

Nachdruck verboten.

Übersetzungsrecht vorbehalten.

Aus der Staatlichen Biologischen Anstalt auf Helgoland, aus dem Kaiser-Wilhelm-Institut für Biologie, Abteilung M. HARTMANN, Berlin-Dahlem und aus dem Kaiser-Wilhelm-Institut für medizinische Forschung, Heidelberg.

Die Sexualität und der Generationswechsel der Ulvaceen und Untersuchungen über die Parthenogenese der Gameten.

Von

Franz Moewus (Erlangen).

Mit 25 Abbildungen im Text.

I. Einleitung.

Die Familie der *Ulvaceae* ist systematisch gut abgegrenzt. Sie umfaßt alle Chlorophyceen mit flächen- oder röhrenartigen Thalli, die aus 1 oder 2 Zellschichten aufgebaut sind: *Monostroma*, *Ulva* und *Enteromorpha*. Die meisten Arten kommen in Meer- oder Brackwasser vor; nur einige sind im Süßwasser zu finden. Früher mußte man sich darauf beschränken, aus den Beobachtungen der am Standort gesammelten Pflanzen Schlüsse auf ihren Entwicklungsgang zu ziehen. Die im Seewasser angesetzten Kulturen gediehen recht schlecht; es war unmöglich, aus Schwärmern normale Pflanzen zu erhalten. SCHREIBER (1927) fügte dem Seewasser Stickstoff- und Phosphorsalze hinzu. Aber erst als FÖYN (1934 I, II) dieser SCHREIBER-Lösung Erdalkochung zusetzte (Erdschreiberlösung), entwickelten sich die Pflanzen so gut, daß sie in Form und Größe von den Standortpflanzen nicht zu unterscheiden waren. Er konnte zum ersten Male den vollständigen Entwicklungszyklus von *Ulva lactuca* in Kulturen nachweisen: er fand antithetischen Generationswechsel. Auf Grund der Kulturexperimente, die durch cytologische Untersuchungen ergänzt wurden, stellte er folgenden Zyklus fest: ha-

ploider Gametophyt — zweigeißelige Gameten — Kopulation — diploide Zygote — diploider Sporophyt — Reduktionsteilung — haploide, viergeißelige Zoosporen — haploider Gametophyt. Gametophyt und Sporophyt stehen bei dieser Art auf gleicher Entwicklungshöhe; sie sind makroskopisch nicht zu unterscheiden. KUNIEDA (1934) untersuchte eine japanische *Monostroma*-Art, konnte aber den Entwicklungsgang nicht vollständig beobachten. Er zeigte, daß die großen *Monostroma*-Pflanzen immer zweigeißelige Gameten bilden; es sind also die Gametophyten. Die Zygote entwickelt sich zu einem mikroskopisch kleinen, einzelligen Sporophyten, der 32 viergeißelige Zoosporen entleert. Daß die Gametophyten wieder aus den Zoosporen hervorgehen, vermutet er nur. Über die *Enteromorpha*-Arten liegen mehrere Untersuchungen vor. HARTMANN (1929) und KYLIN (1930) fanden bei *E. ramulosa* bzw. *E. intestinalis* zweierlei Pflanzen, die am Standort nicht zu unterscheiden waren, solche, die zweigeißelige Gameten bildeten und solche, die viergeißelige Zoosporen entleerten. Die ersten sind die Gametophyten, die anderen die Sporophyten. Daraus schlossen sie auf antithetischen Generationswechsel. Von BLIDING (1933) wurden die Arten *E. clathrata*, *E. procera*, *E. compressa*, *E. prolifera* und *E. Linza* untersucht. Für die ersten 3 Arten wies er experimentell antithetischen Generationswechsel nach.

Das Ziel meiner Untersuchungen war, in den Ulvaceen ein neues Objekt für genetische Experimente zu finden. Dazu war es notwendig, Unterscheidungsmerkmale zwischen Arten bzw. Rassen aufzuzeigen. Morphologische Merkmale konnten zunächst nicht in Betracht kommen, da ihre Variabilität sehr groß erschien. Auch die cytologische Untersuchung stößt wegen der geringen Kerngröße auf unüberwindbare Schwierigkeiten. Leichter zugänglich ist die Untersuchung der Geschlechterverteilung und der Geschlechtsbestimmung. Bessere Aussichten eröffnen die Angaben von KYLIN (1930), der für *E. intestinalis* Anisogamie feststellte. Auch BLIDING hat an mehreren *Enteromorpha*-Arten beobachtet, daß sich die Gameten beider Geschlechter in ihrer Größe unterscheiden. Die Befunde sind jedoch nicht ohne weiteres hinzunehmen; denn die Größen decken sich zum Teil. Das Merkmal erweist sich erst dann als geeignet, wenn die Gametengrößen statistisch gesichert sind. Die parthenogenetische Entwicklung der Gameten verläuft sehr mannigfaltig. Bei manchen Arten vermögen sich die Gameten beiderlei Geschlechts parthenogenetisch zu entwickeln; bei anderen Arten sind nur die Gameten eines Geschlechts dazu befähigt; einigen Arten fehlt die parthenogenetische Entwicklung überhaupt. In den Parthenogametenpflanzen

von *Ulva lactuca* hat FÖYRN (1934 II) eine eigenartige Aufregulierung der Chromosomenzahl festgestellt. Ließen sich die angedeuteten Merkmale experimentell sichern, dann wäre der genetischen Untersuchung der Ulvaceen der Weg geebnet.

II. Methodik.

Die Untersuchungen wurden an *Monostroma Wittrockii*, *Ulva lactuca*, *Enteromorpha intestinalis*, *E. compressa*, *E. Linza* und *E. lingulata* von Mai 1935 bis Oktober 1937 ausgeführt. Alle diese marinen Arten wurden in Erdschreiberlösung (1000 ccm Seewasser, 50 ccm Erdabkochung, 2 ccm 5proz. NaNO_3 , 1 ccm Na_2HPO_4) kultiviert. Es wurde nur Nordseewasser verwendet, in dem auch die Neapler Arten ausgezeichnet gediehen. Eine Süßwasserart von *Enteromorpha* wurde in Volvoxlösung gezüchtet. Da sie jedoch nicht zur Schwärmerbildung zu bringen war, konnte sie nicht in den Kreis der Untersuchungen einbezogen werden. Die ausgewachsenen Pflanzen befanden sich in Zylindergefäßen aus Glas von 12 cm Höhe und 9 cm Durchmesser. Für Keimlingsaufzuchten aus Parthenogameten, Zygoten und Zoosporen wurden Esmarchschälchen, Boverischalen oder kleine Doppelschalen benutzt. Die Stammpflanzen standen stets am Nordfenster. Die Keimlingsaufzuchten wurden in Helgoland an ein Nordfenster, in Berlin in der Regel an eine künstliche Sonne gestellt.

Die am Standort gesammelten Pflanzen sind meistens mit Diatomeen besetzt. Auch Ciliaten und farblose Flagellaten sind häufig dabei. In Erdschreiberlösung nähme das Wachstum der Diatomeen alsbald so sehr überhand, daß die Pflanzen nach kurzer Zeit eingingen. Wäscht man aber die Pflanzen mehrmals einige Minuten lang in Leitungswasser, dann lassen sich die störenden Verunreinigungen so weit zurückdrängen, daß sie auf das Gedeihen der Algen keinen Einfluß mehr haben. Diatomeenfreie Kulturen kann man nur erhalten, wenn man von Schwärmern ausgeht. Die Gameten und Zoosporen können mittels Phototaxis mehrere Male in sterilem Seewasser gereinigt werden. Die aus solchen Schwärmern entstandenen Pflanzen sind in der Regel völlig frei von Verunreinigungen. Bakterien lassen sich jedoch nicht ausschalten. Das Wachstum der Bakterien ist niemals bedeutend und übt keinen Einfluß auf das Gedeihen der Pflanzen aus. Die Ulvaceen sind außerordentlich widerstandsfähig. Man kann sie z. B. 6 Monate lang in den Kulturgefäßen ohne Übertragung stehen lassen.

Bei den Aufzuchten aus Zygoten stören häufig die Parthenogametenkeimlinge. Denn bei den Kombinationen verschiedenege-

schlechtlicher Gameten läßt es sich nicht vermeiden, daß Gameten, die keinen Kopulationspartner gefunden haben, übrig bleiben. Keimen aber die Zygoten und Gameten in sterilem Seewasser aus, dann beginnen zuerst die Zygoten mit der Entwicklung. Die Parthenogameten bleiben in den ersten Tagen ungeteilt. Isoliert man daher nach 3—10 Tagen — je nach der Rasse — die Keimlinge mit Querwänden, so ist man sicher, nur junge Sporophyten aus Zygoten vor sich zu haben. Jene Maßnahmen fallen bei den Rassen natürlich weg, deren Gameten der parthenogenetischen Entwicklung nicht fähig sind. Eine ähnliche Methode gibt HARTMANN (1937) für *Ectocarpus siliculosus* an.

Große Schwierigkeit bereitet die Auslösung der Zoosporen- und Gametenbildung. Schwärmerbildung findet nur statt, nachdem die Pflanzen übertragen worden sind. Ungefähr 2—4 Tage nach dem Umsetzen in frische Nährlösung werden die Schwärmer entleert. Es kann aber vorkommen, daß eine ganze Versuchsreihe nicht in Schwärmerbildung übergeht. Oft hilft es, die Pflanzen vorher 12 Stunden ohne Lösung in einer feuchten Kammer aufzubewahren oder sie kurze Zeit in Leitungswasser zu legen. Gerade diese Unregelmäßigkeiten erschweren die Kreuzungen und damit alle genetischen Untersuchungen außerordentlich. Meist schwärmen die in Kulturen aufgezogenen Pflanzen leichter als die am Standort gesammelten. Eine allgemein gültige Methode zur Auslösung der Schwärmerbildung läßt sich nicht angeben. Der Zufall spielt hierbei eine große Rolle. Die Gameten und Zoosporen werden im allgemeinen in den frühen Morgenstunden entleert; selten kommen Verzögerungen vor. Die Schwärmer bleiben gewöhnlich bis gegen Mittag beweglich; nur bei wenigen Rassen bewegen sie sich noch in den späten Nachmittagsstunden. Die jungen Keimlingsaufzuchten aus Zygoten, Zoosporen und Parthenogameten pflegen schon nach 3 bis 6 Wochen wieder Schwärmer zu bilden. Ein vollständiger Entwicklungszyklus — z. B. von Zygoten über Sporophyten, Zoosporen zu schwärmenden Gametophyten — kann in ungefähr 2 Monaten untersucht werden.

Das Ziel dieser Arbeit war, Merkmalsunterschiede zur genetischen Untersuchung aufzudecken. Dabei wurde besonders auf Größenunterschiede von Gameten und Zoosporen geachtet. Nur durch genaueste Messungen kann eine Sicherung erreicht werden. Es wurde meistens die Größe von 200 Schwärmern einer Pflanze bestimmt. In einigen Fällen wurden 300 bzw. 500 Schwärmer ausgemessen. Man muß dabei die Individuen in Klassen zusammen-

fassen, da sie eine kontinuierliche Variation aufweisen. Die Variationsbreite ist für verschiedene Rassen verschieden. Bei Schwärmern mit großer Variationsbreite wurden die Sprünge von Klasse zu Klasse größer gewählt (z. B. 1μ Abstand) als bei solchen mit geringer Variationsbreite. Wenn z. B. die einzelnen Klassen $6 - 6,5 - 7 - 7,5 - 8 \mu$ sind, dann gehören zu jeder einzelnen Klasse alle Größen von $5,8$ bis $6,2 - 6,3$ bis $6,7 - 6,8$ bis $7,2 - 7,3$ bis $7,7 - 7,8$ bis $8,2 \mu$. Die Messungen wurden mit einem Okularmikrometer ausgeführt; die Teilstriche wurden dann in μ umgerechnet. Von sämtlichen Messungen wurde der Mittelwert M berechnet. Die Streuung σ ergibt sich aus der Formel $\pm \sqrt{\frac{\sum p \cdot \alpha^2}{n}}$ (α = Abweichung einer

Variante von M). Der mittlere Fehler des Mittelwertes ist $m = \pm \frac{\sigma}{\sqrt{n}}$.

Die Prüfung der zu vergleichenden Mittelwerte geschieht durch $m_{\text{diff.}}$. Die Formel für den mittleren Fehler einer Differenz ist $m_{\text{diff.}}$

$= \sqrt{m_1^2 + m_2^2}$. Ist die Differenz der Mittelwerte 3 oder mehr als 3mal so groß wie der mittlere Fehler der Differenz, so dürfen wir mit einer Wahrscheinlichkeit von $\frac{3}{1000}$ von einer Verschiedenheit von M_1 und M_2 sprechen. Ist also der Quotient aus der Differenz

der Mittelwerte und $m_{\text{diff.}}$, $\frac{M_1 - M_2}{\sqrt{m_1^2 + m_2^2}}$, den wir den Sicherungsquo-

tienten nennen wollen, ≤ 3 , so sind die Mittelwerte nicht verschieden, ist er > 3 , so sind sie verschieden. Dabei ist nichts darüber ausgesagt, ob die Verschiedenheit genetisch oder phänotypisch bedingt ist. Das muß erst von Fall zu Fall sichergestellt werden. Diese Berechnungen sind für alle Messungen ausgeführt worden.

Wie können wir entscheiden, ob genotypische oder phänotypische Geschlechtsbestimmung vorliegt? Ist eine Pflanze gemischtgeschlechtlich, bildet sie also Gameten beiderlei Geschlechts aus, so sprechen wir selbstverständlich von phänotypischer Geschlechtsbestimmung. Eine aus einem beliebigen Parthenogameten entstandene Pflanze ist gemischtgeschlechtlich. Gibt es aber Pflanzen, die nur männliche Gameten bilden, und andere Pflanzen, die nur weibliche Gameten entleeren, dann handelt es sich um Getrenntgeschlechtlichkeit. Diese kann phänotypisch oder genotypisch bedingt sein. Phänotypische Getrenntgeschlechtlichkeit kennen wir beispielsweise bei einer Rasse von *Protosiphon botryoides* (MOEWUS, 1935) oder bei *Ectocarpus siliculosus* (HARTMAAN, 1934, 1937). Äußere oder innere Entwicklungsbedingungen entscheiden hierbei sehr frühzeitig, ob eine Pflanze

rein männlich oder rein weiblich wird. Bei genotypischer Getrenntgeschlechtlichkeit wird dagegen die Entscheidung bei der Reduktionsteilung getroffen. Wir wissen, daß bei *Ulva* und *Enteromorpha* die Reduktionsteilung bei der Zoosporenbildung abläuft. Es ist daher zu erwarten, daß sich von den Zoosporen eines einzigen Zoosporangiums genau die Hälfte zu weiblichen Gametophyten, die Hälfte zu männlichen Gametophyten entwickeln muß. Wir würden für ein Sporangium eine 1:1-Aufspaltung in beide Geschlechter erhalten. Nun werden aber immer Hunderte und Tausende von Zoosporangien gleichzeitig entleert. Es ist daher unmöglich, die Gametophyten aller Zoosporen zu prüfen. Man muß sich auf eine kleinere Zahl beschränken. Dabei wird man feststellen, daß ungefähr die Hälfte weiblich, die Hälfte männlich ist. Wir könnten die 1:1-Aufspaltung durch Berechnung der Spaltzahlen k_1 und k_2 und durch den mittleren Fehler $\pm \sqrt{\frac{k_1 \cdot k_2}{n}}$ sichern. Aber auch bei phänotypischer Getrenntgeschlechtlichkeit können wir genau zu dem gleichen Ergebnis kommen. Sind nämlich die äußeren und inneren Entwicklungsbedingungen derart gestaltet, daß die Entwicklungsmöglichkeit zum männlichen und weiblichen Geschlecht (zufällig) gleich häufig ist, dann würden wir bei *Ulva* und *Enteromorpha* aus der Aufzucht von Zoosporen auch gleich viel männliche und weibliche Gametophyten erhalten. Wir bekämen auch eine 1:1-Aufspaltung, die aber phänotypisch bedingt ist. Wir sehen also, daß durch die Feststellung einer 1:1-Aufspaltung nach dieser Methode nicht entschieden werden kann, ob die Geschlechtsbestimmung phänotypisch oder genotypisch bedingt ist. Es gibt nur 2 Möglichkeiten, eine sichere Entscheidung zu treffen: die Tetradenanalyse und die Parthenogametenaufzucht. Aus männlichen Gameten müßten sich bei genotypischer Geschlechtsbestimmung nur männliche Gametophyten entwickeln, aus weiblichen Gameten würden nur wieder weibliche Gametophyten hervorgehen. Bei phänotypischer Getrenntgeschlechtlichkeit dagegen würden aus weiblichen Gameten weibliche und männliche Gametophyten entstehen, aus männlichen Gameten müßten sich männliche und weibliche Gametophyten entwickeln. Die Parthenogametenaufzuchten liefern also einen zuverlässigen Beweis, ob genotypische oder phänotypische Geschlechtsbestimmung vorliegt. Nun gibt es aber Rassen, deren Gameten nicht befähigt sind, sich parthenogenetisch zu entwickeln. Außerdem kommen Rassen vor, deren Parthenogametenaufzuchten keine Gameten mehr ausbilden. In beiden Fällen führen dann Parthenogametenaufzuchten nicht zum Ziel. Hier müssen die

etwas umständlicheren Tetradenanalysen vorgenommen werden. Über Tetradenanalysen bei Ulvaceen ist bisher nichts bekannt. Wenn auch stets eine große Zahl von Zoosporangien entleert wird, ist es doch möglich, einzelne Zoosporangien, d. h. Tetraden zu analysieren. Bei den Ulvaceen gehen häufig nur die Spitzen der Thalli ganz in Zoosporenbildung auf. Es bleiben dabei oft einzelne Zellen zurück, die sich erst nach der Entleerung der anderen Zoosporangien zu solchen umbilden. Von den weiter unten im Thallus gelegenen Zellen entwickeln sich in der Regel nur wenige zu Zoosporangien. Zerkleinert man einen in Zoosporenbildung befindlichen Thallus in ganz kleine Stückchen, so findet man in einigen Fällen solche dabei, die gerade ein Zoosporangium besitzen, das seine Zoosporen noch nicht entleert hat. Die Teilstückchen mit je einem Zoosporangium werden isoliert und kommen in Seewasser auf hohlgeschliffene Objektträger, die in feuchte Kammern gestellt werden. Manche dieser Teilstücke entleeren nun aus dem einzigen Zoosporangium die 4 oder 8 Zoosporen. Die Zoosporen setzen sich fest und beginnen alsbald auszukeimen. Die Objektträger mit den 4 oder 8 Keimlingen können dann in eine größere Kulturschale gestellt werden. In den allermeisten Fällen entwickeln sich alle gebildeten Zoosporen zu Gametophyten. Wenn von den 4 Gametophyten eines Zoosporangiums 2 weiblich und 2 männlich sind, dann können wir daraus schließen, daß genotypische Geschlechtsbestimmung vorliegt. Denn bei phänotypischer Geschlechtsbestimmung ist es wenig wahrscheinlich, daß gerade von 4 Zoosporen 2 zu männlichen, 2 zu weiblichen Gametophyten werden. Wenn z. B. aus 10 Tetraden immer je 2 weibliche und je 2 männliche Gametophyten entstehen, dann muß die Geschlechtsbestimmung genotypisch sein. Die Tetradenanalysen sind etwas umständlicher als die Prüfung von Parthenogametepflanzen; sie wurden daher nur dort vorgenommen, wo die Parthenogametengeneration ausfällt.

Bei einigen Versuchen kam es darauf an, festzustellen, ob eine Pflanze haploid oder diploid ist. Chromosomenzählungen waren wegen der Ungunst des Objekts unmöglich. Auch eine ausreichende Sicherung durch Messung der Kerne führte wegen der geringen Größen nicht zum Ziel. Es blieb daher nichts anderes übrig, als die Zellgrößen zu messen. Aus dem Entwicklungszyklus wissen wir, daß die Gametophyten haploid und die Sporophyten diploid sind. Erhielten wir statistisch gesicherte Unterschiede der Zellgrößen von haploidem und diploidem Gewebe, dann könnten wir bei einer Pflanze, von der wir nichts wissen, eine Entscheidung treffen, ob sie haploid

oder diploid ist. Notwendig ist die Sicherung, daß die Zellgröße nicht von äußeren Bedingungen stark beeinflußt wird. Man muß daher nur Pflanzen untersuchen, die unter gleichen Bedingungen aufgewachsen sind und gleiche Größe sowie gleiches Alter besitzen. Nur dann wäre ein Vergleich möglich. Auf diese Weise könnte man vielleicht auch von Zoosporen feststellen, ob sie haploid oder diploid sind.

III. *Monostroma*.

Die jungen Thalli von *Monostroma* sind sackartig. Später reißen sie auf und bilden unregelmäßige, einschichtige Lappen, die nur noch am Grunde miteinander verbunden sind. FrI. Dr. LERCHE (Berlin-Dahlem) übergab mir einige Pflanzen, die aus Neapel stammen. Die Bestimmung der Art führte an Hand mehrerer Bestimmungsbücher und Herbarpflanzen¹⁾ eindeutig zu *Monostroma Wittrockii* BORNET. Der dünne Thallus besteht aus unregelmäßigen Lappen von 3—8 cm Durchmesser. Die Zellen liegen in der Regel zu 2—4 einander genähert. Nach LAKOWITZ (1929) ist diese Art durch die geringe Ausdehnung des Thallus ausreichend gekennzeichnet.

