könnte man behaupten, daß die Archeogonien bei den Bryophyten und den Pteridophyten miteinander homolog seien. Schon BOHLIN (1901, p. 37) ist indessen der Ansicht, daß hier keine Homologien sondern nur Analogien vorliegen, und er meint des weiteren, daß die Bryophyten und die Pteridophyten sich aus verschiedenen, jetzt ausgestorbenen Grünalgengruppen entwickelt haben. Vieles scheint mir für die Auffassung von BOHLIN zu sprechen. Mit dem Anerkennen dieser Auffassung ist es nicht notwendig, weder in der Entwicklungsreihe der Bryophyten noch in derjenigen der Pteridophyten einen Wechsel zwischen zwei gleichgestalteten Generationen anzunehmen.

Literaturverzeichnis.

- ABE, K. (1935): Kopulation der Schwärmer aus unilokulären Sporangium von *Heterochordaria abietina*. Sci. Rep. Tohoku Univ., Biology **10**, 4. Sandai.
- BLIDING, C. (1933): Über Sexualität und Entwicklung bei der Gattung *Enteromorpha*. Sv. bot. Tidskr. **27**. Upsala.
- (1935): Sexualität und Entwicklung bei einigen marinen Chlorophyceen. Ibid. **29**. Upsala.
- (1936): Über die Fortpflanzungskörper einiger marinen *Cladophora*-Arten. Ibid. **30**. Upsala.
- BOHLIN, K. (1901): Utkast till de gröna algernas och arkegoniaternas fylogeni. Akad. afhandl. Upsala.
- BOLD, H. C. (1933): The life history and cytology of *Protosiphon botryoides*. Bull. Torrey bot. Club **60**. New York.
- BÖRGESEN, F. (1927): Marine algae from the Canary Islands. III. Rhodophyceae. Danske Vidensk. Selsk., Biol. Meddel. **6**. København.
- (1929): Marine algae from the Canary Islands. III. Rhodophyceae. Ibid. **8**. København.
- (1930): Marine algae from the Canary Islands. III. Rhodophyceae. Ibid. **9**. København.
- CHEMIN, E. (1933): Sur le mode de reproduction de *Gymnogongrus Griffithsiae* MART. et de quelques espèces du même genre. Bull. Soc. bot. France **80**. Paris.
- CLAUSSEN, H. (1929): Zur Entwicklungsgeschichte von *Phyllophora Brodiaei*. Ber. dtsh. bot. Ges. **47**. Berlin.
- DE-TONI, J. B. (1897—1903): Sylloge Algarum **4**. Florideae, Patavii.