Die kleinen, ungefähr 3 cm großen Pflanzen wurden in Erdschreiberlösung übertragen. 4 Tage danach entleerten 5 Pflanzen zweigeißelige Gameten. Die Gameten einer Pflanze kopulierten nicht untereinander. Die Kombination der 5 Gametensorten ergab, daß 3 Pflanzen (1, 4, 5) dem einen oder + -, 2 Pflanzen (2, 3) dem anderen oder -- Geschlecht angehörten (Tab. 1). *M. Wittrockii* ist demnach getrenntgeschlechtlich.

Tabelle 1.

	1	4	5	2	3
1	o	o	o	Z	Z
4	o	o	o	Z	Z
5	o	o	o	Z	Z
2	Z	Z	Z	o	o
3	Z	Z	Z	o	o

Tabelle 1. *Monostroma Wittrockii*. Kombination der Gameten von 5 Pflanzen Nr. 1—5. Die Gameten der Pflanzen 1, 4, 5 gehören dem einen, die der Pflanzen 2, 3 dem anderen Geschlecht an. o = keine Kopulationen, Z = Kopulationen und Zygottenbildung.

¹⁾ Herrn Dr. C. BLIDING (Baras) danke ich an dieser Stelle für die Überlassung eines von ihm untersuchten Exemplares bestens.

Die Gameten sind eiförmig und haben 2 körperlange Geißeln. Sie sind halb so breit wie lang, $5,8-8,2:2,8-4,2 \mu$. Der Chromatophor füllt ungefähr die hintere Zelhälfte aus. Im Chromatophoren liegt basal ein kugeliges Pyrenoid, etwas unterhalb der Zellmitte ein elliptischer Augenfleck (Abb. 1 a, b). Die miteinander kopu-

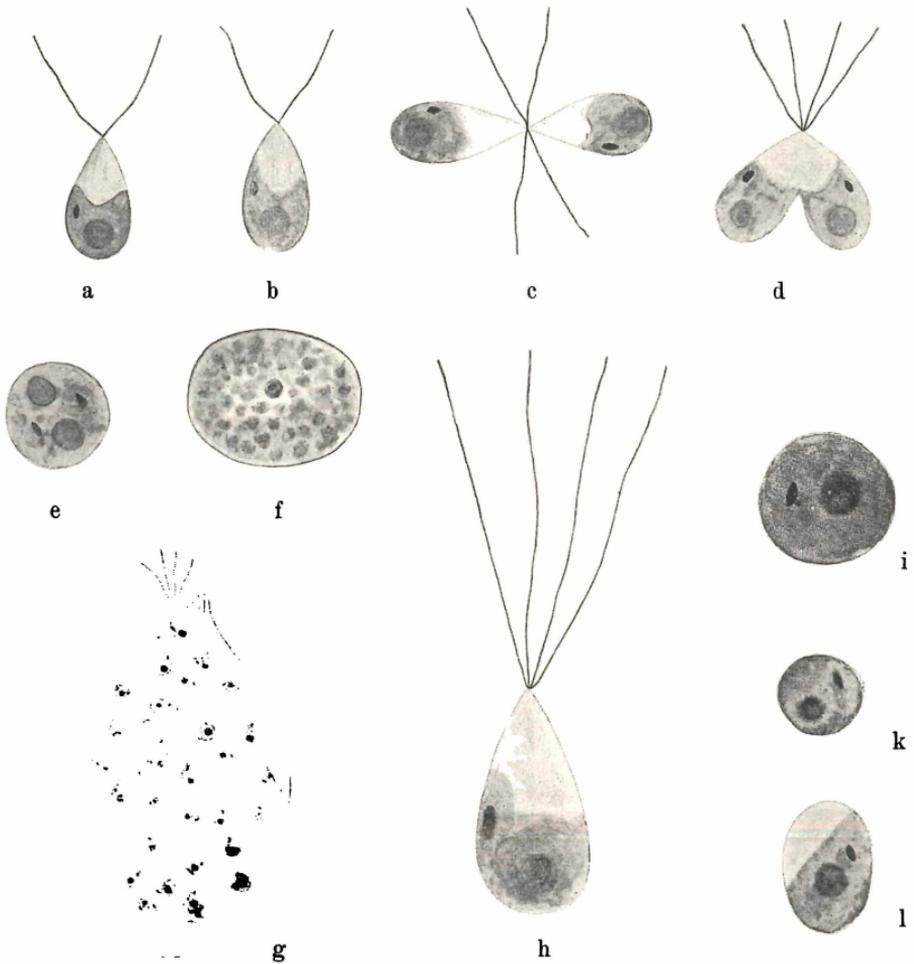


Abb. 1. *Monostroma Wittrockii*. a, b: Gameten, c, d: Kopulationspaare, e: Zygote, f: eine Woche alter Sporophyt, g: Zoosporenbildung im Sporophyten, h: Zoospore, i: unbeweglich gewordene, abgerundete Zoospore, k: zur Ruhe gekommener Parthenogamet, l: beginnende Keimung des Parthenogameten. Vergr. a—e, h—l 4000 \times f und g 2000 \times .

lierenden Gameten sind gleich oder fast gleich groß (Abb. 1 c, d). Irgendwelche Anzeichen einer Größendifferenz der geschlechtsverschiedenen Gameten waren bei allen Kombinationen nicht zu beobachten. Der Sicherheit halber wurden von den Pflanzen 1 und 2

je 200 Gameten gemessen. Es brauchte nur die Länge bestimmt zu werden, da die Breite genau die Hälfte der Länge ausmacht. Das Ergebnis der Messungen zeigt Abb. 2. Die Mittelwerte der beiden geschlechtsverschiedenen Gametensorten sind 7,013 und 7,020 μ . Der Sicherungsquotient ist 0,2. Die Gametengrößen unterscheiden sich also nicht. Die Kopulation von *M. Wittrockii* verläuft isogam.

Die Zygote, die an den beiden Pyrenoiden und Augenflecken kenntlich ist (Abb. 1 e), wächst in Erdschreiberlösung stark heran.

Die anfangs 5 μ große Zygote hat nach 1 Woche einen Durchmesser von etwa 30 μ . Dieses Gebilde hat einen Zellkern; er ist im lebenden Zustande deutlich in der Mitte zu erkennen (Abb. 1 f). Innerhalb von 14 Tagen hat es sich auf das 10—15fache vergrößert. Es ist immer noch einkernig. Nach 15—20 Tagen zerfällt der Inhalt in 32 Plasmaportionen, die zu-

nächst kugelig sind. Diese strecken sich und nehmen eine eiförmige Gestalt an. Schließlich erhalten sie 4 Geißeln, die $1\frac{1}{2}$ mal körperlang sind (Abb. 1 g). Die Membran reißt auf und die Zellen werden frei. Es handelt sich um Zoosporen. Die Zellen sind 8—14 μ lang und 4—7 μ breit. Sie besitzen einen

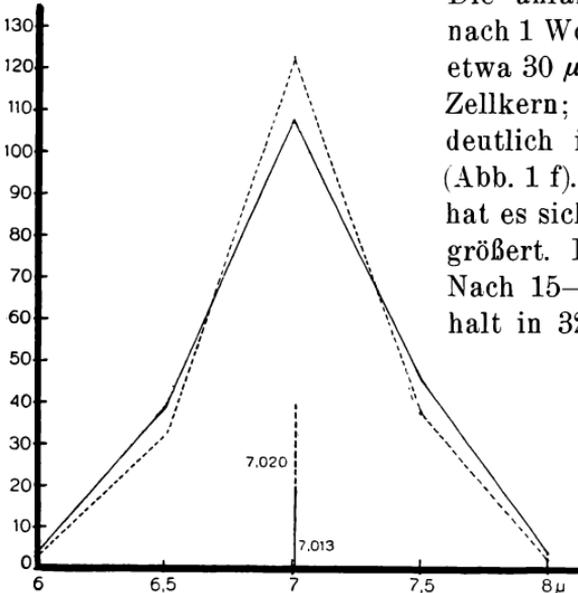


Abb. 2. *Monostroma Wittrockii*. Messung von je 200 geschlechtsverschiedenen Gameten der Pflanze 1 (—) und der Pflanze 2 (-----). $M_1 = 7,013 \pm 0,027 \mu$ ($\sigma = \pm 0,376 \mu$), $M_2 = 7,020 \pm 0,025 \mu$ ($\sigma = \pm 0,349 \mu$).

elliptischen Augenfleck und ein kugeliges Pyrenoid (Abb. 1 h). Die Zoosporen kommen nach einiger Zeit zur Ruhe und runden sich ab (Abb. 1 i). Sie beginnen alsbald auszukeimen. Aus ihnen entwickelt sich ein bläschenförmiger *Monostroma*-Thallus. Nach 3 Wochen sind die Pflanzen ungefähr $1\frac{1}{2}$ cm lang und haben die schwärmfähige Größe erreicht. Sie entleeren nur zweigeißelige Gameten. Damit ist der Entwicklungszyklus geschlossen: die *Monostroma*-Pflanzen stellen die Gametophyten dar; sie entleeren zweigeißelige Gameten; durch Kopulation verschiedengeschlechtlicher Gameten entsteht die diploide Zygote; aus ihr entwickelt sich der einzellige und einkernige,

mikroskopisch kleine, diploide Sporophyt, der schließlich 32 Zoosporen bildet; aus den Zoosporen gehen wieder normale *Monostroma*-Pflanzen (Gametophyten) hervor. Es ist noch unentschieden, wann die Reduktionsteilung erfolgt. Sie könnte bei der Zoosporen- oder bei der Gametenbildung vor sich gehen. Cytologische Untersuchungen konnten nicht vorgenommen werden. Durch Zoosporenaufzuchten läßt sich die Frage aber entscheiden.

Die Aufzucht der Zoosporen eines Sporophyten gelingt verhältnismäßig leicht. Man isoliert die Sporophyten (Zoosporangien), wenn in ihnen die 32 Zoosporen schon beweglich sind. In jeder Kulturschale müßten sich günstigstenfalls später 32 Keimpflanzen finden. Das Ergebnis der Aufzuchten zeigt Tab. 2. Von den Sporo-

Tabelle 2.

Nummer des Sporophyten	Zahl der Gametophyten	+ geschlechtlich	— geschlechtlich
1	27	13	14
2	32	16	16
3	31	15	16
4	32	16	16
5	29	14	15
6	32	16	16
7	32	16	16
8	32	16	16
9	30	16	14
10	32	16	16
Gesamtzahl	309	154	155

Tabelle 2. *M. Wittrockii*. Prüfung der Gametophyten aus 10 Sporophyten (Zoosporangien). Von den Sporophyten Nr. 2, 4, 6, 7, 8, 10 haben sich aus den 32 Zoosporen alle 32 Gametophyten entwickelt.

phyten 2, 4, 6, 7, 8 und 10 haben sich alle 32 Zoosporen zu neuen Pflanzen entwickelt. Sämtliche Pflanzen entleerten Gameten; es handelt sich also um Gametophyten. Die Prüfung ergab, daß immer 16 Gametophyten dem einen, 16 Gametophyten dem anderen Geschlecht angehörten. Wir haben eine 1:1-Aufspaltung in beide Geschlechter. Da hier alle 32 Abkömmlinge des diploiden Kernes erfaßt worden sind, handelt es sich um eine Tetradenanalyse. Nimmt man an, die Reduktionsteilung erfolge erst bei der Gametenbildung — die Gametophyten wären also diploid —, dann müßte jeder einzelne Gametophyt beide Geschlechter ausbilden. Das ist aber nicht der Fall. Da außerdem bei den Tetradenanalysen eine 1:1-Aufspaltung in beide Geschlechter festgestellt worden ist, folgt daraus, daß die Reduktionsteilung im Zoosporangium ablaufen muß. *M. Wittrockii*

hat genotypische Geschlechtsbestimmung. Sie hat einen antithetischen Generationswechsel zwischen den großen, haploiden Gametophyten und den mikroskopisch kleinen, diploiden Sporophyten.

Als die 5 Pflanzen Gameten bildeten, wurden von den beiden geschlechtsverschiedenen Pflanzen 1 + - und 2 — - Gameten mit sterilem Seewasser durch Phototaxis gereinigt und dann in Erdschreiberlösung gebracht. Die Gameten kamen zur Ruhe und rundeten sich ab (Abb. 1, k). Nach einigen Tagen begannen sie sich zu strecken (Abb. 1 l); bald wurde eine Querwand sichtbar. Aus den Parthenogameten entwickelten sich neue große *Monostroma*-Pflanzen. Um diese zur Schwärmerbildung zu bringen, wurden sie nach 4 Wochen in Erdschreiberlösung übertragen. Alle Pflanzen entleerten Gameten. Die Parthenogametenpflanzen, die sich aus den 1 + - Gameten entwickelt hatten, bildeten nur + - Gameten. Es wurden 15 Parthenogametenpflanzen geprüft. Die Pflanzen, die aus den 2 — - Gameten entstanden waren, entleerten nur — - Gameten. Die Prüfung wurde an 14 Parthenogametenpflanzen vorgenommen. Das Geschlecht der Gameten ist also erblich festgelegt. Die Gameten beiderlei Geschlechts vermögen sich parthenogenetisch zu entwickeln.

Zusammenfassung der Ergebnisse: *M. Wittrockii* hat einen antithetischen Generationswechsel zwischen großen, haploiden Gametophyten (den *Monostroma*-Pflanzen) und mikroskopisch kleinen, einzelligen und einkernigen, diploiden Sporophyten. Bei der Zoosporenbildung findet die Reduktionsbildung statt. Die haploiden Zoosporen entwickeln sich zu neuen Gametophyten. *M. Wittrockii* ist getrenntgeschlechtlich und hat genotypische Geschlechtsbestimmung. Die Kopulation verläuft isogam. Die Gameten liefern parthenogenetisch neue Gametophyten gleichen Geschlechts.

Besprechung der Literatur: Wie schon KNIEP (1928) betont hat, läßt sich aus den älteren Angaben über die Entwicklungsgeschichte der *Monostroma*-Arten kein übersichtliches Bild gewinnen. Die vollständigste Untersuchung stammt von KUNIEDA (1934). Er beobachtete, daß die Pflanzen einer nicht näher angegebenen *Monostroma*-Art immer nur Gameten entleerten. Kopulationen erfolgten nur, wenn Gameten verschiedener Pflanzen zusammengebracht wurden. Die Art ist also getrenntgeschlechtlich. Die Zygoten wuchsen von $6\ \mu$ auf $33\text{--}64\ \mu$ heran. Darauf teilten sie sich in 32 Zoosporen mit 4 Geißeln auf. Aus diesen Zoosporen entstanden mehrzellige Keimlinge. Ihre Weiterentwicklung wurde nicht verfolgt. KUNIEDA vermutet, daß die stark heranwachsende Zygote den Sporophyten darstellt, während die *Monostroma*-Pflanzen die Gametophyten sind. MIYAKE

und KUNIEDA (1930/32) fanden an einer nicht näher bestimmten japanischen *Monostroma*-Art, daß die Gameten verschiedenen Geschlechts gleich groß sind. Zahlreiche Kombinationsversuche lehrten, daß die Art getrenntgeschlechtlich ist. Sie stellten bereits eine Größenzunahme der Zygoten fest. CARTER (1926) hat *M. latissimum* (KÜTZ.) WITTR. und *M. Grevillei* (THUR.) WITTR. var. *VahlII* (J. AG.) ROSENVINGE untersucht. Beide Arten sind getrenntgeschlechtlich. Die Gameten verschiedenen Geschlechts sollen sich in ihrer Größe unterscheiden. Die größten männlichen Gameten sind größer als die kleinsten weiblichen Gameten. Es fehlen jedoch genauere Angaben. Solange wir nicht die Variationskurven und ihre statistische Sicherung kennen, kann daraus nicht mit Bestimmtheit auf Anisogamie geschlossen werden. Die Zygoten runden sich ab und wachsen auf das 100fache ihres Anfangsvolumens heran (Durchmesser 50μ). Ihre Weiterentwicklung wurde nicht verfolgt. Ebenso sollen sich auch die Parthenogameten verhalten. Entweder handelt es sich bei der Parthenogametenentwicklung um eine Fehlbeobachtung, oder aber die Parthenogameten werden bei der ersten Kernteilung diploid, und es entsteht ein der Zygote gleichendes diploides Gebilde. Zoosporen beobachtete CARTER nicht. YAMADA (1930/32), der *M. angicava* KJELLMAN untersuchte, fand bei dieser Art 2 Sorten von Pflanzen, die einen entleerten kleinere Gameten ($5-6:2-3 \mu$), die anderen größere Gameten ($6-7:4-5,5 \mu$). Kopulationen fanden nur statt, wenn beide Gametensorten zusammengebracht wurden. *M. angicava* ist also getrenntgeschlechtlich und höchstwahrscheinlich auch anisogam, YAMADA prüfte über 100 Pflanzen; er beobachtete nur Gametenbildung; Zoosporen sah er niemals. Die Entwicklung der Zygote wurde nicht untersucht. W. und G. S. WEST (1903) beschrieben *M. membranacea* als neue Art. Aus den Thalluszellen gingen je 8 zweigeißelige, isogame Gameten hervor. Die Kopulation verlief sehr langsam; die Planozygoten schwammen einige Zeit umher. Die ruhende Zygote umgab sich mit einer dicken Membran. Nach mehreren Wochen wurde beobachtet, daß sich die Zygoten in 4 Zellen aufteilten. Über die Weiterentwicklung wird nichts angegeben. Man könnte daran denken, daß die 4 Zellen Zoosporen darstellen. *M. bullosum* THURET ist von REINKE (1878) und CHODAT (1894) untersucht worden. REINKE sah nur Pflanzen, die zweigeißelige, untereinander kopulierende Gameten bildeten. Die Zygoten teilten sich nach 7—8 Wochen in 8 Zellen auf (Zoosporen?). Auch CHODAT beobachtete die Entleerung von zweigeißeligen Gameten. Seinen Ausführungen ist jedoch nicht mit Sicherheit zu entnehmen, ob er

die Entwicklung von Zygoten oder Parthenogameten verfolgt hat. Abgebildet ist nur die Parthenogametenentwicklung. Es entstehen dabei mehrzellige Keimlinge, die entweder in eine *Schizochlamys*-Form übergehen (ob wirklich Reinkultur?) oder Dauerzellen abgliedern, die heranwachsen und wieder zweigeißlige Gameten entleeren. Eine Neuuntersuchung von *M. bullosum* ist notwendig. BLIDING (1935) hat auch *M. Wittrockii* untersucht. Die Pflanzen entleerten nur Gameten. Kopulationen konnte er nicht beobachten. Die Gameten vermochten sich parthenogenetisch zu entwickeln. Alle diese Angaben ließen sich bestätigen und zu einem vollständigen Bild des Entwicklungszyklus abrunden.

IV. *Ulva*.

Die vollständige Untersuchung von *Ulva lactuca* verdanken wir FÖYN (1929, 1934 II). Durch ausgedehnte Kulturversuche ist für diese Art antithetischer Generationswechsel nachgewiesen worden. Haploide Gametophyten und diploide Sporophyten wechseln regelmäßig ab. Beide stehen auf gleicher Entwicklungshöhe und sind makroskopisch nicht zu unterscheiden. Der Gametophyt hat $n=13$, der Sporophyt $2n=26$ Chromosomen. FÖYN konnte cytologisch zeigen, daß bei der Zoosporenbildung die Reduktionsteilung abläuft. *Ulva lactuca* ist getrenntgeschlechtlich und hat genotypische Geschlechtsbestimmung, wie Zoosporen- und Parthenogamenaufzuchten ergaben. FÖYN fand außerdem, daß in den meisten durch Parthenogenese entstandenen Pflanzen beim Altern in einzelnen Zellen eine Aufregulierung der Chromosomenzahl stattfindet. Solche Pflanzen bestehen daher aus haploiden und diploiden Zellen. Das ist bereits an den Zellgrößen zu erkennen. Die haploiden Zellen haben eine Größe von $7-14:5-11 \mu$, die diploiden Zellen sind $12-24:8-18 \mu$ groß. Diese Pflanzen entleeren 1. Gameten aus den haploiden Zellen und 2. haploide Zoosporen aus den diploiden Zellen, in denen bei der Zoosporenbildung die Reduktionsteilung vor sich geht. Die Zoosporen entwickeln sich zu normalen Gametophyten.

FÖYN (1934 II) stellte eine große Variationsbreite der Gameten fest; sie ist jedoch für beide Geschlechter gleich. Es liegt demnach Isogamie vor, wenn auch keine Messungen angegeben werden. MIYAKE und KUNIEDA (1930/32) fanden eine *Ulva*-Art, bei denen die Gameten des einen Geschlechts immer größer waren als die des anderen Geschlechts. Eine zweite *Ulva*-Art hatte dagegen gleich große Gameten. SCHILLER (1907) unterscheidet bei *Ulva lactuca* 3 Gametengrößen: 1. Makrogameten, die nicht kopulieren und sich

parthenogenetisch nicht zu entwickeln vermögen, 2. mittelgroße Gameten, die nicht kopulieren, sich aber parthenogenetisch entwickeln können, 3. Mikrogameten, die untereinander kopulieren und Zygoten bilden. Föyn konnte jedoch diese Angaben nicht bestätigen. Es schien mir lohnend, statistisch gesicherte Messungen an Gameten vorzunehmen.

Die untersuchten Pflanzen von *Ulva lactuca* stammen aus Neapel und Helgoland. Dazu kommen einige Pflanzen, die aus Föyns Material stammen. Alle 3 Formen wurden in Erdschreiberlösung kultiviert. Es handelte sich nur um Gametophyten. Die Beobachtung der Kopulationen bei den Helgoländer und den Föynschen Pflanzen zeigte, daß die Kopulationspaare aus gleich oder annähernd gleich großen Gameten bestanden. Demgegenüber waren die Kopulationspaare der Neapeler Pflanzen zum größten Teil aus verschiedenen großen Gameten zusammengesetzt. Je 2+ - und 2- - Gametophyten der Helgoländer und der Föynschen Pflanzen wurden herausgegriffen und jeweils die Größe von 200 Gameten bestimmt. Bei der Neapeler Form wurden von 4+ - und 4- - geschlechtlichen Pflanzen je 200 Gameten ausgemessen. Die Messungsergebnisse sind in Tab. 3 zusammengestellt. Die +- und - - Gameten der Helgoländer Pflanzen haben die gleiche Variationsbreite: 3,3—6,7 μ . Auch die Mittelwerte stimmen gut überein. Wir können die Gameten der 4 Pflanzen als morphologisch isogam bezeichnen und von allen den gemeinsamen Mittelwert bilden: 4,9 μ . Die +- und - - Gameten der Föynschen Pflanzen haben eine gemeinsame Variationsbreite von 2,8—6,2 μ . Beide Gametensorten haben gleiche Mittelwerte. Die beiden extremen Werte von 2+ und 4- - haben einen Sicherungsquotienten von 1,1. Sie stimmen also gut überein. Wir haben Isogamie; der gemeinsame Mittelwert ist 4,65 μ . Die Gameten der Helgoländer und der Föynschen Pflanzen unterscheiden sich aber in ihrer Variationsbreite, 3,3—6,7 μ und 2,8—6,2 μ , und in ihren Mittelwerten um 0,25 μ (4,9 und 4,65 μ). Um zu entscheiden, ob diese Unterschiede statistisch gesichert sind, muß man den Sicherungsquotienten berechnen. Er ist 10,2 — also bedeutend größer als 3. Würden wir jedoch +- Gameten der Helgoländer Pflanzen mit - - Gameten der Föynschen Pflanzen zusammengeben, so würden wir an den Kopulationspaaren kaum eine morphologisch ausgeprägte Anisogamie bemerken. Dazu sind die Unterschiede zu gering. Das geht deutlich beim Vergleich der beiden Kurven in Abb. 3 hervor. Bei den Helgoländer Pflanzen liegen fast 74 Proz. aller Gameten zwischen 4,3—5,2 μ , bei den Föynschen Pflanzen sind es 78 Proz. aller Gameten. Der Unterschied ist kaum

faßbar und kommt für genetische Untersuchungen nicht in Frage. Die Differenz von $0,25 \mu$ der beiden Mittelwerte könnte ja bereits durch den Beobachtungsfehler bedingt sein.

Tabelle 3.

		μ							M	m	σ		
		3	3,5	4	4,5	5	5,5	6				6,5	7
1. Helgoland	1+		1	19	54	86	26	12	2		4,9025	0,0374	0,528
	2+		3	14	39	115	21	7	1		4,9050	0,0313	0,443
	3—		2	10	51	102	27	8			4,9150	0,0318	0,450
	4—		1	20	55	88	20	13	3		4,8925	0,0382	0,541
	1—4		7	63	199	391	94	40	6		4,9038	0,0176	0,497
2. FÖYN	1+	1	4	17	109	54	14	1			4,6425	0,0301	0,425
	2+	2	6	14	95	61	19	3			4,6900	0,0346	0,489
	3—	1	8	12	109	49	17	4			4,6600	0,0341	0,482
	4—	3	7	18	104	45	21	2			4,6300	0,0359	0,508
	1—4	7	24	61	417	209	71	10			4,6556	0,0169	0,477
3. Neapel	1+			2	7	16	103	50	18	4	5,6550	0,0354	0,501
	2+			1	10	19	89	56	22	3	5,6675	0,0324	0,458
	3+			3	8	14	98	48	24	5	5,6800	0,0384	0,543
	4+			1	5	21	89	53	29	2	5,7075	0,0356	0,503
	1—4			7	30	70	379	207	93	14	5,6775	0,0183	0,518
4.	5—	3	10	59	90	28	9	1			4,4025	0,0342	0,483
	6—	2	14	48	106	21	7	2			4,3975	0,0336	0,475
	7—	7	17	51	83	34	6	2			4,3650	0,0391	0,553
	8—	2	19	46	97	27	8	1			4,3900	0,0352	0,498
	5—8	14	60	204	376	110	30	6			4,3888	0,0179	0,506
5.	a+			1	8	13	102	50	24	2	5,6800		
	b+			2	10	18	87	58	21	4	5,6700		
	c—	3	12	54	96	24	10	1			4,4000		
	d—	5	15	49	92	30	7	2			4,3900		

Tabelle 3. *Uva lactuca*. Messung von je 200 Gameten: 1. von 2+- und 2--Pflanzen des Helgoländer Materials, 1—4 sind die Gesamtzahlen. 2. von 2+- und 2--Pflanzen des Föynschen Materials, 1—4 sind die Gesamtzahlen, 3. von 4+-Pflanzen des Neapeler Materials, 1—4 sind die Gesamtzahlen, 4. von 4--Neapeler Pflanzen, 5—8 sind die Gesamtzahlen, 5. von 2+- und 2--Gametophyten einer Tetrade der Kombination $1+ \times 5-$ der Neapeler Pflanzen. Außerdem ist der Mittelwert M, der mittlere Fehler des Mittelwertes m und die Streuung σ angegeben.

Anders ist es bei den Neapeler Pflanzen. Die +-Gameten haben eine Variationsbreite von $3,8-7,2 \mu$, bei den --Gameten ist sie aber $2,8-6,2 \mu$ (Tab. 3). Der Mittelwert für die +-Gameten beträgt $5,67 \mu$, für die --Gameten $4,39 \mu$. Beide Größen unterscheiden sich um $1,29 \mu$. Der Sicherungsquotient beider Mittelwerte ist $51,5$, also ganz erheblich größer als 3. In den beiden Kurven in Abb. 3 kommt die Verschiedenheit deutlich zum Ausdruck. 72 Proz. aller +-Gameten liegen zwischen $5,3-6,2 \mu$, bei den --Gameten sind

71 Proz. 3,8—4,7 μ groß. Falls die Unterschiede erblich bedingt wären, könnten wir von schwach ausgeprägter Anisogamie sprechen. Während der 4 nächsten Gametenentleerungen der gleichen Pflanzen blieb die Größe der Gameten und ihre Variationsbreite gleich. Das gilt auch für die Pflanzen der beiden anderen Herkünfte. Von den Neapler Pflanzen wurden aus der Kombination 1+ \times 5— Zygoten-

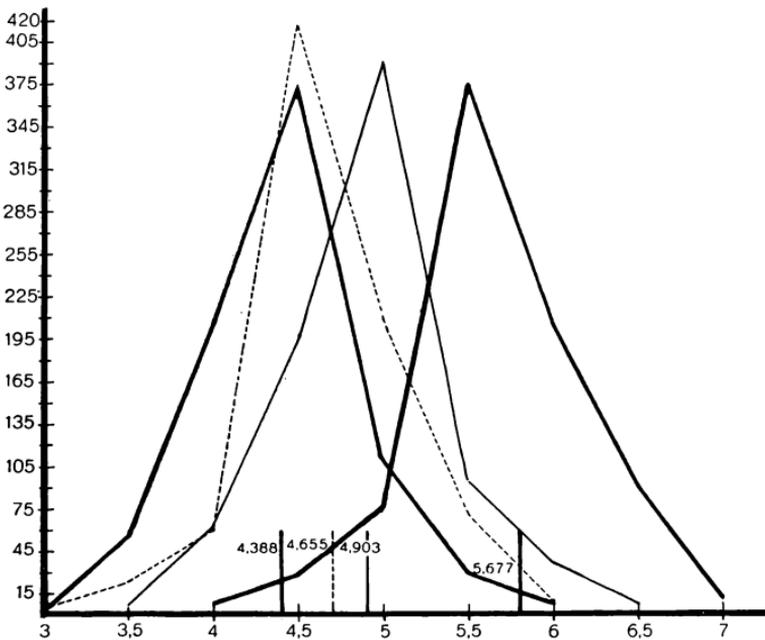


Abb. 3. *Ulva lactuca*. Gesamtergebnisse der Gametenmessungen von Tab. 3. 1. Die Helgoländer Pflanzen (—), $M = 4,903 \pm 0,018 \mu$ ($\sigma = 0,497 \mu$). 2. Die FÖYN-schen Pflanzen (- - - - -) $M = 4,66 \pm 0,017 \mu$ ($\sigma = \pm 0,477 \mu$). 3. Die +-Neapeler Pflanzen (—), $M = 5,68 \pm 0,018 \mu$ ($\sigma = \pm 0,518 \mu$). 4. Die --Neapeler Pflanzen (—), $M = 4,39 \pm 0,018 \mu$ ($\sigma = \pm 0,506 \mu$).

aufzuchten angelegt. Als die Sporophyten groß genug waren, wurden sie zur Zoosporenbildung in Erdschreiberlösung übertragen. Das Ziel war, die Erbllichkeit der Gametengrößen festzustellen. Dazu mußten Tetradenanalysen vorgenommen werden. Es gelang, von 3 Sporangien die je 4 Zoosporen zur Entwicklung zu bringen. Die 12 daraus entstandenen Gametophyten entleerten am gleichen Tage ihre zweigeißeligen Gameten. Gleichzeitig schwärmten auch +- und --Pflanzen des Stammaterials. Dadurch war es möglich, das Geschlecht der 12 Gametophyten eindeutig festzulegen. In Tab. 3 sind die Ergebnisse einer Tetrade zusammengestellt. Von allen 4 Gametophyten jeder Tetrade waren 2+- und 2-- geschlechtlich. Wir haben

also genotypische Geschlechtsbestimmung. Die + - Gametophyten haben wieder die größeren Gameten, die — - Gametophyten die kleineren Gameten. Die Gameten der + - Gametophyten haben folgende Mittelwerte: 5,68—5,67 μ (Tetrade Nr. 1, Tab. 3), 5,71 bis 5,65 μ (Tetrade Nr. 2), 5,67—5,70 μ (Tetrade Nr. 3). Die Gameten der — - Gametophyten haben die Mittelwerte: 4,40—4,39 μ (Tetrade Nr. 1, Tab. 3), 4,35—4,38 μ (Tetrade Nr. 2), 4,36—4,37 μ (Tetrade Nr. 3). Mit dem Geschlecht wird also auch die Gametengröße vererbt. Wenn auch nur 3 Tétradenanalysen vorliegen, kann daraus geschlossen werden, daß die Gametengröße erblich ist, und daß sie mit allergrößter Wahrscheinlichkeit mit dem Geschlecht gekoppelt ist.

Ulva lactuca hat also rein isogame Rassen und Rassen mit schwach ausgeprägter Anisogamie. Auf diese Weise erhellt auch, warum in der Literatur sich anscheinend widersprechende Angaben über Isogamie und Anisogamie finden. Gesicherte Aussagen über Größenverschiedenheiten können nur gemacht werden, wenn ausreichende Messungen vorliegen.

V. *Enteromorpha*.

Die Entwicklungsgeschichte der *Enteromorpha*-Arten hat durch die Untersuchungen von BLIDING (1933) eine weitgehende Klärung erfahren. Aus seinen Angaben geht hervor, daß fast alle von ihm geprüften Arten anisogam sind. Die Messungen sind jedoch nicht ausreichend. Es fehlt die notwendige statistische Sicherung, da sich die Größen zum Teil überdecken. Da nur die absolute Variationsbreite und die ungefähre mittlere Größe angeführt ist, läßt sich nachträglich keine Berechnung vornehmen. Ebenso ist das, was über die Geschlechtsbestimmung ausgesagt ist, nicht immer ausreichend. Dagegen ist von KYLIN (1930) für *Enteromorpha intestinalis* deutliche Anisogamie nachgewiesen worden. Ich habe *E. Linza*, *E. lingulata*, 4 Rassen von *E. compressa* und 3 Rassen von *E. intestinalis* untersucht. Die Bestimmung der *Enteromorpha*-Arten bereitet große Schwierigkeiten. Es ist daher möglich, daß manche der hier untersuchten Formen anderen Arten zugeordnet werden müssen.

1. *Enteromorpha intestinalis*.

E. intestinalis ist eine morphologisch gut gekennzeichnete Art. Die Oberfläche des röhren- oder schlauchförmigen Thallus ist blasigkraus. Das Material stammt von 3 Fundorten: A. aus dem Helgoländer Plankton¹⁾, B. zwischen Insel und Westmauer auf Helgoland,

¹⁾ Herrn SAHLING (Helgoland) danke ich hiermit für die Überlassung der Pflanze.

C. aus Herdla (Norwegen)¹⁾. Wuchsform und Zellenbau der Pflanzen der 3 Fundorte stimmt gut überein. Bei der Untersuchung stellte es sich heraus, daß das Material zwar der gleichen Art angehört, daß jedoch 3 verschiedene Rassen vorliegen: Rasse A, B, C.

a) Rasse A.

Die eine im Plankton von Helgoland gefundene Pflanze bildete nach der Übertragung in Erdschreiberlösung am 10. Juni 1935 Zoosporen. Die viergeißeligen Schwärmer waren 8—11 μ lang. Aus diesen entstanden in der gleichen Lösung neue Pflanzen, die im August 1935 Gameten entleerten. Es wurden 35 Pflanzen getrennt zur Gametenbildung in Erdschreiberlösung angesetzt. Davon schwärmten 23 Pflanzen. Die Kombination der 23 Gametensorten ergab, daß 10 Pflanzen dem einen, 13 Pflanzen dem anderen Geschlecht angehörten (Tab. 4). Die Rasse A ist also getrennt-

Tabelle 4.

	1	2	3	6	7	14	15	19	21	23	4	5	8	9	10	11	12	13	16	17	18	20	22	
1																								
2	o																							
3	o	o																						
6	o	o	o																					
7	o	o	o	o																				
14	o	o	o	o	o	o																		
15	o	o	o	o	o	o	o																	
19	o	o	o	o	o	o	o	o																
21	o	o	o	o	o	o	o	o	o															
23	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o														
4	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z														
5	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	o													
8	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	o	o												
9	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	o	o	o											
10	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	o	o	o	o										
11	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	o	o	o	o	o									
12	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	o	o	o	o	o	o								
13	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	o	o	o	o	o	o	o							
16	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	o	o	o	o	o	o	o	o						
17	Z			Z		Z			Z	Z			o			o				o				
18	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	o	o	o	o	o	o	o	o	o					
20	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o
22	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o		o	o	

Tabelle 4. *Enteromorpha intestinalis* Rasse A. Kombination der Gameten von 23 Pflanzen, die aus Zoosporen eines Sporophyten hervorgegangen sind. Pflanze 17 hat nur wenig Gameten entleert, so daß mit diesen nur 9 statt 22 Kombinationen ausgeführt werden konnten.

¹⁾ Herrn Dr. B. FÖYN (Bergen) danke ich an dieser Stelle für die freundschaftliche Zusendung des Materials herzlich.

geschlechtlich. Bereits bei den Kombinationen wurde festgestellt, daß die Gameten der Kopulationspaare fast immer verschieden groß waren. Die einzelnen Gametensorten wurden daraufhin bei 300facher Vergrößerung geprüft. Es wurde beobachtet, daß die Gameten von einzelnen Pflanzen größer schienen als die anderer Pflanzen. Danach würden die Gameten der Pflanzen 1—3, 6, 7, 14, 15, 19, 21, 23 der größeren Gametenklasse, die der Pflanzen 4, 5, 8—13, 16—18,

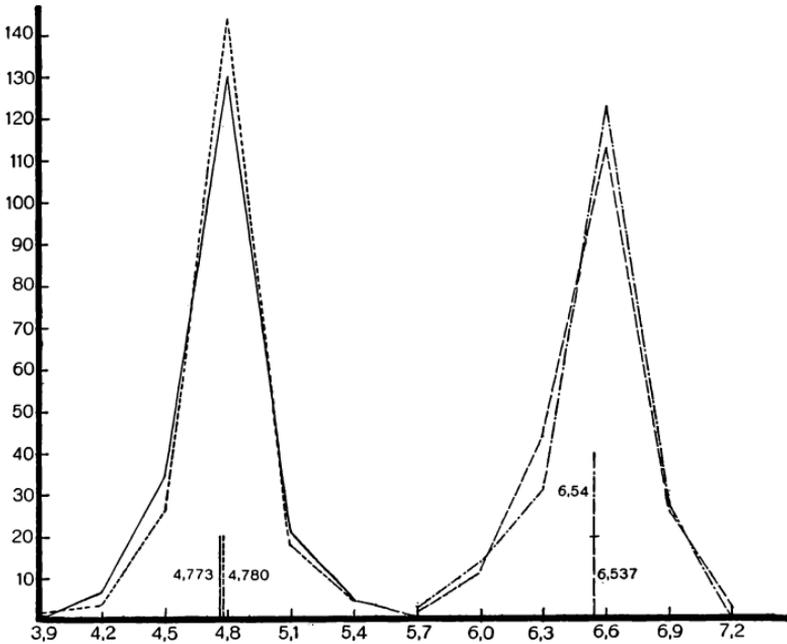


Abb. 4. *Enteromorpha intestinalis* Rasse A. Messung von je 200 Gameten der Pflanzen 4 und 16 (männlich), 1 und 7 (weiblich). 1: (---), $M_1 = 6,537 \pm 0,0177 \mu$ ($\sigma = \pm 0,251 \mu$), 7: (-·-·-), $M_7 = 6,540 \pm 0,0176 \mu$ ($\sigma = \pm 0,249 \mu$), 4: (—) $M_4 = 4,773 \pm 0,0165 \mu$ ($\sigma = \pm 0,233 \mu$), 16: (- - - - -), $M_{16} = 4,7805 \pm 0,0149 \mu$ ($\sigma = \pm 0,210 \mu$). Sicherungsquotienten: $M_1/M_7 = 0,12$, $M_4/M_{16} = 0,34$, $M_1/M_4 = 73,03$, $M_1/M_{16} = 76,01$, $M_7/M_4 = 73,29$, $M_7/M_{16} = 76,33$.

20, 22 der kleineren Gametenklasse zuzurechnen sein. Um diese Unterschiede sicherzustellen, wurden Gameten der Pflanzen 1, 7, 4 und 16 mit OsO_4 -Dämpfen fixiert und von jedem Individuum 200 Gameten bei 2160facher Vergrößerung gemessen. Es brauchte nur die Gametenlänge bestimmt zu werden, da die Breite die Hälfte der Länge ausmachte. Die Messungsergebnisse sind in Abb. 4 zusammengestellt. Die kleinen, männlichen Gameten haben eine Variationsbreite von 3,8—5,8 μ , die größeren, weiblichen Gameten eine solche von 5,6—7,3 μ . Die Mittelwerte der männlichen Gameten

sind 4,77 und 4,78 μ , die der weiblichen Gameten 6,537 und 6,54 μ . Die weiblichen Gameten sind also 1,8 μ größer als die männlichen. Wie aus den mittleren Fehlern, der Streuung und den Sicherheitsquotienten aus Abb. 4 zu entnehmen ist, sind die Unterschiede zwischen männlichen und weiblichen Gameten reell und statistisch gesichert. Die Rasse A ist demnach anisogam.

In Abb. 5a—d sind weibliche und männliche Gameten sowie Kopulationspaare abgebildet. Aus den Zygoten (Abb. 5e) der Kombination 1 weiblich \times 4 männlich wurden neue Pflanzen aufgezogen, die Ende September 1935 zur Schwärmerbildung übergingen. Von 20 Pflanzen bildeten 19 Zoosporen; eine Pflanze entleerte keine Schwärmer. Damit ist der Entwicklungszyklus geschlossen:

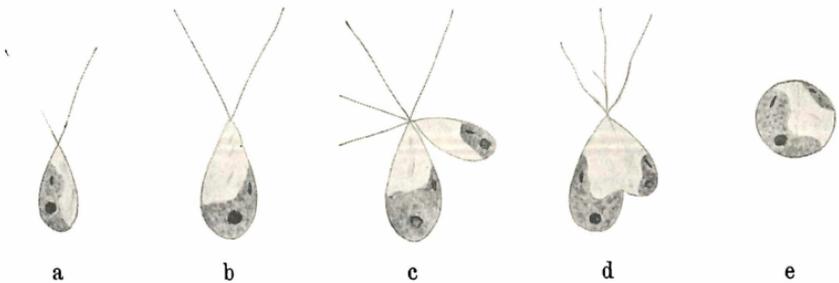


Abb. 5. *Enteromorpha intestinalis*. a: männlicher Gamet, b: weiblicher Gamet, c, d: Kopulationspaare, e: Zygote. Vergr. 4400 mal.

von einem Sporophyten über Zoosporen, Gametophyten, Gameten, Zygoten wieder zum Sporophyten. Die Rasse A ist anisogam, getrenntgeschlechtlich und hat antithetischen Generationswechsel.