- DREW, KATHLEEN M. (1935): The life-history of *Rhodochorton violaceum* (Kütz.) comb. nov. (*Chantransia violacea* Kütz.). *Ann. of Bot.* **49**. London.
- FÖYN, BJ. (1929): Vorläufige Mitteilung über die Sexualität und den Generationswechsel von *Cladophora* und *Ulva*. *Ber. dtsch. bot. Ges.* **47**. Berlin.
- (1934a): Lebenszyklus und Sexualität der Chlorophyceen *Ulva lactuca* L. *Arch. Protistenkunde* **83**. Jena.
- (1934b): Lebenszyklus, Cytologie und Sexualität der Chlorophyceen *Cladophora Suhriana* KÜTZING. *Ibid.* **83**. Jena.
- FRITSCH, F. E. (1935): The structure and reproduction of the algae **1**. Cambridge.
- GEITLER, L. (1931): Der Kernphasenwechsel der Diatomeen. *Beihefte Bot. Zbl.* **48**, Abt. 1. Dresden.
- (1936): Vergleichende Untersuchungen über den feineren Kern- und Chromosomenbau der Cladophoraceen. *Planta (Berl.)* **25**. Berlin.
- GREGORY, BERYL D. (1934): On the life-history of *Gymnogongrus Griffithsiae* MART. and *Ahnfeltia plicata* FRIES. *J. Linnean Soc., Botany* **49**. London.
- GROSS, ILSE (1931): Entwicklungsgeschichte, Phasenwechsel und Sexualität bei der Gattung *Ulothrix*. *Arch. Protistenkunde* **73**. Jena.
- HARTMANN, M. (1929): Über die Sexualität und den Generationswechsel von *Chaetomorpha* und *Enteromorpha*. *Ber. dtsch. bot. Ges.* **47**. Berlin.
- HÄMMERLING, J. (1934): Über die Geschlechtsverhältnisse von *Acetabularia mediterranea* und *Acetabularia Wettsteinii*. *Arch. Protistenkunde* **83**. Jena.
- HANATSCHKE, HERTA (1932): Der Phasenwechsel bei der Gattung *Vaucheria*. *Arch. Protistenkunde* **78**. Jena.
- HIGGINS, MARION (1930): Reduction division in a species of *Cladophora*. *Ann. of Bot.* **44**. London.
- (1931): Note on the life-history of *Cladophora flavescens* Kütz. *Ibid.* **45**. London.
- HOLLENBERG, G. J. (1935): A study of *Halicystis ovalis*. I. Morphology and reproduction. *Amer. J. Bot.* **22**. Lancaster Pa.
- HYGEN, G. (1934): Über den Lebenszyklus und die Entwicklungsgeschichte der Phaeosporeen. Versuche an *Nemacystus divaricatus* (AG.) KUCK. *Nyt Magazin for Naturvidensk.* **74**. Oslo.
- IYENGAR, M. O. P. (1933): On the formation of gametes in a *Caulerpa*. *J. Ind. bot. Soc.* **12**. Madras.
- JORDE, INGERID (1933): Untersuchungen über den Lebenszyklus von *Urospora* ARESCH. und *Codiolum* A. BRAUN. *Nyt magazin for naturvidensk.* **73**. Oslo.
- JULLER, E. (1937): Der Generations- und Phasenwechsel bei *Stigeoclonium subspinosum*. *Arch. Protistenkunde* **89**. Jena.
- KNIGHT, MARGERY (1931): Nuclear phases and alternation in algae. *Phaeophyceae*. *Beihefte Bot. Zbl.* **48**, Abt. 1. Dresden.
- KORSHIKOV, A. A. (1926): On some new organisms from the groups *Volvocales* and *Protococcales*, and on the genetic relations of these groups. *Arch. Protistenkunde* **55**. Jena.
- KURSSANOW, L. et SCHEMAKHANOWA, N. M. (1927): Sur la succession des phases chez les algues vertes. Le cycle de développement du *Chlorochytrium Lemnae* COHN. *Arch. Russ. Protistol.* **6**.
- (1929): Sur la succession des phases chez les algues vertes. Le cycle de développement du *Chlorochytrium Lemnae* COHN. *Bot. Zbl., N. S.* **14**, 362.
- KYLIN, H. (1906): Zur Kenntnis einiger schwedischen *Chantransia*-Arten. *Botaniska Studier tillägnade F. R. KJELLMAN*. Upsala.