Es bleibt noch zu untersuchen, ob genotypische oder phänotypische Geschlechtsbestimmung vorhanden ist. Die Zoosporenaufzuchten von einem Sporophyten genügten zur Entscheidung nicht, wie in der Methodik ausgeführt wurde. Da die Gameten parthenogenetisch nicht zur Entwicklung gebracht werden konnten (vgl. den nächsten Abschnitt), mußten Tetradenanalysen vorgenommen werden. Die Tetraden wurden nach dem in der Methodik angegebenen Verfahren isoliert. Jede liefert stets 4 Zoosporen, aus denen sich Gametophyten entwickeln. Im ganzen konnten 12 Tetraden analysiert werden. Von 9 Tetraden (Zoosporangien) hatten sich alle 4 Gametophyten entwickelt. Aus 3 Tetraden gingen nur 3 Gametophyten hervor. Die Ergebnisse sind in Tab. 5 zusammengestellt. Bei den 9 vollständigen Tetraden waren 2 Gametophyten weiblichen Geschlechts mit großen Gameten und 2 Gametophyten männlichen

Geschlechts mit kleinen Gameten entstanden. Die Rasse A hat also genotypische Geschlechtsbestimmung.

Tabelle 5.

Tetradennummer	Zahl der Gametophyten	weiblich mit großen Gameten	männlich mit kleinen Gameten
1	4	2	2
2	4	2	2
3	4	2	2
4	4	2	2
5	4	2	2
6	4	2	2
7	4	2	2
8	4	2	2
9	4	2	2
10	3	1	2
11	3	2	1
12	3	2	1

Tabelle 5. *E. intestinalis* Rasse A. Ergebnis von 12 Tetradenanalysen (vgl. Text).

Im August 1935 wurden Gameten aller 23 Pflanzen zur Parthenogenese in Erdschreiberlösung gebracht. Nach 3 Tagen waren die unbeweglich gewordenen Gameten durchweg abgestorben. Als Ende September die weiblichen Pflanzen 1 und 7, die männlichen Pflanzen 5, 10 und 17 noch einmal Gameten entleerten, wurden diese durch Phototaxis dreimal mit sterilem Seewasser gewaschen. Darauf wurden Gameten jeder Pflanze in folgende Lösungen gebracht: 1. steriles Seewasser, 2. auf die Hälfte mit destilliertem Wasser verdünntes Seewasser, 3. einfache Schreiberlösung ohne Erdabkochung, 4. Erdschreiberlösung, 5. auf $\frac{3}{4}$, 6. auf $\frac{1}{2}$, 7. auf $\frac{1}{4}$ verdünnte Erdschreiberlösung. Die Kulturen wurden an ein Nordfenster, an ein Südfenster oder bei ganz geringem Licht in ein Zimmer gestellt. In allen Lösungen degenerierten nach 3—4 Tagen die zur Ruhe gekommenen Gameten. Es wurde nicht eine einzige Parthenogametenpflanze erhalten. Die Gameten der Rasse A können sich also nicht parthenogenetisch entwickeln. Ob dieses Verhalten genetisch bedingt ist, läßt sich aus diesen Fehlschlägen noch nicht schließen.

b) Rasse B.

Die 12 im Juni 1935 in Helgoland gesammelten Pflanzen entleerten nach der Übertragung in Erdschreiberlösung Gameten. Die Gameten einer Pflanze kopulierten nicht untereinander. Gemischtgeschlechtlichkeit liegt also nicht vor. Bevor die Kombinationen ausgeführt wurden, ließen sich durch mikroskopische Beobachtung

der Gameten die 12 Pflanzen in zwei Gruppen einteilen: die Gameten der Pflanzen 1, 4, 5, 6, 9 erschienen größer als die Gameten der Pflanzen 2, 3, 7, 8, 10, 11, 12. Die Kombinationen ergaben dann (Tab. 6), daß die Pflanzen 1, 4, 5, 6, 9 dem weiblichen, die Pflanzen 2, 3, 7, 8, 10, 11, 12 dem männlichen Geschlecht angehörten.

Tabelle 6.

	1	4	5	6	9	2	3	7	8	10	11	12
1												
4	o											
5	o	o										
6	o	o	o									
9	o	o	o	o								
2	Z	Z	Z	Z	Z							
3	Z	Z	Z	Z	Z	o						
7	Z	Z	Z	Z	Z	o	o					
8	Z	Z	Z	Z	Z	o	o	o				
10	Z	Z	Z	Z	Z	o	o	o	o			
11	Z	Z	Z	Z	Z	o	o	o	o	o		
12	Z	Z	Z	Z	Z	o	o	o	o	o	o	

Tabelle 6. *E. intestinalis* Rasse B. Kombination der Gameten von 12 Pflanzen.

Es wurde die Länge von je 500 Gameten der weiblichen Pflanze 1 und der männlichen Pflanze 2 bestimmt. Die Ergebnisse zeigt Abb. 6. Die männlichen Gameten haben einen Mittelwert von $4,79 \mu$, die weiblichen $6,58 \mu$. Die Unterschiede sind statistisch gesichert. Die Rasse B ist also getrenntgeschlechtlich und anisogam.

Von allen 12 Pflanzen kamen Gameten, die nicht kopuliert hatten, in Erdschreiberlösung. Am 6. Tage begannen sich die Parthenogameten in die Länge zu strecken; die erste Querwand wurde bald darauf sichtbar. Sie entwickelten sich zu normalen Pflanzen, die im August 1935 Gameten entleerten. Die Parthenogametenpflanzen der Stammpflanzen 1, 4, 5, 6, 9 bildeten wieder nur große weibliche Gameten, die der Stammpflanzen 2, 3, 7, 8, 10, 11, 12 nur kleine männliche Gameten. Das Geschlecht und die Gametengröße bleibt also erhalten: die Rasse B hat genotypische Geschlechtsbestimmung. Bisher wurde immer nur von Parthenogenese gesprochen. Richtiger müßte die Entstehung von Pflanzen aus männlichen Gameten als Androgenese bezeichnet werden. Es ist ein wenig gebräuchliches Wort. Androgenese kommt nur selten im Organismenreich vor, z. B. bei einigen anisogamen *Chlamydomonas*-Arten wie *Chlamydomonas Braunii* und bei *Ectocarpus siliculosus*. Wenn hier und im folgenden von Parthenogenese gesprochen wird, so verstehe ich darunter die eigentliche Parthenogenese (die Ent-

wicklung weiblicher Geschlechtszellen ohne Befruchtung) und die Androgenese (Entwicklung männlicher Geschlechtszellen ohne Befruchtung).

c) Kreuzung Rasse A \times Rasse B.

Im August 1935 entleerten am gleichen Tage die 23 Pflanzen der Rasse A und die 12 Pflanzen der Rasse B Gameten. Es war deshalb möglich, zwischen beiden Rassen sämtliche Kombinationen vorzunehmen, wie es Tab. 7 zeigt. Nur die Zygoten der beiden Kombinationen A weiblich

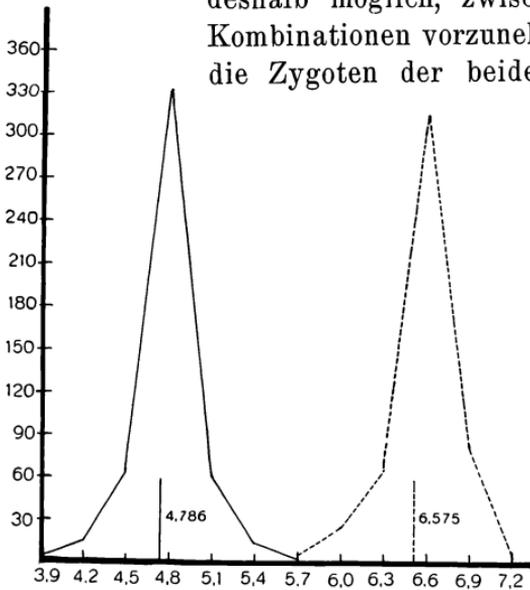


Abb. 6. *Enteromorpha intestinalis* Rasse B. Messung von je 500 Gameten der weiblichen Pflanze 1 und der männlichen Pflanze 2. 1: (---), $M_1 = 6,5754 \pm 0,0106 \mu$ ($\sigma = \pm 0,236 \mu$), 2: (—), $M_2 = 4,7868 \pm 0,0105 \mu$ ($\sigma = \pm 0,235 \mu$). Sicherungsquotient 120,04.

1 \times B männlich 2 und B weiblich 4 \times A männlich 5 wurden zur Aufzucht gebracht. Die erste Kreuzung soll durch A1 \times B2 abgekürzt werden, die zweite durch B4 \times A5. Ende September 1935 waren die Sporophyten der Kreuzungen so groß, daß sie nach der Übertragung Zoosporen entleerten. Von einem Sporophyten der Kreuzung A1 \times B2 kamen zahlreiche Zoosporen in Nährlösung. Ebenso wurden zahlreiche Zoosporen eines Sporophyten der Kreuzung B4 \times A5 in Erdschreiberlösung gebracht.

Anfang November 1935 hatten die Gametophyten die schwärmfähige Größe erreicht. Zuerst wurden die Gametophyten der Kreuzung A1 \times B2 geprüft. Es wurde zunächst festgestellt, welche Pflanzen weibliche und welche männliche Gameten gebildet hatten. Im ganzen konnten 100 Gametophyten analysiert werden. Dabei stellte sich heraus, daß 47 Pflanzen große weibliche Gameten, 53 Pflanzen kleine männliche Gameten entleert hatten. Darauf wurden von jeder Pflanze gereinigte Gameten zur Parthenogenese in Erdschreiberlösung gebracht. Nach 14 Tagen konnte festgestellt werden, daß die Parthenogameten von 49 Pflanzen abgestorben waren, während sich die Parthenogameten von 51 Pflanzen zu kleinen Keimpflänzchen entwickelt hatten. Die ersten 49 Pflanzen

Tabelle 7.

		B											
		1	4	5	6	9	2	3	7	8	10	11	12
A	1	o	o	o	o	o	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z
	2	o	o	o	o	o	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z
	3	o	o	o	o	o	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z
	6	o	o	o	o	o	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z
	7	o	o	o	o	o	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z
	14	o	o	o	o	o	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z
	15	o	o	o	o	o	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z
	19	o	o	o	o	o	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z
	21	o	o	o	o	o	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z
	23	o	o	o	o	o	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z
	4	Z	Z	Z	Z	Z	o	o	o	o	o	o	o
	5	Z	Z	Z	Z	Z	o	o	o	o	o	o	o
	8	Z	Z	Z	Z	Z	o	o	o	o	o	o	o
	9	Z	Z	Z	Z	Z	o	o	o	o	o	o	o
	10	Z	Z	Z	Z	Z	o	o	o	o	o	o	o
	11	Z	Z	Z	Z	Z	o	o	o	o	o	o	o
	12	Z	Z	Z	Z	Z	o	o	o	o	o	o	o
	13	Z	Z	Z	Z	Z	o	o	o	o	o	o	o
	16	Z	Z	Z	Z	Z	o	o	o	o	o	o	o
	17	Z	Z	Z	Z	Z	o	o	o	o	o	o	o
	18	Z	Z	Z	Z	Z	o	o	o	o	o	o	o
	20	Z	Z	Z	Z	Z	o	o	o	o	o	o	o
	22	Z	Z	Z	Z	Z	o	o	o	o	o	o	o

Tabelle 7. *E. intestinalis* Rasse A \times Rasse B. Kombination der Gameten von 23 Pflanzen der Rasse A (vgl. Tab. 4) mit den Gameten von 12 Pflanzen der Rasse B (vgl. Tab. 6).

verhielten sich wie Rasse A, die 51 Pflanzen wie Rasse B. Wie sieht nun das Ergebnis aus, wenn beide Eigenschaften, Geschlecht und Parthenogenesefähigkeit, zusammen betrachtet werden? Es waren entstanden (Tab. 8):

Tabelle 8.

	FP	MP	Fp	Mp
A1 \times B2	23	28	24	25
B4 \times A5	24	22	27	27
Summe	47	50	51	52
Spaltzahlen	0,94	1,00	1,02	1,04

Tabelle 8. *E. intestinalis* Rasse A \times Rasse B. Ergebnis der Kreuzungen A1 \times B2, oder Fp \times MP und B4 \times A5, oder FP \times Mp. F = weibliches, M = männliches Geschlecht, P = Fähigkeit zur Parthenogenese, p = Parthenogenese nicht möglich. Der mittlere Fehler der Spaltzahlen ist $m = \pm 0,12$.

1. 23 weibliche Pflanzen mit Fähigkeit zur Parthenogenese (FP),
2. 28 männliche " " " " (MP),
3. 24 weibliche " ohne " " " (Fp),
4. 25 männliche " " " " (Mp);

F bedeutet das weibliche, M das männliche Geschlecht, P Fähigkeit zur Parthenogenese, p ohne Parthenogenese. Wir haben eine ungefähre 1 : 1 : 1 : 1-Aufspaltung erhalten und könnten daraus schließen, daß die Realisatoren und die Gene für die Parthenogenesefähigkeit nicht gekoppelt sind. Es ist aber auch möglich, daß die Fähigkeit zur Parthenogenese phänotypisch bedingt ist. Darüber würde nur eine Tetradenanalyse Aufschluß geben. Aus der Kreuzung A1 × B2 konnten 5 Tetraden (Zoosporangien) vollständig analysiert werden. Die Ergebnisse sind in Tab. 9 zusammengestellt: 3 Tetraden haben 2 FP und 2 Mp-Gametophyten geliefert, aus 2 Tetraden sind 2 Fp und 2 MP Gametophyten entstanden. Daraus ergibt sich, daß die Parthenogenesefähigkeit erblich ist. Es sind die beiden Neukombinationen FP und Mp entstanden.

Tabelle 9.

Kreuzung	Tetradennummer	Gametophyten mit			
		FP	MP	Fp	Mp
Fp × MP	I	2	—	—	2
	II	2	—	—	2
	III	2	—	—	2
	IV	—	2	2	—
	V	—	2	2	—
FP × Mp	I	2	—	—	2
	II	2	—	—	2
	III	2	—	—	2
	IV	2	—	—	2
	V	—	2	2	—
	VI	—	2	2	—
	VII	—	2	2	—
	VIII	—	2	2	—
	IX	—	2	2	—

Tabelle 9. *E. intestinalis* Rasse A × Rasse B. Ergebnis von 5 Tetradenanalysen der Kreuzung A1 × B2 (Fp × MP) und von 9 Tetradenanalysen der Kreuzung B4 × A5 (FP × Mp).

Das gleiche wurde bei der reziproken Kreuzung B4 × A5 (FP × Mp) erhalten. Auch von dieser Kreuzung konnten 100 Gametophyten analysiert werden; außerdem gelang es, 9 Tetraden zu prüfen. Zuerst wurde das Geschlecht der 100 Gametophyten festgestellt: 51 Pflanzen waren weiblich, 49 männlich. Die Aufzucht der Parthenogameten aus den 100 Pflanzen ergab, daß von 46 Pflanzen nach 14 Tagen junge Parthenogametenpflanzen vorhanden waren, während die Parthenogameten von 54 Pflanzen sämtlich abgestorben waren. Im ganzen waren (Tab. 8): 24 Pflanzen FP, 22 MP, 27 Fp, 27 Mp. Aus 9 Tetraden hatten sich alle 4 Gametophyten entwickelt.

Als sie Gameten entleerten, wurde das Geschlecht festgestellt: immer waren 2 Gametophyten einer Tetrade weiblich, 2 männlich. Darauf kamen Gameten jedes Gametophyten in Erdschreiberlösung. Stets waren es 2 Gametophyten jeder Tetrade, deren Gameten sich parthenogenetisch nicht entwickelt hatten; die Gameten der zwei anderen Gametophyten lieferten junge Keimpflanzen. Wie Tab. 9 zeigt, hatten 4 Tetraden 2 FP und 2 Mp, 5 Tetraden 2 Fp und 2 MP.

Wir können nun die Ergebnisse beider Kreuzungen zusammenfassen und erhalten dann, wie es Tab. 8 zu entnehmen ist, folgende Spaltzahlen: 0,94 FP; 1,00 MP: 1,02 Fp: 1,04 Mp für $n = 200$ und bei einem mittleren Fehler von $\pm 0,12$. Die Parthenogenesefähigkeit ist also erblich. Die beiden Rassen A und B unterscheiden sich in ihrem Verhalten bei der Parthenogenese: Rasse A ohne Parthenogenese, Rasse B mit Parthenogenese der Gameten.

d) Rasse C.

Im Juli 1935 wurden 10 Pflanzen der Rasse C in Kultur genommen. Sie waren damals ungefähr 4 cm lang und 3—4 mm breit. Diese Pflanzen wurden bis Ende Oktober 1937 in Erdschreiberlösung gehalten. Sie entwickelten sich zu außerordentlicher Größe; die größten waren bis zu 25 cm lang und bis 4 cm breit. Im Laufe der $2\frac{1}{2}$ Jahre schwärmten 5 Pflanzen nur einmal zu verschiedenen Zeiten. Für die Versuche waren sie nicht geeignet. Die Pflanze x bildete Zoosporen, die 4 Pflanzen b, n, p und s entleerten Gameten. Im September und Oktober 1935 schwärmte s, im Dezember 1935 b und n, im März und November 1936 n. Erst nach $1\frac{3}{4}$ Jahren, im März 1937, bildeten b, n und s gleichzeitig Gameten. Damals konnten endlich Kombinationen vorgenommen werden. Im April 1937 schwärmten b, p, s, im Mai b und p, im Oktober b und s, so daß weitere Kombinationen möglich waren. Die Kombinationen zwischen den Gameten der Pflanzen b, n, p, s im Jahre 1937 sind in Tab. 10 zusammengestellt. Die Prüfung der Gameten bei 300facher Ver-

Tabelle 10.

4. 3. 37	b × s	Z
	n × s	Z
	b × n	o
12. 4. 37	b × s	Z
	b × p	Z
	p × s	o
17. 5. 37	b × p	Z
4. 10. 37	b × s	Z

Tabelle 10. *E. intestinalis* Rasse C. Die Kombinationen zwischen den Gameten der Stammpflanzen b, n, p, s im Jahre 1937.

größerung ergab bereits, daß die Gameten von p und s größer waren als die von b und n. Um die Gametengrößen genau festzustellen, wurden 200 Gameten jeder Pflanze gemessen. Die Messungsergebnisse sind in Abb. 7 zu sehen. Die männlichen und weiblichen Gameten unterscheiden sich deutlich. Die Rasse C ist getrenntgeschlechtlich und anisogam.

Es wurden Zygotenaufzuchten der Kombinationen $b \times n$ (III), $n \times s$ (I) und $b \times p$ (II) angelegt, um den antithetischen Generations-

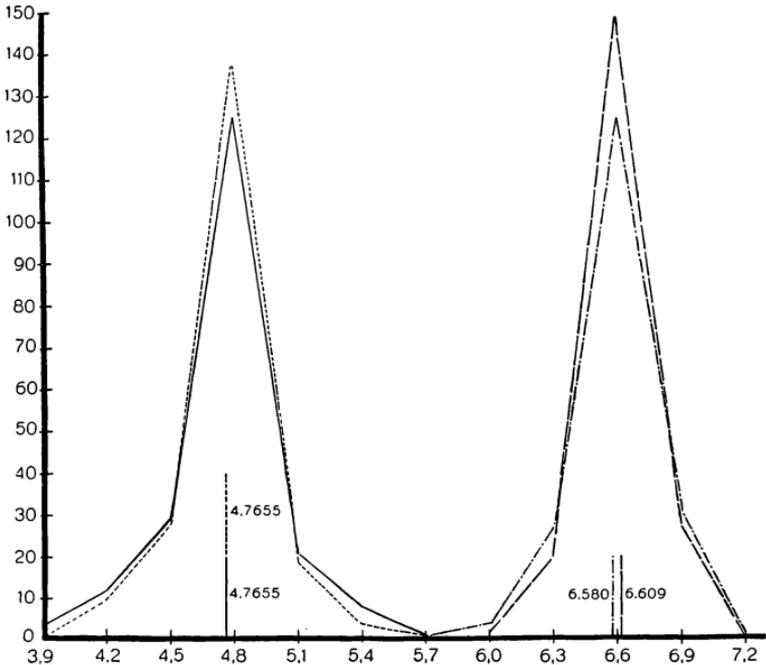


Abb. 7. *Enteromorpha intestinalis* Rasse C. Messung von je 200 Gameten der 4 Stammpflanzen b, n, p, s. b: (—), $M_b = 4,7655 \pm 0,0192 \mu$ ($\sigma = \pm 0,272 \mu$). n: (---), $M_n = 4,7655 \pm 0,0164 \mu$ ($\sigma = \pm 0,227 \mu$). p: (— — —), $M_p = 6,609 \pm 0,0116 \mu$ ($\sigma = \pm 0,164 \mu$). s: (- · - · -), $M_s = 6,5805 \pm 0,0150 \mu$ ($\sigma = \pm 0,212 \mu$). Sicherungsquotienten: $b/n=0$, $p/s=1,54$, $b/p=81,9$, $n/p=93,12$, $b/s=74,37$, $n/s=82,61$.

wechsel nachzuweisen. Die Ergebnisse sollen im folgenden an Hand der Protokolle besprochen werden. Da später häufig auf die einzelnen Generationen zurückgegriffen werden muß, sind die 3 Kombinationen mit I, II, III gekennzeichnet und jede folgende Generation fortlaufend a, b, c ...

I. $n \times s$ März bis Oktober 1937.

4. 3. Die beiden Gametensorten wurden kombiniert. In Erdschreiberlösung wuchsen die Zygoten sehr bald zu neuen Pflanzen heran — Ia —.

6. 4. 10 junge Sporophyten — Ia — wurden getrennt in Erdschreiberlösung gebracht.
9. 4. Aus 6 Pflanzen gingen viergeißelige Zoosporen hervor; 4 Pflanzen schwärmten nicht. Die Zoosporen sind 8—11 μ lang und 4—6 μ breit. Die Zoosporen einer Pflanze wurden durch Phototaxis mehrmals in sterilem Seewasser gereinigt und darauf in Erdschreiberlösung gebracht. Sie wuchsen alsbald zu neuen Pflanzen heran — Ib —.
18. 6. 50 Einzelpflanzen — Ib — wurden getrennt in Nährlösung übertragen.
21. 6. Alle 50 Pflanzen entleerten zweigeißelige Gameten. Zuerst wurden alle Kulturschalen auf Kopulationen durchgesehen. Es hatten keine stattgefunden. Große Gameten hatten die Pflanzen 1—4, 6, 7, 11—16, 21—24, 28, 32, 33, 36, 38—40, 44, 45, 47, 49; die Pflanzen 5, 8—10, 17—20, 25—27, 29—31, 34, 35, 37, 41—43, 46, 48, 50 hatten kleine Gameten. Daraufhin wurden die Gameten aller Pflanzen mit denen der Pflanzen 3 weiblich und 10 männlich kombiniert. Jene beiden Pflanzen hatten außerordentlich viel Gameten entleert und konnten deshalb zu diesen Kombinationen verwendet werden. Tabelle 11 zeigt die Ergebnisse dieser Kombinationen. Die Pflanzen, die die großen Gameten gebildet hatten, gehören dem weiblichen, die anderen dem männlichen Geschlecht an. 50 Pflanzen — Ic — wurden geprüft: 27 waren weiblich, 23 männlich. Damit ist der Entwicklungszyklus geschlossen. Es wurde auch noch der 2. Zyklus untersucht.

Tabelle 11.

	10	3		10	3		10	3		10	3		10	3
1	Z	o	11	Z	o	21	Z	o	31	o	Z	41	o	Z
2	Z	o	12	Z	o	22	Z	o	32	Z	o	42	o	Z
3	Z	o	13	Z	o	23	Z	o	33	Z	o	43	o	Z
4	Z	o	14	Z	o	24	Z	o	34	o	Z	44	Z	o
5	o	Z	15	Z	o	25	o	Z	35	o	Z	45	Z	o
6	Z	o	16	Z	o	26	o	Z	36	Z	o	46	o	Z
7	Z	o	17	o	Z	27	o	Z	37	o	Z	47	Z	o
8	o	Z	18	o	Z	28	Z	o	38	Z	o	48	o	Z
9	o	Z	19	o	Z	29	o	Z	39	Z	o	49	Z	o
10	o	Z	20	o	Z	30	o	Z	40	Z	o	50	o	Z

Tabelle 11. *E. intestinalis* Rasse C. Kombination der Gameten von 50 Pflanzen (1—50) von Ic mit Gameten der weiblichen Pflanze 3 und der männlichen Pflanze 10.

21. 6. Zygoten der Kombination 3 \times 10 wurden in Erdschreiberlösung gebracht — Id —.
10. 8. 10 Pflanzen — Id — wurden getrennt übertragen.
12. 8. 8 Pflanzen entleerten Zoosporen; 2 Pflanzen schwärmten nicht. Von einer Pflanze wurden Zoosporen aufgezogen — Ie.
1. 10. 30 Pflanzen — Ie — wurden einzeln übertragen.
4. 10. 28 Pflanzen bildeten Gameten; 2 Pflanzen schwärmten nicht. Die Prüfung der Gameten ergab, daß 13 Pflanzen männlich, 15 Pflanzen weiblich waren. Damit ist auch der 2. Zyklus geschlossen.

II. $b \times s$ März bis Oktober 1937.

Die Kombination II lieferte die gleichen Ergebnisse wie I. Sie sollen daher nur in kurzen Stichworten nach den Protokollen wiedergegeben werden.

- 4. 3. Kombination von $b \times s$. Zygoten — IIa — in Nährlösung.
- 6. 4. Übertragung von 10 Pflanzen — IIa —.
- 9. 4. Zoosporenbildung bei 7 Pflanzen. Zoosporen einer Pflanze in Erdschreiberlösung — IIb —.
- 18. 6. Übertragung von 50 Pflanzen — IIb —.
- 21. 6. Gametenbildung bei 43 Pflanzen — IIc —. Die Prüfung ergab, daß 20 Pflanzen weiblich, 23 männlich waren.
- 21. 6. Kombination von 2 weiblich \times 13 männlich. Zygoten — IId — in Nährlösung.
- 10. 8. Übertragung von 5 Pflanzen — IId —.
- 12. 8. Zoosporenbildung bei 2 Pflanzen — IIe —. Zoosporen einer Pflanze in Nährlösung.
- 1. 10. Übertragung von 45 Pflanzen — IIe —.
- 4. 10. Gametenentleerung bei 31 Pflanzen — IIf —. 17 Pflanzen waren weiblich, 14 Pflanzen männlich. Damit sind auch für die Kombination II zwei vollständige Entwicklungszyklen nachgewiesen worden.

III. $b \times p$ April bis Oktober 1937.

- 12. 4. Kombination von $b \times p$. Zygoten — IIIa — in Nährlösung.
- 14. 5. Übertragung von 10 Pflanzen — IIIa —.
- 17. 5. Zoosporenbildung bei 9 Pflanzen — IIIb —. Zoosporen einer Pflanze in Nährlösung.
- 30. 9. Übertragung von 80 Pflanzen — IIIb —.
- 2. 10. 74 Pflanzen entleerten Gameten — IIIc —. 36 Pflanzen waren weiblich, 38 Pflanzen männlich. Damit ist auch für die Kombination III der Entwicklungszyklus geschlossen.

Die Rasse C ist also anisogam, getrenntgeschlechtlich und hat einen antithetischen Generationswechsel. Es ist noch die Frage zu entscheiden, ob phänotypische oder genotypische Geschlechtsbestimmung vorliegt. Da die Parthenogametenpflanzen keine Gameten entleerten, konnte durch Parthenogenese die Frage nicht entschieden werden. Es mußten Tetradenanalysen vorgenommen werden. 19 Tetraden der Kombination I ($n \times s$) konnten analysiert werden. Aus 16 Tetraden hatten sich alle 4 Gametophyten entwickelt, aus 2 Tetraden 3 und aus einer Tetrade nur 2 Gametophyten. Die Ergebnisse zeigt Tab. 12. Unter den 4 Gametophyten der 16 vollständigen Tetraden hatten stets 2 das weibliche, 2 das männliche Geschlecht. Die Rasse C hat also genotypische Geschlechtsbestimmung. In Tab. 13 sind die Einzelergebnisse der Kombinationen I—III aus den Generationswechselversuchen zusammengestellt worden. Wir können sie addieren und erhalten dann als Spaltzahlen 0,98 männlich:1,02 weiblich, bei einem mittleren Fehler von $\pm 0,07$ ($n = 226$).

Nachdem durch Tetradenanalysen genotypische Geschlechtsbestimmung nachgewiesen war, ergab sich nun, daß die Spaltzahlen damit in Übereinstimmung standen.

Tabelle 12.

Tetradennummer	Zahl der Gametophyten	weiblich	männlich
1	4	2	2
2	4	2	2
3	4	2	2
4	4	2	2
5	4	2	2
6	4	2	2
7	4	2	2
8	4	2	2
9	4	2	2
10	4	2	2
11	4	2	2
12	4	2	2
13	4	2	2
14	4	2	2
15	4	2	2
16	4	2	2
17	3	1	2
18	3	2	1
19	2	1	1

Tabelle 12. *E. intestinalis* Rasse C. Ergebnis von 19 Tetradenanalysen der Kombination I n × s.

Tabelle 13.

Kombination	n =	männlich	weiblich
I c	50	23	27
I f	28	13	15
II c	43	23	20
II f	31	14	17
III c	74	38	36
Summe	226	111	115
in %	100	49,12	50,88
Spaltzahlen	2	0,98	1,02

Tabelle 13. *E. intestinalis* Rasse C. Sicherung der Geschlechtsbestimmung. Die Einzelergebnisse der Kombinationen I—III. Der mittlere Fehler der Spaltzahlen ist $m = \pm 0,07$.

e) Parthenogenese bei der Rasse C.

Wir haben gesehen, daß sich die Gameten der Rasse A von *E. intestinalis* nicht parthenogenetisch entwickelten und daß aus den Gameten der Rasse B normale Gametophyten hervorgingen. Es konnte festgestellt werden, daß die Rassenunterschiede durch ein einfach mendelndes Gen bedingt waren. Die weiblichen und männ-

lichen Gameten der Rasse C sind auch befähigt, sich zu neuen Pflanzen zu entwickeln. Das Verhalten dieser Parthenogametenpflanzen war sehr eigenartig. In der Tab. 14 sind die Ergebnisse, die bei der Parthenogametenauzucht der 4 Stammpflanzen b, n, p, s (I—IV), der Gametophyten von $b \times s$ und $n \times s$ (V, VI) erhalten wurden und die Ergebnisse mit der Stammpflanze x, die nur Zoosporen entleerte, zusammengestellt. Das Ergebnis ist überraschend! Alle Parthenogametenpflanzen von I—VI entleerten nur Zoosporen. Pflanzen, die aus solchen Zoosporen hervorgingen, bildeten immer wieder Zoosporen. Das konnte bis zur 6. Generation geprüft werden.

Tabelle 14.

		Herkunft der Pflanze	Zoosporenbildung	Generation	
I.	s weiblich	aus Gameten von s	25. 9. 35	11. 12. 35	1. 2. 3. 4. 5. 6.
		aus Zoosporen vom	11. 12. 35	8. 2. 36	
		"	8. 2. 36	7. 5. 36	
		"	7. 5. 36	21. 11. 36	
		"	21. 11. 36	9. 4. 37	
		"	9. 4. 37	12. 8. 37	
II.	p weiblich	aus Gameten von p	9. 4. 37	26. 4. 37	1. 2.
		aus Zoosporen vom	26. 4. 37	11. 8. 37	
		"	11. 8. 37	4. 10. 37	
III.	b männlich	aus Gameten von b	4. 3. 37	26. 6. 37	1.
		aus Zoosporen vom	26. 6. 37	4. 10. 37	
IV.	n männlich	aus Gameten von n	30. 3. 36	21. 11. 36	1. 2.
		aus Zoosporen vom	21. 11. 36	12. 8. 37	
		"	12. 8. 37	14. 10. 37	
V.	$n \times s$	aus Gameten Ic vom	21. 6. 37	11. 8. 37	1. 1. 1.
		aus Zoosporen vom	11. 8. 37	4. 10. 37	
		aus Gameten Ic vom	21. 6. 37	11. 8. 37	
		aus Zoosporen vom	11. 8. 37	4. 10. 37	
VI.	$b \times s$	aus Gameten IIc vom	21. 6. 37	12. 8. 37	1. 1. 1.
		aus Zoosporen vom	12. 8. 37	4. 10. 37	
		aus Gameten IIc vom	21. 6. 37	12. 8. 37	
		aus Zoosporen vom	12. 8. 37	4. 10. 37	
VII.	x	Stammpflanze x	25. 9. 35	25. 9. 35	1. 2. 3. 4. 5. 6. 7. 8.
		aus Zoosporen vom	25. 9. 35	11. 12. 35	
		"	11. 12. 35	1. 2. 36	
		"	1. 2. 36	30. 3. 36	
		"	30. 3. 36	21. 11. 36	
		"	21. 11. 36	4. 3. 37	
		"	4. 3. 37	14. 5. 37	
		"	14. 5. 37	12. 8. 37	
"	12. 8. 37	14. 10. 37			

Tabelle 14. *E. intestinalis* Rasse C. Das Verhalten der Parthenogametenpflanzen von s (weiblich I), p (männlich II), b (männlich III), n (männlich IV), von Ic (V), von IIc (VI), und der folgenden Generation sowie das Verhalten der Stammpflanze x und der 8 folgenden Generationen (VII).

Die Stammpflanze x hatte seit 1935 nur Zoosporen gebildet. In 8 aufeinanderfolgenden Generationen aus solchen Zoosporen wurden immer wieder Zoosporen entleert. Es war gleichgültig, ob die Parthenogametenpflanzen von männlichen oder weiblichen Gameten herstammten. Immer erfolgte Zoosporenbildung.

Wie ist das zu erklären? FÖYN (1934 I) hat an *Cladophora Suhriana* festgestellt, daß alle Parthenogametenpflanzen Zoosporen entleerten. Aus diesen Zoosporen entwickelten sich aber normale Gametophyten. Er fand, daß die Parthenogametenpflanzen frühzeitig durch Aufregulierung der Chromosomenzahl diploid wurden. Bei der Zoosporenbildung ging dann die Reduktionsteilung vor sich, und es entstanden aus den Zoosporen normale haploide Gametophyten. Auf ähnliche Erscheinungen bei *Ulva lactuca* (FÖYN 1934 II) ist schon hingewiesen worden (S. 370). *E. intestinalis* Rasse C verhält sich aber anders. Denn aus den Zoosporen der Parthenogametenpflanzen gehen Pflanzen hervor, die wieder Zoosporen bilden.¹⁾

Zur Erklärung dieser Erscheinungen gibt es folgende Möglichkeiten:

1. Die Parthenogametenpflanzen sind haploid. Ohne Ablauf der Reduktionsteilung entstehen haploide Zoosporen, die wieder zu haploiden Pflanzen heranwachsen. Diese Pflanzen entleeren erneut Zoosporen usw.

2. Die Parthenogametenpflanzen werden frühzeitig diploid. Bei der Zoosporenbildung erfolgt die Reduktionsteilung. Die entstehenden haploiden Zoosporen entwickeln sich zu neuen Pflanzen, die wieder frühzeitig diploid werden usw.

3. Die Parthenogametenpflanzen werden frühzeitig diploid. Die Zoosporenbildung geht ohne Ablauf der Reduktionsteilung vor sich. Es entstehen daher diploide Zoosporen. Die aus diesen hervorgehenden diploiden Pflanzen entleeren ohne Reduktionsteilung wieder diploide Zoosporen usw.

4. Die Parthenogametenpflanzen sind haploid. Bei der Zoosporenbildung findet die Reduktionsteilung statt. Es entstehen hemihaploide Zoosporen. Durch jedesmalige Aufregulierung gehen aus diesen wieder haploide Pflanzen hervor usw.

Es gibt noch eine 5. Möglichkeit, daß nämlich die Gameten von vornherein diploid sind. Jedoch gibt es hierfür überhaupt keine Anhaltspunkte. Denn die Gametophyten sind ja immer haploid, und die Gameten, aus denen die Parthenogametenpflanzen hervorgehen,

¹⁾ Dasselbe Ergebnis hatte Prof. HARTMANN (unveröff.) schon 1927 mit einer Rasse von *E. intestinalis* (aus Neapel) erhalten, die in Killian- und später in Schreiberlösung in Dahlem kultiviert wurde.

sind stets normal kopulationsfähig. Es könnte der Fall vorliegen, daß ein Teil der Gameten eines Gametophyten haploid, ein Teil diploid wäre. Solche Unterschiede müßten aber bei der Parthenogametenentwicklung deutlich werden. Es ist auch nicht möglich, daß vielleicht die haploiden Gameten absterben und sich nur die diploiden Gameten parthenogenetisch entwickeln. Bei der Parthenogenese müssen dann zu einem gewissen Prozentsatz Ausfälle auftreten. Solche konnten aber nicht festgestellt werden.

Die sicherste Entscheidung, welche der oben erwähnten 4 Möglichkeiten die eindeutigste ist, würden cytologische Untersuchungen ergeben. Dazu ist aber leider das Material denkbar ungünstig. Die Zellkerne eines diploiden Sporophyten haben einen Durchmesser von weniger als 2μ ($1,6-1,8 \mu$)! Die Chromosomenzahl scheint außerdem recht hoch zu sein ($2n$ mehr als 20). Sie konnte nicht bestimmt werden, da die Chromosomen bei den verschiedensten Fixierungen und Färbungen stets sehr dicht zusammengeballt lagen. Das ist bei der geringen Kerngröße auch verständlich. Die Kerne der haploiden Gametophyten werden bis $1,7 \mu$ groß. Die Kerngröße würde daher keine Auskunft über Haploidie oder Diploidie geben, denn die haploiden und diploiden Kerne unterscheiden sich nur um $\frac{1}{10}$ oder $\frac{2}{10} \mu$. Diese Größe liegt aber innerhalb der Messungsfehler, so daß eine statistische Sicherung nicht möglich ist. Die cytologische Untersuchung führt also nicht zum Ziel.

Als einzige Möglichkeit bleibt noch zu prüfen, ob sich haploide und diploide Zellen in ihrer Größe unterscheiden. Es geht darum, folgendes festzustellen: 1. Sind die Zoosporen haploid, diploid oder gar hemi-haploid? 2. sind die Parthenogametenpflanzen und die Pflanzen der folgenden Generationen haploid oder diploid? Die Größe der Zoosporen kann leicht bestimmt werden. Wir wissen, daß die Zoosporen, die aus einem Sporophyten des Entwicklungszyklus hervorgehen, bestimmt haploid sind. Sollten die Zoosporen der zu prüfenden Pflanzen andere Größen haben, dann wäre eine Entscheidung der ersten Frage vielleicht möglich, falls die Unterschiede deutlich genug sind und statistisch zu sichern wären. Um festzustellen, ob eine Pflanze haploid oder diploid ist, müßte die Größe von Thalluszellen bestimmt werden. Nun haben aber diese Zellen keine sehr regelmäßige Form. Außerdem schwanken ihre Größen oft beträchtlich, je nachdem, ob die Zellen ausgewachsen sind, oder ob sie sich kurz vorher geteilt haben. Solche Messungen wären mit zu großen Fehlern behaftet. Eine Zellgruppe läßt sich jedoch sehr leicht messen: es sind die Stielzellen. Die Pflanzen von

E. intestinalis sind mit einem Stiel dem Substrat angewachsen. Dieser Stiel ist nicht eine Röhre wie der übrige Thallus, sondern er ist mit einer großen Zahl von kugeligen Zellen dicht angefüllt. Ein übersichtliches Bild gewinnt man aus der Entwicklung der Pflanzen. Die zur Ruhe gekommene Zoospore (Abb. 8a) streckt sich in die Länge, und es wird schließlich die erste Querwand gebildet (Abb. 8b). Durch Streckung und weiterer Querwandbildung entsteht

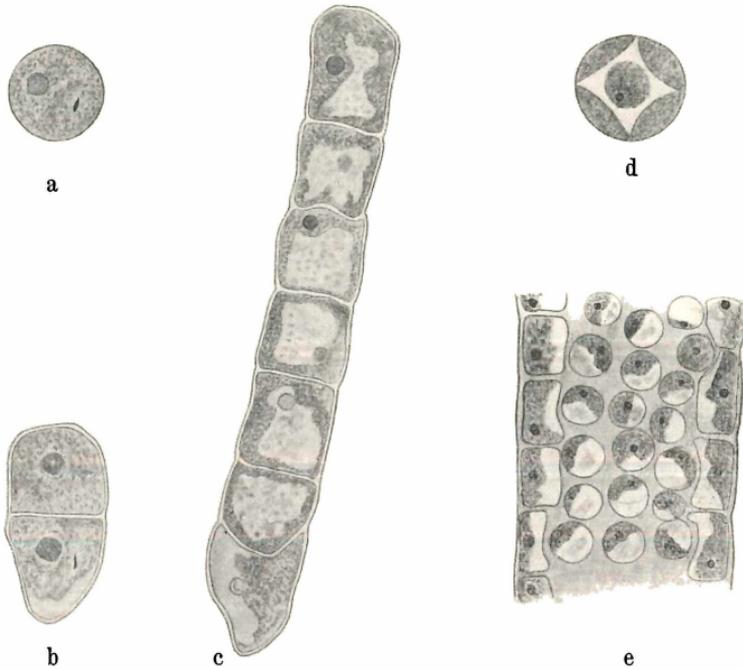


Abb. 8. *Enteromorpha intestinalis* Rasse C. a: zur Ruhe gekommene, abgerundete Zoospore, b: zweizelliger Keimling, der Augenfleck in der unteren Zelle ist noch deutlich sichtbar, c: siebenzelliger Keimling, d: Querschnitt durch eine Keimlingszelle. 4 uhrglasartige Wände gliedern die Zentralzelle und die 4 Epidermiszellen ab, e: Längsschnitt durch einen jungen Stiel mit den kugeligen Stielzellen und den Epidermiszellen an den Rändern. Vergr. von a—d ungefähr 3000 \times , von e 700 \times .

endlich ein 8—12 zelliger Keimling (Abb. 8c). Jetzt treten die ersten Längsteilungen auf. Zunächst erfolgen uhrglasartige Wandbildungen: dabei entsteht eine Zentralzelle und 4 Wandzellen (Abb. 8d). Diese Zentralzellen werden zum Ausgangspunkt der Stielzellen. In der Regel teilen sich die Zentralzellen noch ein- bis zweimal. Dann runden sie sich ab und wachsen noch etwas heran. Man sieht im Längsschnitt (Abb. 8e) die „Epidermiszellen“, d. h. die eigentlichen polygonalen Thalluszellen, und zwischen den beiden Zellschichten liegt eine größere Zahl kugeliger Zellen, die wir als Stielzellen be-

zeichnen wollen. Sie erreichen bereits nach 2—3 Wochen ihre endgültige Größe. Später finden keine Teilungen mehr statt. Derartige Stielzellen sind nur bei der Rasse C von *E. intestinalis* beobachtet worden. Die Rassen A und B sind im Jahre 1935 untersucht worden. Damals wurde darauf noch nicht geachtet. Die kugeligen Stielzellen der Rasse C sind nun leicht zu messen. Es wurde

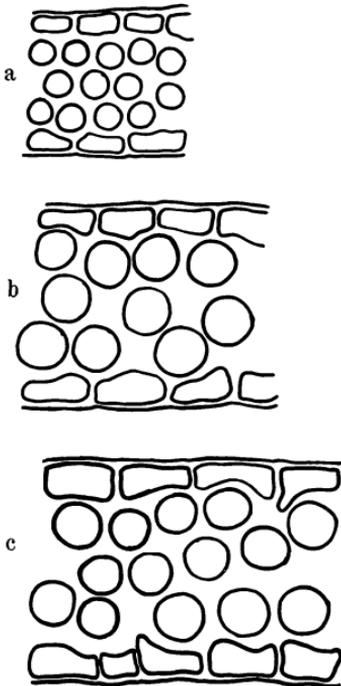


Abb. 9. *Enteromorpha intestinalis* Rasse C. a: kugelige Stielzellen eines Gametophyten, b: eines Sporophyten aus dem Entwicklungszyklus, c: einer Parthenogametophyte. Vergr. 1000 \times .

immer der Durchmesser des inneren Zellraumes bestimmt. Alle miteinander verglichenen Pflanzen wurden in Erdschreiberlösung kultiviert. Das Alter der Pflanzen, an denen die Größe der Stielzellen gemessen wurde, war stets 2 Monate vom Auskeimen der Gameten oder Zoosporen an gerechnet. Es wurden nur Pflanzen verwendet, die ungefähr gleich groß waren. Dadurch wurde eine größtmögliche Gleichheit des verglichenen Materials angestrebt. Die Stielzellen werden sehr frühzeitig gebildet. Die Messungen haben daher den Vorteil, daß dadurch eine Aussage getroffen werden kann, ob die Pflanzen schon zu Beginn ihrer Entwicklung haploid oder diploid sind. Die Größe haploider Stielzellen kennen wir aus den Messungen von Gametophyten, die diploiden Stielzellen von Sporophyten aus dem Entwicklungszyklus. Würden sich Größenunterschiede ergeben, dann wären wir in der Lage auszusagen, ob die Parthenogametophyten und die folgenden Generationen haploid oder diploid sind.