- KYLIN, H. (1916): Die Entwicklungsgeschichte und die systematische Stellung von *Bonnemaisonia asparagoides* (WOODW.) AG. nebst einigen Worten über den Generationswechsel der Algen. Z. Bot. 8. Jena.
- (1917): Über die Entwicklungsgeschichte und die systematische Stellung der Tilopterideen. Ber. dtsh. bot. Ges. 35. Berlin.
- (1918): Studien über die Entwicklungsgeschichte der Phaeophyceen. Sv. bot. Tidskr. 12. Stockholm.
- (1930 a): Über die Entwicklungsgeschichte der Florideen. Lunds Univ. Årsskrift, N. F. Avd. 2, 26. Lund.
- (1930 b): Über Heterogamie bei *Enteromorpha intestinalis*. Ber. dtsh. bot. Ges. 48. Berlin.
- (1933): Über die Entwicklungsgeschichte der Phaeophyceen. Lunds Univ. Årsskrift, N. F. Avd. 2, 29. Lund.
- (1937 a): Anatomie der Rhodophyceen. Lindsbauer Handb. d. Pflanzenanat. 6, 2 B. Berlin.
- (1937 b): Bemerkungen über die Entwicklungsgeschichte einiger Phaeophyceen. Lunds Univ. Årsskrift, N. F. Avd. 2, 33. Lund.
- (1937 c): Über eine marine *Porphyridium*-Art. Fysiogr. Sällsk. Förhandl. 7. Lund.
- LIST, HEDWIG (1930): Die Entwicklungsgeschichte von *Cladophora glomerata* KÜTZING. Arch. Protistenkde 72. Jena.
- MOEWUS, FR. (1933): Untersuchungen über die Sexualität und Entwicklung von Chlorophyceen. Arch. Protistenkde 80. Jena.
- (1935 a): Die Vererbung des Geschlechts bei verschiedenen Rassen von *Protosiphon botryoides*. Arch. Protistenkde 86. Jena.
- (1935 b): Über den Einfluß äußerer Faktoren auf die Geschlechtsbestimmung bei *Protosiphon*. Biol. Zbl. 55. Leipzig.
- MUNDIE, J. R. (1929): Cytology and life history of *Vaucheria geminata*. Bot. Gaz. 87. Chicago.
- PASCHER, A. (1931): Systematische Übersicht über die mit Flagellaten in Zusammenhang stehenden Algenreihen und Versuch einer Einreihung dieser Algengstämme in die Stämme des Pflanzenreiches. Beih. Bot. Zbl. 48, Abt. 2. Dresden.
- RAMANATHAN, K. R. (1936): On the cytological evidence for an alternation of generations in *Enteromorpha*. J. Ind. bot. Soc. 15. Madras.
- REINKE, J. (1889—1892): Atlas deutscher Meeresalgen. Berlin.
- ROSENVINGE, L. K. (1909—1931): The marine algae of Denmark. Danske Vidensk. Selsk. Skrifter, 7 Raekke, Naturv. og Mathem. Afd. 7. Köbenhavn.
- (1929): *Phyllophora Brodiaei* and *Actinococcus subcutaneus*. Danske Vidensk. Selsk., Biol. Meddel. 8. Köbenhavn.
- SCHECHNER-FRIES, MARGARETE (1934): Der Phasenwechsel von *Valonia utricularis* (ROTH) AG. Österr. bot. Z. 83. Wien.
- SCHUSSNIG, BR. (1925): Betrachtungen über das System der niederen Pflanzen. Verh. zool.-bot. Ges. Wien 74—75. Wien.
- (1928): Die Reduktionsteilung bei *Cladophora glomerata*. Österr. bot. Z. 77. Wien.
- (1928—1929): Zur Entwicklungsgeschichte der Siphoneen. 1—2. Ber. dtsh. bot. Ges. 46—47. Berlin.
- (1930 a): Der Chromosomencyclus von *Cladophora Suhriana*. Österr. bot. Z. 79. Wien.

- SCHUSSNIG, BR. (1930b): Phylogenie der Fortpflanzung bei den Siphoneen. Z. ind. Abstamm.- und Vererbungslehre **54**. Leipzig.
- (1930c): Der Generations- und Phasenwechsel bei den Chlorophyceen. I. und II. Beitrag. Österr. bot. Z. **79**. Wien.
- (1931): Die somatische und heterotype Kernteilung bei *Cladophora Suhriana* KÜTZING. *Planta* (Berl.) **13**. Berlin.
- (1932): Der Generations- und Phasenwechsel bei den Chlorophyceen. III. Beitrag. Österr. bot. Z. **81**. Wien.
- (1934): Die Determinierung des Geschlechtes bei *Cladophora* und die Phylogenie des Generationswechsels. *Biol. generalis* (Wien) **10**. Wien und Leipzig.
- SÖRGE, G. (1937): Untersuchungen über den Generationswechsel von *Allomyces*. Z. Bot. **31**. Jena. (Diss. Göttingen 1937.)
- STEINECKE, FR. (1931): Die Phylogenie der Algophyten. *Schr. Königsberg. gelehrte Ges., Naturwiss. Kl. 8*. Halle.
- STRASBURGER, E. (1906): Zur Frage eines Generationswechsels bei Phaeophyceen. *Bot. Z.* **64** (Abt. II). Leipzig.
- SVEDELIUS, N. (1915): Zytologisch-entwicklungsgeschichtliche Studien über *Scinaia furcellata*, ein Beitrag zur Frage der Reduktionsteilung der nicht tetrasporenbildenden Florideen. *Nova Acta Soc. Scient. Ups.* **4**, Ser. 4. Upsala.
- (1931): Nuclear phases and alternation in the Rhodophyceae. *Beihefte Bot. Zbl.* **48**, Abt. 1. Dresden.
- WILLIAMS, MAY (1925): The cytology of the gametangia of *Codium tomentosum* (STACKH.). *Proc. Linnean Soc. N.S. Wales* **50**. Sydney.
- ZINNECKER, EMMI (1935): Reduktionsteilung, Kernphasenwechsel und Geschlechtsbestimmung bei *Bryopsis plumosa* (HUDS.) AG. Österr. bot. Z. **84**. Wien.
-

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1938

Band/Volume: [90_1938](#)

Autor(en)/Author(s): Kylin Harald

Artikel/Article: [Beziehungen zwischen Generationswechsel und Phylogenie. 432-447](#)