I. Messung der Stielzellen.

Längsschnitte von Stielen eines Gametophyten eines Sporophyten und einer Parthenogametophyte sind in Abb. 9 a—c abgebildet. Man sieht deutlich, daß die Stielzellen des Sporophyten und der Parthenogametophyte gleich groß sind und daß beide einwandfrei größer sind als die Stielzellen des Gametophyten. Um diese Unterschiede genügend zu sichern, wurden je 300 Stielzellen von 5 verschiedenen Pflanzen gemessen, und zwar von 2 Gametophyten — einem männlichen und einem weiblichen aus der Kombination $n \times s$ (—Ic—) von einem Sporophyten der gleichen Kombination —Ie—,

von einer Parthenogametenpflanze von p und von einer Pflanze der folgenden Generation. Die Ergebnisse sind in Abb. 10 zusammengestellt. Die Variationsbreite der haploiden Gametophytenzellen ist $6,5\text{--}11,5\ \mu$, die der diploiden Sporophytenzellen $11,5\text{--}17,5\ \mu$. Die Stielzellen der Parthenogametenpflanze und der Pflanze der folgenden Generation haben die gleiche Variationsbreite. Ebenso verhalten sich auch die Mittelwerte. Der Mittelwert der Gametophytenzellen liegt bei $9\ \mu$, der der Sporophytenzellen ist $14,9\ \mu$.

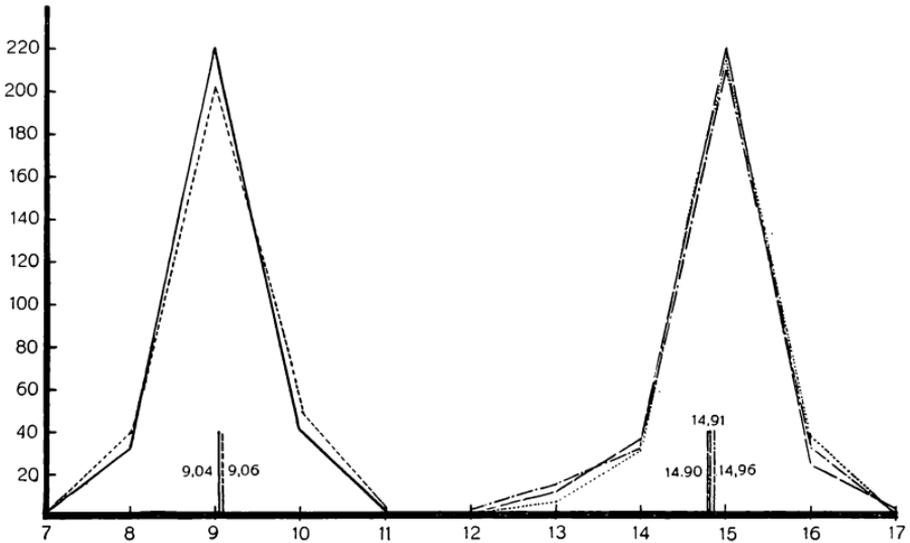


Abb. 10. *Enteromorpha intestinalis* Rasse C. Messung von je 300 kugeligen Stielzellen 1. eines männlichen Gametophyten der Kombination $n \times s - Ic -$ (—), $M = 9,043 \pm 0,0326\ \mu$ ($\sigma = \pm 0,564\ \mu$), 2. eines weiblichen Gametophyten gleicher Herkunft (---), $M = 9,063 \pm 0,0356\ \mu$ ($\sigma = \pm 0,616\ \mu$), 3. eines Sporophyten der gleichen Kombination — $Ie -$ (— — —), $M = 14,90 \pm 0,0384\ \mu$ ($\sigma = \pm 0,666\ \mu$), 4. einer Parthenogametenpflanze von p vom 9. 4. 1937 (- · - · - · - · - ·), $M = 14,907 \pm 0,0416\ \mu$ ($\sigma = \pm 0,7197\ \mu$), 5. einer Pflanze der folgenden Generation vom 26. 6. 1937 (· · · ·), $M = 14,960 \pm 0,0361\ \mu$ ($\sigma = \pm 0,626\ \mu$). Sicherungsquotienten: $\frac{1}{2} = 0,4$, $\frac{3}{4} = 0,1$, $\frac{3}{5} = 1,1$, $\frac{4}{5} = 0,96$, $\frac{1}{3} = 116,3$.

Die diploiden Zellen des Sporophyten sind rund 1,7mal größer als die haploiden Zellen des Gametophyten. Die Mittelwerte der Stielzellen der Parthenogametenpflanze und der Pflanze der folgenden Generation sind $14,91$ und $14,96\ \mu$ — also genau so groß wie die diploiden Zellen des Sporophyten. Daraus ist zu schließen, daß die Parthenogametenpflanze und die Pflanze der folgenden Generation diploid ist. Wie der Figurenerklärung zu entnehmen ist, sind die Unterschiede der Zellgrößen so weitgehend gesichert, daß an der Richtigkeit kein Zweifel möglich ist.

Die Messungen von je 300 Stielzellen der 1., 3., 5. und 7. Generation von der zoosporenbildenden Pflanze x sind in Tab. 15 wiedergegeben. Die 4 Mittelwerte schwanken zwischen 14,9 und 15,0 μ . Daraus ist der Schluß zu ziehen, daß die Pflanze x und alle folgenden Generationen diploid sind.

Tabelle 15.

Generation	12	13	14	15	16	17	Mittelwert
1.		10	40	202	43	5	14,977
3.	1	17	32	214	34	2	14,897
5.		6	28	224	39	3	15,017
7.	2	13	33	217	34	1	14,903

Tabelle 15. *E. intestinalis* Rasse C. Messung von je 300 Stielzellen der 1., 3., 5. und 7. Generation der Stammpflanze x (Tab. 14).

In Tab. 16 sind noch 7 weitere Messungen angeführt: von einem weiblichen und einem männlichen Gametophyten der Kombination $b \times s$ (— IIc —), einem Sporophyten der gleichen Kombination (— IIb), einer Parthenogametenpflanze von s vom 25. September 1935 (Tab. 14, 1), und je einer Pflanze der 1., 4. und 5. Generation. Die Stielzellen der Gametophyten haben einen Mittelwert von 9 μ , der des Sporophyten beträgt 14,9 μ , die der Parthenogametenpflanze und die der folgenden Generationen 14,84—14,99 μ .

Tabelle 16.

		7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	Mittelwert
1.	weiblicher Gametophyt	1	28	235	34	2							9,027
2.	männlicher Gametophyt	3	44	199	48	5	1						9,070
3.	Sporophyt							22	39	184	54	1	14,910
4.	Parthenogametenpflanze von s						3	12	44	212	29		14,840
5.	1. Generation von 4						1	20	51	160	63	5	14,930
6.	4. Generation von 4							8	22	238	29	3	14,990
7.	5. Generation von 4						4	21	40	175	56	4	14,900

Tabelle 16. *E. intestinalis* Rasse C. Messung von je 300 Stielzellen: 1. eines weiblichen Gametophyten von $b \times s$ (IIc), 2. eines männlichen Gametophyten von $b \times s$ (IIc), 3. eines Sporophyten von $b \times s$ (IIb), 4. einer Parthenogametenpflanze von s vom 25. 9. 1935 (Tab. 14), 5. einer Pflanze der 1., 6. einer Pflanze der 4. und 7. einer Pflanze der 5. Generation von s (Tab. 14).

Im ganzen sind 4800 Stielzellen ausgemessen worden, und zwar 1200 haploide Gametophytenzellen mit einem Mittelwert von rund 9 μ und einer Variationsbreite von 6,6—11,5 μ , 600 diploide Sporophytenzellen mit einem Mittelwert von 14,9 μ und einer Variationsbreite von 11,5—17,5 μ , 3000 Stielzellen der dauernd zoosporenbildenden

Generationen mit einem Mittelwert von $14,9 \mu$ und einer Variationsbreite von $11,5-17,5 \mu$. Die diploiden Sporophytenzellen sind im Durchschnitt 1,7mal größer als die haploiden Gametophytenzellen. Die Variationskurven überdecken sich nicht einmal in den extremen Größenklassen. Ebenso wie die Sporophytenzellen verhalten sich die Stielzellen der dauernd zoosporenbildenden Generationen. Wir sind daher berechtigt, letztere als diploid anzusehen. Anders ist diese völlige Übereinstimmung nicht erklärbar. Alle diese Pflanzen müssen bereits von Anfang an diploid sein, da schon die Stielzellen, die die jüngsten Zellen darstellen, diploid sind. Die Erklärungsmöglichkeiten 1 und 4 — alle diese Pflanzen wären haploid — fallen also aus. Unentschieden ist noch, ob Fall 2 oder 3 zutrifft. Nach Fall 2 würden haploide Zoosporen, nach Fall 3 diploide Zoosporen entstehen. Zoosporenmessungen könnten uns die Frage klären helfen.

II. Messung von Zoosporen.

In Abb. 11a, b sind zwei normale Zoosporen eines Sporophyten aus dem Entwicklungszyklus abgebildet. Abb. 11c, d zeigt zwei Zoosporen, die von einer Parthenogametenpflanze herkommen. Man sieht, daß die letzten erheblich größer sind als die Zoosporen des Sporophyten.

Die in Abb. 12a und 12b dargestellten genauen Messungsergebnisse machen das noch deutlicher. Abb. 12a bringt die Messungen von je 200 Zoosporen zweier Sporophyten. Die durchschnittliche Größe dieser haploiden Zoosporen ist $8,48 \mu$. Die Zoosporen der Parthenogametenpflanze und der Pflanze der darauf folgenden Generation haben einen Mittelwert von $16,12$ bzw. $16,108 \mu$ (Abb. 12b). Die gleiche Größe haben die Zoosporen der Stamm-pflanze x (Mittelwert $16,04 \mu$). Diese großen Zoosporen sind rund 1,9mal größer als die haploiden Zoosporen der Sporophyten aus dem Entwicklungszyklus. Daraus ist der Schluß zu ziehen, daß die großen Zoosporen diploid sind. Es handelt sich bei diesen Angaben nur um die Länge der Zoosporen, da die Breite genau die Hälfte

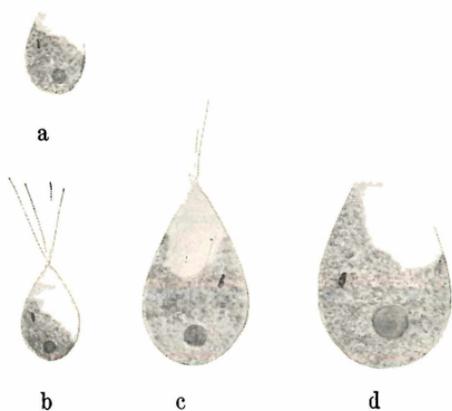


Abb. 11. *Enteromorpha intestinalis* Rasse C. a, b: 2 Zoosporen eines Sporophyten aus dem Entwicklungszyklus, c, d: 2 Zoosporen aus einer Parthenogametenpflanze. Vergr. a—c $4000 \times$, d $5000 \times$.

der Länge ausmacht. Würde man das Volumen der Zoosporen berechnen, dann wären die Unterschiede noch erheblicher. Beachtlich

sind auch die Unterschiede der Variationsbreiten beiderlei Zoosporen: die haploiden haben eine Variationsbreite von $6,5-10,5 \mu$, die diploiden eine solche von $13,5$ bis $18,5 \mu$. Die Größenunterschiede fallen auch schon ohne Messung deutlich genug auf. Bei allen Zoosporentleerungen der Parthenogametengenerationen (Tabelle 14) wurden die großen Zoosporen gefunden.

Damit hat sich Fall 3 als der richtige herausgestellt: Die

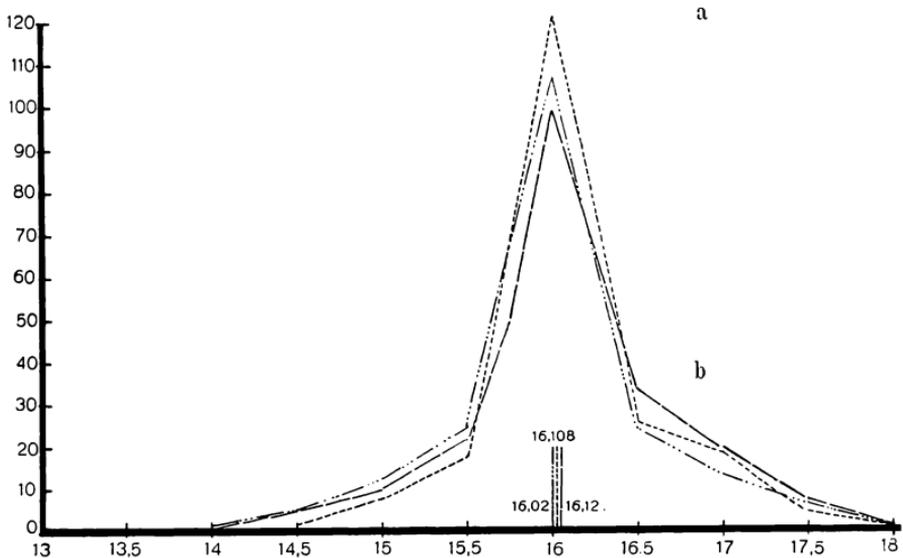
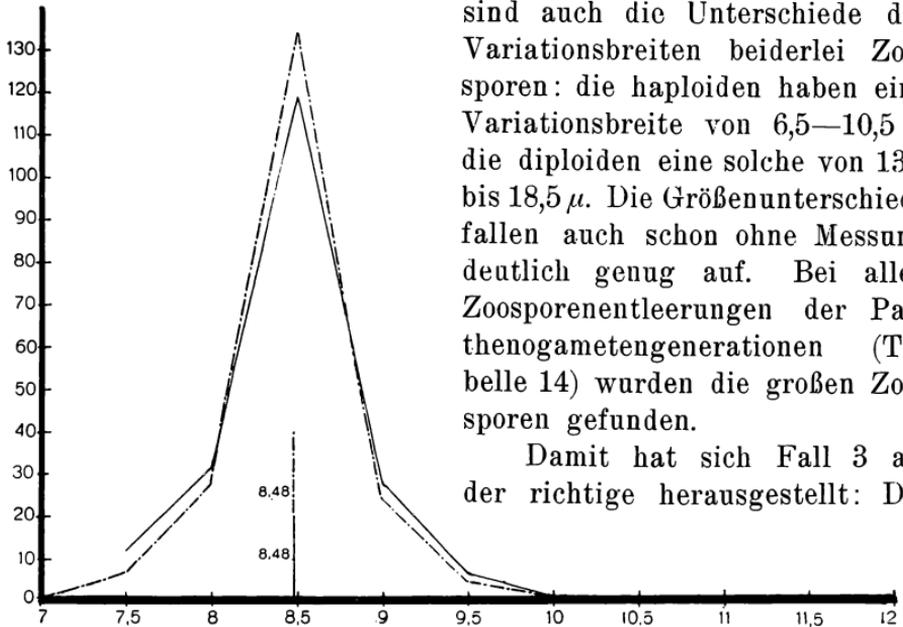


Abb. 12. *Enteromorpha intestinalis* Rasse C. a. 1. Messung von 200 Zoosporen eines Sporophyten von $n \times s$ — Ib — (—), $M = 8,48 \pm 0,0271 \mu$ ($\sigma = \pm 0,3835 \mu$), 2. eines Sporophyten von $b \times p$ — III b (— · — · —), $M = 8,48 \pm 0,03099 \mu$ ($\sigma = \pm 0,4383 \mu$). b. 3. Messung von 200 Zoosporen einer Parthenogametenpflanze von s (— · — · —), $M = 16,12 \pm 0,0448 \mu$ ($\sigma = \pm 0,633 \mu$), 4. einer Pflanze der folgenden Generation (— — —), $M = 16,108 \pm 0,0373 \mu$ ($\sigma = \pm 0,5275 \mu$), 5. einer Pflanze der 6. Generation von der Pflanze x (— · · · — · · · —), $M = 16,02 \pm 0,0454 \mu$ ($\sigma = \pm 0,6426 \mu$)

Parthenogametenpflanzen werden frühzeitig diploid; bei der Zoosporenbildung unterbleibt die Reduktionsteilung, und es werden große diploide Zoosporen gebildet. Aus diesen entwickeln sich die diploiden Pflanzen der 1. Generation usw. Die Reduktionsteilung fällt stets aus. Man müßte eigentlich erwarten, daß dann diploide Gameten entstünden. Die Diploidie bedingt also zwei bedeutende Abweichungen vom normalen Entwicklungsablauf: 1. es fällt die Reduktionsteilung aus — im Sporophyten verursachen die beiden verschiedenen Genome stets die Reduktionsteilung —, 2. es entstehen diploide Zoosporen. Die Zoosporen sind eigentlich dadurch gekennzeichnet, daß sie Abkömmlinge der Reduktionsteilung sind. Sie sind viergeißlich und entwickeln sich, trotzdem sie haploid sind, ohne Kopulation. Die Zoosporen der Parthenogametenpflanzen haben nur die beiden letzten Eigenschaften. Ich nenne sie aber trotzdem Zoosporen. Es handelt sich um diploide Zoosporen.

Zusammenfassung: Alle 3 Rassen von *E. intestinalis* A, B und C sind getrenntgeschlechtlich. Alle 3 Rassen sind deutlich anisogam. Die männlichen Gameten sind im Durchschnitt $4,77 \mu$ lang, die weiblichen $6,57 \mu$. Die weiblichen Gameten sind durchschnittlich 1,38 mal größer (d. h. fast 2μ) als die männlichen. Die Variationsbreite der männlichen Gameten liegt zwischen $3,8$ — $5,8 \mu$, die der weiblichen zwischen $5,6$ — $7,3 \mu$. Irgendwelche Verschiebungen der Variationsbreiten während der langen Versuchszeit waren nicht zu beobachten. Für alle 3 Rassen ist antithetischer Generationswechsel nachgewiesen worden. Regelmäßig wechseln Gametophyt und Sporophyt ab. Gametophyt und Sporophyt stehen auf gleicher Entwicklungshöhe; sie sind makroskopisch nicht zu unterscheiden. Für die Rassen A und C ist durch Tetradenanalysen, für die Rasse B durch Parthenogametenauzuchten genotypische Geschlechtsbestimmung nachgewiesen worden. Die weiblichen und männlichen Gameten der Rasse A vermögen sich parthenogenetisch nicht zu entwickeln. Dagegen entstehen aus den Gameten der Rasse B normale Gametophyten. Die Fähigkeit zur Parthenogenese und das Fehlen der Fähigkeit zur Parthenogenese unter den verschiedenen gewählten Versuchsbedingungen ist erblich bedingt. Es handelt sich um ein monofaktorielles Genpaar, das höchstwahrscheinlich unabhängig vom Geschlecht (von den Realisatoren) vererbt wird. Die Parthenogametenpflanzen der Rasse C werden durch Aufregulierung der Chromosomenzahl frühzeitig diploid. Sie entleeren ohne Ablauf der Reduktionsteilung diploide Zoosporen, die wieder diploide Pflanzen liefern usw. Durch die zahlreichen Messungen von Stielzellen und Zoosporen konnte gezeigt werden,

daß die zoosporenbildende Stammpflanze x diploid ist und immer diploide Zoosporen entleert. Am Standort muß sie aus einem Parthenogameten durch Aufregulierung entstanden sein. Hieraus können wir folgern, daß auch in der Natur diese Aufregulierungen vorkommen, und daß sie kein künstliches Kulturprodukt sind.

E. intestinalis ist bereits von KYLIN (1930) untersucht worden. Er fand im Freien Gametophyten und Sporophyten. Die Kopulation der Gameten war deutlich anisogam. Der Generationswechsel wurde jedoch experimentell nicht nachgewiesen. Auch BLIDING (1933) hatte diese Art untersucht und konnte die Angaben KYLINS bestätigen. Die 3 Rassen, die ich untersucht habe, unterscheiden sich im Verhalten der Parthenogameten: A ohne Parthenogenese, B mit normaler Parthenogenese, C mit Parthenogenese und Aufregulierung zur Diploidie.

2. *Enteromorpha compressa*.

E. compressa (L.) GREV. ist von BLIDING (1933) eingehend untersucht worden. Er konnte 3 Rassen prüfen. Mehrere hundert Pflanzen von *E. compressa* var. *subsimplex* entleerten nur Gameten. Die Kombination der Gameten führte zu keinen Kopulationen. Die Gameten einer Anzahl von Pflanzen konnten mit männlichen Gameten von *E. intestinalis* zur Kopulation gebracht werden. Daraus schloß BLIDING, daß bei dieser *compressa*-Rasse nur weibliche Gametophyten vorhanden waren. Die Gameten dieser Rasse entwickelten sich parthenogenetisch. An einem anderen Standort wurde eine zweite Rasse gefunden. Es waren Sporophyten und Gametophyten darunter. Die Zoosporen waren 7,3—9,8 : 3,8—5,0 μ groß, die weiblichen Gameten 5,7—7,5 : 2,7—3,3 μ , die männlichen 4,5—6,5 : 1,9—2,9 μ . Die mittlere Größe der weiblichen Gameten war 6,6 μ , die der männlichen Gameten 6,1 μ . Da keine genaueren Zahlangaben vorliegen, läßt sich nicht auf das Vorhandensein deutlich ausgeprägter Anisogamie schließen. Denn die Variationsbreiten deckten sich zum Teil; außerdem unterscheiden sich die mittleren Größen nur um 0,5 μ . BLIDING erhielt aus Zygoten Sporophyten, die Zoosporen bildeten. Aus den Zoosporen entstanden Gametophyten, „aus denen etwa die Hälfte männliche, die Hälfte weibliche Pflanzen waren“. Gameten beiderlei Geschlechts entwickelten sich parthenogenetisch. Weibliche Gameten lieferten weibliche, männliche Gameten männliche Pflanzen. Damit war genotypische Geschlechtsbestimmung nachgewiesen. Von einer 3. Rasse wurden 25 Pflanzen geprüft. Davon waren 11 männlich, 14 weiblich. Die Gametengrößen waren wie bei der zweiten Rasse.

Die Gameten konnten nicht zur parthenogenetischen Entwicklung gebracht werden. Er erhielt wieder aus Zygoten Sporophyten, die Zoosporen entleerten und aus den Zoosporen weibliche und männliche Gametophyten.

E. compressa (L.) GREV. ist in der Regel deutlich von anderen Arten zu unterscheiden. Der Thallus ist röhrenförmig. Äußerlich gleicht sie sehr der Braunalge *Scytosiphon lomentarius*. Es wurden 4 verschiedene Standortrassen untersucht: A. Helgoland-Düne, B. Helgoland-Plankton, C. Helgoland-Westseite, D. Helgoland-Westseite. Das Verhalten der 4 Rassen ist recht verschieden und soll jetzt nacheinander besprochen werden.

a) Rasse A.

Im Juni 1935 wurden von der Düne bei Helgoland mehrere festgewachsene Pflanzen eingesammelt und in Erdschreiberlösung übertragen. Alle Pflanzen, die zur Schwärmerbildung übergingen, entleerten Zoosporen. Die Zoosporen einer Pflanze wurden in Erdschreiberlösung gebracht. Sie entwickelten sich alsbald zu neuen Pflanzen, die Anfang August die schwärmfähige Größe erreicht hatten. Es wurden 68 Einzelpflanzen isoliert, aus denen 3 Tage danach Gameten frei wurden. Da die Gameten einer Pflanze nicht kopulierten, wurden Kombinationen ausgeführt. Zuerst wurden die Gameten der Pflanzen 1—20 untereinander kombiniert (Tab. 17). Nachdem die beiden Geschlechter festgestellt waren, wurden die Gameten der Pflanzen 21—68 mit je einer geschlechtsverschiedenen Gametensorte (1+ und 2—) kombiniert. Im ganzen gehörten 32 Pflanzen dem +-, 36 Pflanzen dem --Geschlecht an. Läge genotypische Geschlechtsbestimmung vor, dann hätten wir ein Spaltverhältnis von 1,06 : 0,94 für $n=68$. Auf jeden Fall ist die Rasse A getrenntgeschlechtlich.

Die Gameten verschiedenen Geschlechts kopulieren unter Gruppenbildung. Die Kopulation verläuft außerordentlich schnell. Abb. 13a—e zeigt Gameten, Kopulationspaare und eine Zygote. Irgendeine deutlich hervortretende Größenverschiedenheit zwischen den Gameten beider Geschlechter war nicht zu beobachten. Um eine statistische Sicherung zu erhalten, wurden von den Pflanzen 1, 3, 4 und 2, 6, 10 je 200 Gameten ausgemessen. Die Ergebnisse sind in Tab. 18 zusammengestellt. Alle 6 Gametensorten haben eine Variationsbreite von 2,8—6,2 μ . Die 6 Mittelwerte schwanken zwischen 4,410 und 4,502 μ . Der größte Unterschied zwischen der +-Gametensorte von 3 und der --Gametensorte von 10 beträgt nur 0,092 μ . *E. compressa*

Tabelle 17.

	1	3	4	5	7	8	9	15	16	18	19	20	2	6	10	11	12	13	14	17
1																				
3	o																			
4	o	o																		
5	o	o	o																	
7	o	o	o	o																
8	o	o	o	o	o	o														
9	o	o	o	o	o	o	o													
15	o	o	o	o	o	o	o	o												
16	o	o	o	o	o	o	o	o	o											
18	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o										
19	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o									
20	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o								
2	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z							
6	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	o						
10	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	o	o					
11	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	o	o	o				
12	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	o	o	o	o			
13	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	o	o	o	o	o		
14	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	o	o	o	o	o	o	
17	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	o	o	o	o	o	o	o
	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40
1	Z	o	Z	Z	o	Z	o	o	Z	Z	Z	o	o	o	Z	Z	o	Z	o	Z
2	o	Z	o	o	Z	o	Z	Z	o	o	o	Z	Z	Z	o	o	Z	o	Z	o
	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60
1	o	Z	Z	o	o	o	Z	Z	o	o	Z	o	Z	Z	o	Z	o	Z	Z	Z
2	Z	o	o	Z	Z	Z	o	o	Z	Z	o	Z	o	o	Z	o	Z	o	o	o
	61	62	63	64	65	66	67	68												
1	o	Z	Z	Z	o	Z	Z	Z												
2	Z	o	o	o	Z	o	o	o												

Tabelle 17. *Enteromorpha compressa* Rasse A. Kombination der Gameten von 68 Einzelpflanzen. Zwischen den Gameten der Pflanzen 1—20 wurden alle möglichen Kombinationen ausgeführt. Die Gameten der Pflanzen 21—68 wurden gegen die beiden geschlechtsverschiedenen Gametensorten 1+ und 2— geprüft.

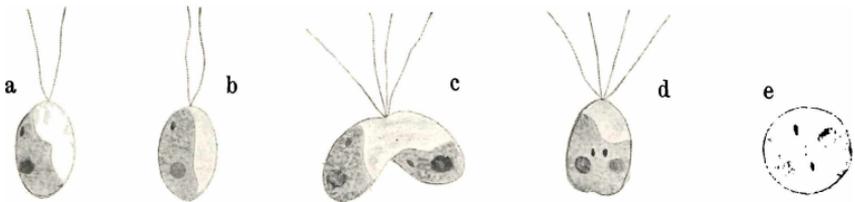


Abb. 13. *Enteromorpha compressa* Rasse A. a, b: Gameten, c, d: Kopulationspaare, e: Zygote. Vergr. 5000 ×.

Rasse A ist also völlig isogam. Die in Tab. 18 angeführten 3+ und 3—-Gametensorten wurden noch ein Jahr lang weitergehalten. Diese Pflanzen entleerten noch 8 mal Gameten. Es war niemals ein Anzeichen von Anisogamie zu beobachten.

Tabelle 18.

	3	3,5	4	4,5	5	5,5	6	Mittelwert
1+	3	12	37	111	31	5	1	4,435
3+	2	15	29	114	34	6		4,502
4+	6	18	25	102	39	8	2	4,455
2—	7	10	32	99	45	4	3	4,473
6—	1	18	35	109	27	9	1	4,435
10—	2	16	36	116	23	6	1	4,410

Tabelle 18. *E. compressa* Rasse A. Messung von je 200 Gameten der 3+-geschlechtlichen Pflanzen 1, 3, 4 und der 3—-geschlechtlichen Pflanzen 2, 6, 10.

Aus den Zygoten der Kombination $1+ \times 2-$ entwickelten sich neue Pflanzen, die Mitte September 1935 Zoosporen entleerten. Die Zoosporen einer Pflanze wurden in Erdschreiberlösung aufgezogen. Die daraus entstandenen Pflanzen bildeten im November 1935 Gameten. 22 Pflanzen konnten geprüft werden. Da gleichzeitig auch die Gametophyten $1+$ und $2-$ der vorigen Generation Gameten entleerten, konnten die Gameten der 22 Pflanzen auch mit diesen beiden Gametensorten kombiniert werden. Das Ergebnis zeigt Tab. 19. 14 Pflanzen sind +-, 8 Pflanzen —-geschlechtlich. Faßt man die Ergebnisse von Tab. 17 und 19 zusammen, dann sind von 90 Pflanzen

Tabelle 19.

	1	4	5	6	10	14	15	22	2	3	7	8	9	11	12	13	16	17	18	19	20	21	
1																							
4	o																						
5	o	o																					
6	o	o	o																				
10	o	o	o	o																			
14	o	o	o	o	o																		
15	o	o	o	o	o	o																	
22	o	o	o	o	o	o	o																
2	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z															
3	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	o														
7	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	o	o													
8	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	o	o	o												
9	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	o	o	o	o											
11	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	o	o	o	o	o										
12	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	o	o	o	o	o	o									
13	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	o	o	o	o	o	o	o								
16	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	o	o	o	o	o	o	o	o							
17	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	o	o	o	o	o	o	o	o	o						
18	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o					
19	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o			
20	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	
21	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o

Tabelle 19. *E. compressa* Rasse A. Kombination der Gameten von 22 Gametophyten der 2. Generation untereinander und mit den Gameten der Pflanze $1+$ und $2-$ der 1. Generation (Tab. 17).

46+-, 44--geschlechtlich. Das entspricht einem Geschlechtsverhältnis von 1,02:0,98. Es sei noch hervorgehoben, daß sich unter den Gameten der 22 Pflanzen der 2. Generation keine Größenunterschiede fanden.

Da die Parthenogametenpflanzen keine Gameten bildeten, mußten zum Nachweis der Geschlechtsbestimmung Tetradenanalysen vorgenommen werden. Es gelang, 8 vollständige Tetraden mit allen 4 Gametophyten und 2 Tetraden mit 3 Gametophyten zu analysieren. Die Gameten dieser Gametophyten wurden mit den Gameten 1+ und 2— der 1. Generation und 10+ und 11— der 2. Generation kombiniert. Das Versuchsprotokoll ist in Tab. 20 wiedergegeben. Unter den 4 Gametophyten der 8 vollständigen Tetraden I—VIII sind stets 2+- und 2--geschlechtlich. Die Rasse A hat also genotypische Geschlechtsbestimmung. Die im vorigen Abschnitt angegebenen Spaltzahlen 1,02:0,98 stimmen damit gut überein.

Die Rasse A ist isogam, getrenntgeschlechtlich und hat genotypische Geschlechtsbestimmung. Der antithetische Generationswechsel ist experimentell nachgewiesen. Gametophyt und Sporophyt stehen auf gleicher Entwicklungshöhe.

Parthenogenese: Alle Gameten vermögen sich ohne Kopulation in Erdschreiberlösung zu normalen *compressa*-Pflanzen zu entwickeln. Die Pflanzen, die Anfang August 1935 aus Gameten aufgezogen wurden, entleerten Ende September nur Zoosporen. Es fiel sofort auf, daß diese Zoosporen viel größer waren als die, die von einem normalen Sporophyten stammten. Das zeigt Abb. 14 a—b schon sehr deutlich. Aus den Zoosporen der Parthenogametenpflanzen entwickelten sich neue Pflanzen, die im September wieder große Zoosporen entleerten. Auch die Pflanzen der folgenden Generationen (Mai 1936, Januar 1937, September 1937) bildeten nur große Zoosporen. Es scheint hier also das gleiche vorzuliegen wie bei *E. intestinalis* Rasse C. In Abb. 15 a sind die Zoosporengrößen von 2 Sporophyten aus dem Generationswechsel dargestellt. Die haploiden Zoosporen haben eine Variationsbreite von 7,8—10,2 μ . Der

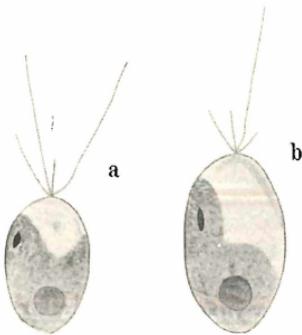


Abb. 14. *Enteromorpha compressa* Rasse A. a: normale Zoospore eines Sporophyten aus dem Entwicklungszyklus, b: große, diploide Zoospore einer Parthenogametenpflanze. Vergr. a 3300 \times , b 2800 \times .

Tabelle 20.

Tetraden- nummer	Gametophyt	1+	10+	2—	11—
I	1	o	o	Z	Z
	2	o	o	Z	Z
	3	Z	Z	o	o
	4	Z	Z	o	o
II	1	o	o	Z	Z
	2	o	o	Z	Z
	3	Z	Z	o	o
	4	Z	Z	o	o
III	1	o	o	Z	Z
	2	o	o	Z	Z
	3	Z	Z	o	o
	4	Z	Z	o	o
IV	1	o	o	Z	Z
	2	o	o	Z	Z
	3	Z	Z	o	o
	4	Z	Z	o	o
V	1	o	o	Z	Z
	2	o	o	Z	Z
	3	Z	Z	o	o
	4	Z	Z	o	o
VI	1	o	o	Z	Z
	2	o	o	Z	Z
	3	Z	Z	o	o
	4	Z	Z	o	o
VII	1	o	o	Z	Z
	2	o	o	Z	Z
	3	Z	Z	o	o
	4	Z	Z	o	o
VIII	1	o	o	Z	Z
	2	o	o	Z	Z
	3	Z	Z	o	o
	4	Z	Z	o	o
IX	1	o	o	Z	Z
	2	o	o	Z	Z
	3	Z	Z	o	o
X	1	o	o	Z	Z
	2	Z	Z	o	o
	3	Z	Z	o	o

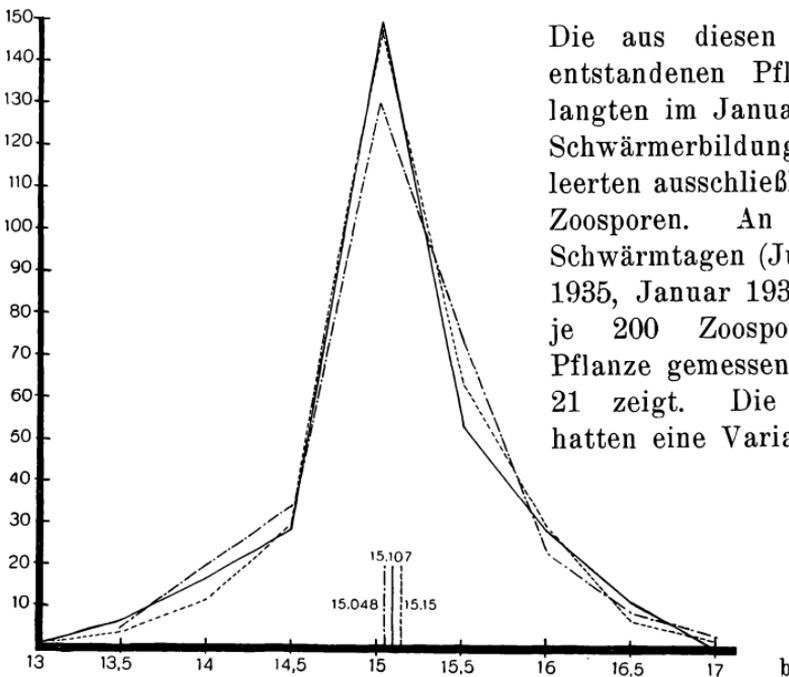
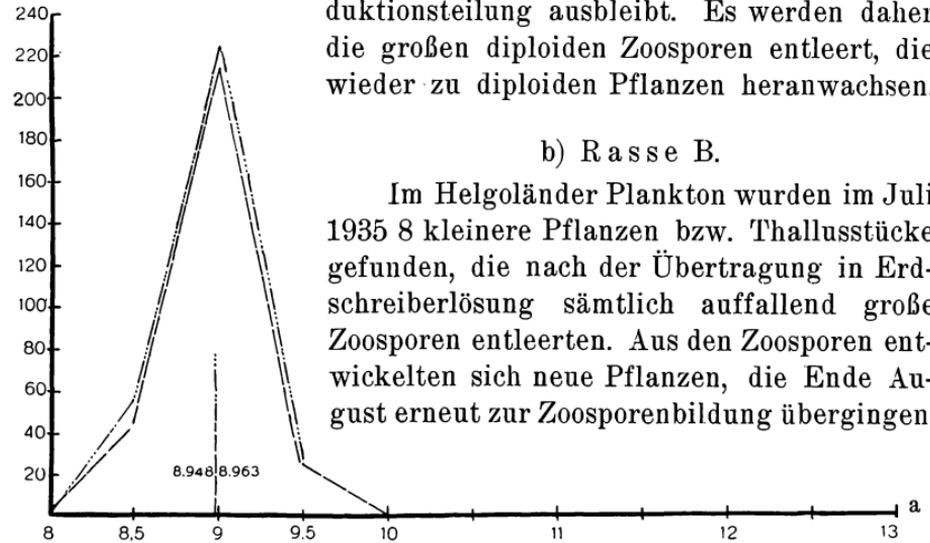
Tabelle 20. *E. compressa* Rasse A. Prüfung der Gametophyten von 10 Tetraden (I—X) gegen 1+- und 2—-Gameten der 1. Generation (Tab. 17) und 10+- und 11—-Gameten der 2. Generation (Tab. 19).

Mittelwert beträgt 8,95 μ . In Abb. 15 b sind die Zoosporengrößen einer +- und einer —-Parthenogametepflanze sowie die der folgenden Generation zu sehen. Sie haben eine Variationsbreite von 12,8—17,2 μ und einen Mittelwert von ungefähr 15,1 μ . Die Zoosporen der Parthenogametengeneration sind also ungefähr 1,7 mal größer als die haploiden Zoosporen der Sporophyten. Die großen Zoosporen der Parthenogametengeneration sind daher als diploid anzusehen. Kugelige Stielzellen wie bei *E. intestinalis* sind bei *E. compressa* nicht vor-

handen. Wir müssen aber auch für diese Art annehmen, daß sie frühzeitig diploid wird und daß bei der Zoosporenbildung die Reduktionsteilung ausbleibt. Es werden daher die großen diploiden Zoosporen entleert, die wieder zu diploiden Pflanzen heranwachsen.

b) Rasse B.

Im Helgoländer Plankton wurden im Juli 1935 8 kleinere Pflanzen bzw. Thallusstücke gefunden, die nach der Übertragung in Erdschreiberlösung sämtlich auffallend große Zoosporen entleerten. Aus den Zoosporen entwickelten sich neue Pflanzen, die Ende August erneut zur Zoosporenbildung übergingen.



Die aus diesen Zoosporen entstandenen Pflanzen gelangten im Januar 1936 zur Schwärmerbildung: sie entleerten ausschließlich wieder Zoosporen. An den drei Schwärmtagen (Juli, August 1935, Januar 1936) wurden je 200 Zoosporen einer Pflanze gemessen, wie Tab. 21 zeigt. Die Zoosporen hatten eine Variationsbreite

Abb. 15. *Enteromorpha compressa* Rasse A. a. 1. Messung von 300 Zoosporen eines normalen Sporophyten aus dem Entwicklungszyklus (— — —), $M = 8,963 \mu$, 2. eines anderen Sporophyten (— · · · — · · —), $M = 8,948 \mu$. b. 3. Messung von 300 Zoosporen einer +-Parthenogametenpflanze (— — —), $M = 15,15 \mu$, 4. einer --Parthenogametenpflanze (— · · · —), $M = 15,048 \mu$, 5. einer Pflanze der folgenden Generation von 4 (— — —), $M = 15,107 \mu$.

von 12,5—17,5 μ , die Mittelwerte liegen bei 15,2 μ . Diese Zoosporen haben genau die gleichen Ausmaße wie die diploiden Zoosporen der Rasse A. Wir können daraus schließen, daß die Rasse B eine Parthenogametengeneration darstellt, daß diese Pflanzen diploid sind und ohne Ablauf der Reduktionsteilung immer wieder diploide Zoosporen entleeren.

Tabelle 21.

Zoosporen vom	13	14	15	16	17	Mittelwert
Juli 1935	4	16	131	41	8	15,165
August 1935	6	12	120	57	5	15,215
Januar 1935	2	10	137	47	4	15,205

Tabelle 21. *E. compressa* Rasse B. Messung von je 200 Zoosporen: 1. einer zoosporenbildenden Standortpflanze, 2. einer Pflanze der 1. Generation, 3. einer Pflanze der 2. Generation.

c) Rasse C.

Ein ganz anderes Verhalten zeigten die in Helgoland auf der Westseite gesammelten Pflanzen der Rasse C. Im Mai 1935 wurden 14 Einzelpflanzen, die von einer etwa 1 qm großen Fläche stammten, in Erdschreiberlösung gebracht. 3 Tage danach entleerten alle 14 Pflanzen Gameten. Die Kombination der Gameten ergab, daß 6 Pflanzen dem +-, 8 Pflanzen dem —-Geschlecht angehörten (Tab. 22). Eine Ausnahme machte nur die Kombination 1×4, die eine ganz schwache Reaktion zeigte. Es entstanden nur 10—20 Zygoten, während

Tabelle 22.

	1	2	4	9	13	14	3	5	6	7	8	10	11	12
1														
2	o													
4	(z)	o												
9	o	o	o											
13	o	o	o	o										
14	o	o	o	o	o									
3	Z	Z	Z	Z	Z	Z								
5	Z	Z	Z	Z	Z	Z	o							
6	Z	Z	Z	Z	Z	Z	o	o						
7	Z	Z	Z	Z	Z	Z	o	o	o					
8	Z	Z	Z	Z	Z	Z	o	o	o	o				
10	Z	Z	Z	Z	Z	Z	o	o	o	o	o			
11	Z	Z	Z	Z	Z	Z	o	o	o	o	o	o		
12	Z	Z	Z	Z	Z	Z	o	o	o	o	o	o	o	o

Tabelle 22. *E. compressa* Rasse C. Kombination der Gameten von 14 am Standort gesammelten Gametophyten. Die Reaktion (z) von 1×4 zeigte ganz schwache Reaktion (vgl. Text).

aus den übrigen positiven Kombinationen Tausende von Zygoten hervorgingen. Die Gameten von 1 und 4 müßten — ihrem sonstigen Verhalten nach — gleichgeschlechtlich sein. Um ein Versehen konnte es sich nicht handeln. Denn gerade diese Kombination wurde daraufhin mehrmals wiederholt. Es wurden auch noch die beiden Gametensorten einzeln geprüft. Gemischtgeschlechtlichkeit lag bestimmt nicht vor. Es lag nahe, hier einen Fall von relativer Sexualität zu vermuten. Es wurden jedoch keine weiteren Versuche angestellt. Die Rasse C ist also getrenntgeschlechtlich.

Schon bei den Kombinationen fiel auf, daß die Kopulationspaare oft aus verschieden großen Gameten zusammengesetzt waren, so daß auf den ersten Blick Anisogamie zu vermuten war. Bei manchen Kombinationen waren jedoch die Gameten jedes Kopulationspaares gleich oder fast gleich groß. Abb. 16, a—d zeigt isogame und ani-

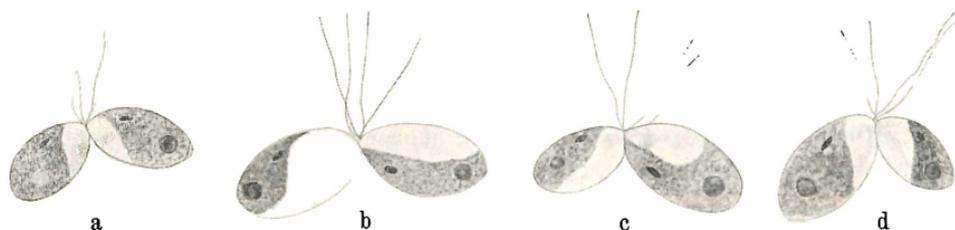


Abb. 16. *Enteromorpha compressa* Rasse C. a, b: Kopulation gleich großer Gameten, c, d: Kopulation verschieden großer Gameten. Vergr. 5000 \times .

sogame Kopulationspaare. Eine Entscheidung, ob Isogamie oder Anisogamie vorlag, konnte nur durch Messung der Gametenlängen (Breite = $\frac{1}{2}$ Länge) getroffen werden. Die Ergebnisse sind in Tab. 23 zusammengestellt. Wir sehen, daß die Mittelwerte zwischen 3,31 und 7,14 μ schwanken. Die Variationsbreite des kleinsten +-Gametophyten ist 2,8—5,2 μ ($M=3,3 \mu$ von 4+), die des kleinsten —-Gametophyten ist genau die gleiche ($M=3,4 \mu$ bei 12—). Die größten +- und —-Gametophyten haben eine Variationsbreite von 5,3—8,7 μ ($M=6,9 \mu$ bei 9+ und $M=7,1 \mu$ bei 11—). Dazwischen liegen alle anderen Werte. Innerhalb beider Geschlechter kommen Pflanzen mit großen und Pflanzen mit kleinen Gameten vor. Würden wir z. B. 4+ mit 12— kombinieren, dann hätten wir Isogamie (von kleinen Gameten); dasselbe wäre der Fall bei den Kombinationen 14+ \times 6—, 13+ \times 10—, 9+ \times 11— von großen Gameten). Würden wir aber 4+ und 11— zusammengeben, ebenso 9+ und 12—, dann hätten wir deutliche Anisogamie vor uns. Die Mittelwerte der +-Gameten steigen von 3,3 über 4,9—5,4—6,3—6,4 bis auf 6,9 μ , die der —-Gameten von 3,4

über 4,4—4,5—4,8—5,4—6,0—6,1 bis auf 7,1 μ . In Abb. 17 sind die Messungen von 4+ und 12— (kleine Gameten) und von 9+ und 11— (große Gameten) wiedergegeben. Die großen +-Gameten von 9 sind im Durchschnitt etwas über 2 mal größer als die kleinen —-Gameten von 12. Ebenso sind die großen —-Gameten von 11 über 2 mal größer als die kleinen Gameten von 12— und 4+. Überblickt man diese gleitende Reihe, so wird man

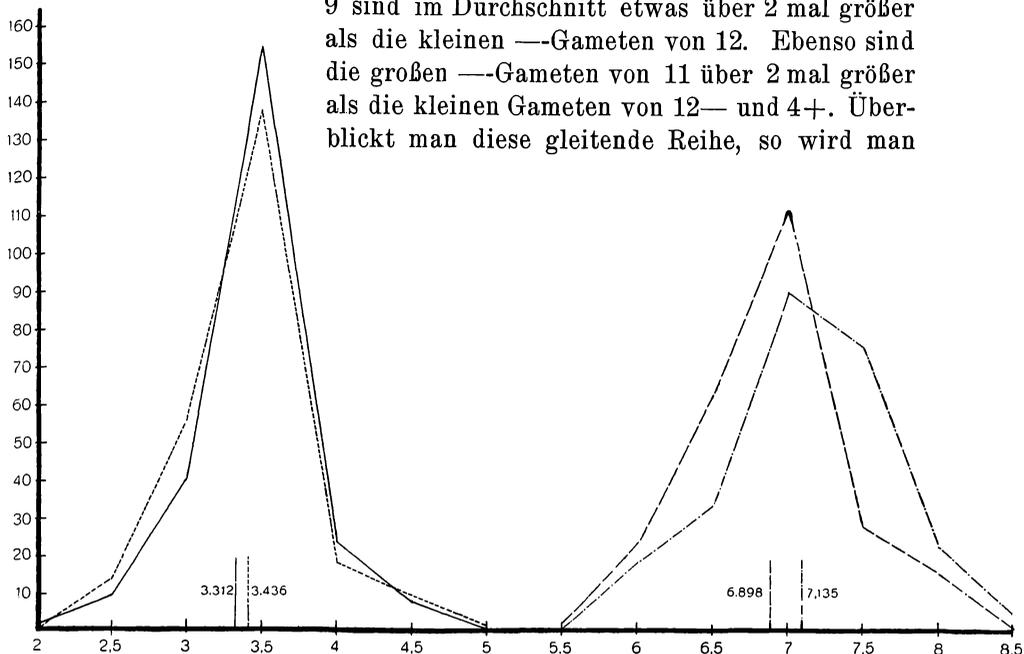


Abb. 17. *Enteromorpha compressa* Rasse C. Die extremen Größenklassen der Gameten von Tab. 23. 4+ (—), 9+ (---), 11— (-.-.-), 12— (----).

Tabelle 23.

	2,0	2,5	3,0	3,5	4,0	4,5	5,0	5,5	6,0	6,5	7,0	7,5	8,0	8,5	Mittelwert
4+	2	10	41	154	24	8	1								3,312
12—	1	14	56	138	19	10	2								3,436
3—			2	14	42	154	29	8	1						4,444
5—			6	12	35	130	51	14	2						4,500
6—			1	4	29	96	86	25	8	1					4,768
14+				1	18	51	133	34	10	3					4,946
10—					4	28	53	109	36	17	3				5,416
13+					2	17	42	153	29	6	1				5,425
8—						1	15	47	148	29	8	2			6,022
7—						2	10	29	140	56	12	1			6,056
1+							6	19	66	114	38	6	1		6,358
2+							3	17	51	145	29	4	1		6,392
9+								3	24	63	112	29	17		6,898
11—								1	19	34	90	76	24	6	7,135

Tabelle 23. *E. compressa* Rasse C. Messung von je 250 Gameten der Pflanzen 1—14 (Tab. 22).

in der Ansicht bestärkt, daß die Größenunterschiede der Gameten kaum erblich sein werden, zumindestens läßt sich jetzt schon sagen, daß sie nichts mit dem Geschlecht zu tun haben, trotzdem sich die Extremen statistisch sichern ließen.

Die Gameten der Rasse C haben die Fähigkeit, sich parthenogenetisch zu neuen Gametophyten zu entwickeln. Aus jedem Gameten geht ein haploider Gametophyt hervor, der Gameten des gleichen Geschlechts (des Geschlechts, das der Ausgangsgamet hatte) entleert. Von 4+ ($M=3,3 \mu$) und 11— ($M=7,1 \mu$) wurden u. a. in Erdschreiber-

Tabelle 24.

		2+	14+	3—	8—	11—
4+	I	o	o	Z	Z	Z
	II	o	o	Z	Z	Z
	III	o	o	Z	Z	Z
	IV	o	o	Z	Z	Z
	V	o	o	Z	Z	Z
	VI	o	o	Z	Z	Z
	VII	o	o	Z	Z	Z
	VIII	o	o	Z	Z	Z
	IX	o	o	Z	Z	Z
	X	o	o	Z	Z	Z
	XI	o	o	Z	Z	Z
	XII	o	o	Z	Z	Z
	XIII	o	o	Z	Z	Z
	XIV	o	o	Z	Z	Z
	XV	(z)	o	Z	Z	z
	XVI	o	o	Z	Z	Z
	XVII	o	o	Z	Z	Z
	XVIII	o	o	Z	Z	Z
	XIX	o	o	Z	Z	Z
	XX	o	o	Z	Z	Z
	XXI	o	o	Z	Z	Z
11—	a	Z	Z	o	o	o
	b	Z	Z	o	o	o
	c	Z	Z	o	o	o
	d	Z	Z	o	o	o
	e	Z	Z	o	o	o
	f	Z	Z	o	o	o
	g	Z	Z	o	o	o
	h	Z	Z	o	o	o
	i	Z	Z	o	o	o
	k	Z	Z	o	o	o
	l	Z	Z	o	o	o
	m	Z	Z	o	o	o
	n	Z	Z	o	o	o

Tabelle 24. *E. compressa* Rasse C. Kombination der Gameten von 2+, 14+, 3—, 8—, 11— (Tabelle 22) mit den Gameten der 21 Parthenogametenpflanzen von 4+ (I—XXI) und den Gameten der 13 Parthenogametenpflanzen von 11— (a—n). o = keine Kopulationen, Z = Kopulationen und Zygotenbildung (unter Gruppenbildung), (z) = keine Gruppenbildung, nur wenige Kopulationen, z = keine Gruppenbildung, aber eine größere Zahl von Zygoten ($2+ \times XV$ und $11- \times XV$).

lösung Parthenogametenaufzuchten angelegt. Als diese Pflanzen im Juli 1935 groß genug waren, wurden von jeder Herkunft je 25 Gametophyten übertragen. 21 Pflanzen von 4+ und 13 Pflanzen von 11— entleerten 3 Tage danach Gameten. Am gleichen Tageschwärmten auch die Stammpflanzen 2+, 14+, 3—, 8— und 11—. Durch Kombinationen konnte daher das Geschlecht der Parthenogametepflanzen festgestellt werden. Die Ergebnisse sind in Tab. 24 zusammengestellt. Die Gameten von I—XXI (von 4+) sind alle +-geschlechtlich, die von a—n (von 11—) sind alle —-geschlechtlich. Durch diese Parthenogametenaufzuchten ist nachgewiesen, daß die Rasse C genotypische Geschlechtsbestimmung hat. Eine Ausnahme machten nur die Gameten von XV. Sie kopulierten ganz schwach mit 2+-Gameten, so daß nur einige Zygoten entstanden. Außerdem war die Reaktion zwischen XV+ und 11— äußerst schwach, aber etwas stärker als XV+ × 2+. Da gerade sehr viele Gameten zur Verfügung standen, wurden diese Kombinationen mit XV+ mehrmals wiederholt, wie Tab. 25 zeigt. Ganz normal verliefen die Kombinationen 3, 5, 7. Bei 1, 4, 6 und 8 gab es eine äußerst schwache relativ sexuelle Reaktion zwischen XV und 2+, bei den Kombinationen 1, 2 und 6 war die Reaktion zwischen den geschlechtsverschiedenen Gameten XV+ und 11— stark herabgesetzt. Die verschieden starken Reaktionen sind nicht durch Zusammengeben verschieden großer Gametenmengen bedingt. Eine genauere Analyse konnte jedoch nicht vorgenommen werden. Während des Transportes von Helgoland nach Berlin sind gerade die Zygotenaufzuchten aus diesen Kombinationen abgestorben.

Tabelle 25.

		+	+	—	—	—
		2	14	3	8	11
XV	1	(z)	o	Z	Z	z
	2	o	o	Z	Z	z
	3	o	o	Z	Z	Z
	4	(z)	o	Z	Z	Z
	5	o	o	Z	Z	Z
	6	(z)	o	Z	Z	z
	7	o	o	Z	Z	Z
	8	(z)	o	Z	Z	Z

Tabelle 25. *E. compressa* Rasse C. 8 aufeinanderfolgende Kombinationsversuche zwischen den Gameten von XV und den Gameten von 2+, 14+, 3—, 8—, 11— (sonst wie Tab. 24).

Bei jeder Pflanze I—XXI und a—n wurde die Länge von 200 Gameten bestimmt. Für die Pflanzen I—XXI sind die Ergeb-

nisse in Tab. 26, für die Pflanzen a—n in Tab. 27 zusammengestellt. Die Mittelwerte der + -geschlechtlichen Pflanzen I—XXI schwanken zwischen 3,4 und 7,2 μ . Ebenso liegen die Mittelwerte der —geschlechtlichen Pflanzen a—n zwischen 3,4 und 7,2 μ . Die Größenverschiedenheit der Gameten ist also nicht erblich festgelegt. Das

Tabelle 26.

	2,0	2,5	3,0	3,5	4,0	4,5	5,0	5,5	6,0	6,5	7,0	7,5	8,0	8,5	9,0	Mittelwert
VII	1	7	38	121	27	5	1									3,463
I		12	36	95	45	9	3									3,530
XIII		2	9	46	91	36	15	1								3,998
III		3	10	36	77	51	19	4								4,090
VIII		1	8	16	106	58	10	1								4,115
XII			3	19	49	108	15	4	2							4,333
II			1	12	34	117	26	9	1							4,465
V				2	18	46	97	26	9	2						4,905
XIX				1	11	33	90	42	19	4						5,085
IX					7	28	79	50	29	6	1					5,220
XVIII					4	15	37	111	22	9	2					5,418
X					3	19	32	87	40	16	3					5,505
XVI					1	8	17	75	58	29	7	1				5,653
IV						3	29	41	93	22	10	2				5,850
XXI						2	15	31	115	24	9	4				5,968
XIV						1	11	25	114	31	13	5				6,055
XV						1	8	17	78	60	29	6	1			6,260
VI							5	19	44	88	31	11	2			6,405
XX							1	12	25	100	40	18	4			6,590
XVII								1	3	52	116	22	5	1		6,935
XI									1	15	98	69	12	4	1	7,230

Tabelle 26. *E. compressa* Rasse C. Die Größe von je 200 Gameten der Pflanzen I—XXI, die sich parthenogenetisch aus 4+-Gameten (Tab. 23) entwickelt haben.

Tabelle 27.

	2,0	2,5	3,0	3,5	4,0	4,5	5,0	5,5	6,0	6,5	7,0	7,5	8,0	8,5	Mittelwert
l	1	9	24	141	21	3	1								3,413
e	1	17	34	91	46	8	3								3,500
k		3	28	51	102	11	4	1							3,765
a		2	19	31	121	17	8	2							3,910
i			4	18	35	117	16	9	1						4,385
c			3	22	39	94	26	14	2						4,420
b			1	12	28	61	51	33	14	1					4,770
n				2	16	36	106	27	12	1					4,950
h					12	28	103	34	14	8	1				5,095
d					1	12	23	127	25	10	2				5,403
m					1	7	18	29	103	39	12				6,240
f						1	4	14	26	126	19	8	2		6,423
g								1	4	12	94	79	8	2	7,195

Tabelle 27. *E. compressa* Rasse C. Die Größe von je 200 Gameten der Pflanzen a—n, die sich parthenogenetisch aus 11—-Gameten (Tab. 23) entwickelt haben.

zeigt besonders deutlich das Verhalten der Pflanze 4+, die sehr häufig Gameten entleerte. Dadurch konnte die Gametengröße im Juni, Juli, Anfang und Ende August und im September 1935 gemessen werden. Abb. 18 zeigt sehr eindrucksvoll, wie verschieden die Gametengrößen einer Pflanze an verschiedenen Schwärmtagen sein kann, trotzdem alle Pflanzen stets in Erdschreiberlösung kultiviert wurden. Die oben erwähnte Anisogamie wird also nur vorgetäuscht. Man kann sich aber vorstellen, wie aus solchen variablen Formen durch Mutationen leicht erblich festgelegte Anisogamie entstehen kann.

Zygoten der Kombination 4+ × 11— und 9+ × 12— wurden zur Entwicklung gebracht. Im Juli

1935 entleerten diese Pflanzen Zoosporen. Es wurden von je einer Pflanze der beiden Kombinationen Zoosporen-

aufzuchten angelegt. Im September 1935 gingen die entstandenen Gametophyten in Schwärmerbildung über. Von der ersten Kombination schwärmten 8, von der zweiten 12 Pflanzen. Die Ergebnisse sind den Tab. 28 und 29 zu entnehmen. Zusammen entstanden 11+- und 9—-geschlechtliche Gametophyten. Die extremen Gametengrößen aller 20 Pflanzen waren 1,8 und 8,7 μ .

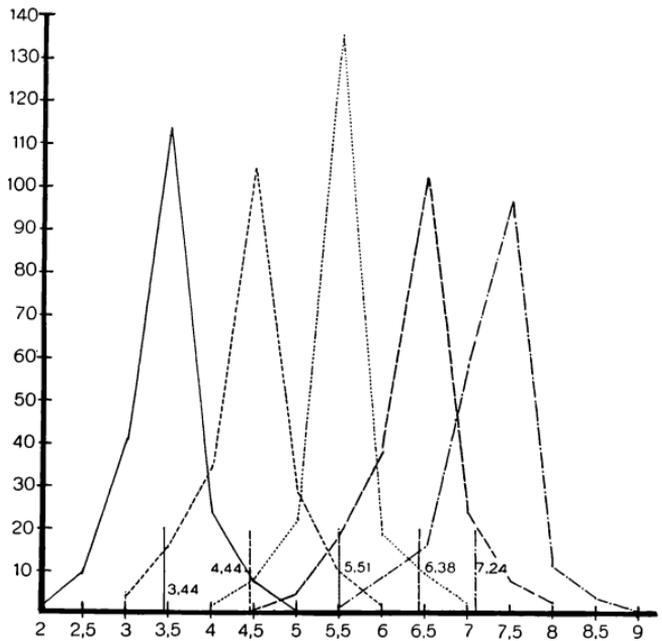


Abb. 18. *Enteromorpha compressa* Rasse C. Pflanze 4+. Die Gametengröße zu verschiedenen Entleerungszeiten. 1. (—), $M = 3,44 \mu$, Juni 1935, 2. (— — —), $M = 6,385 \mu$, Juli 1935, 3. (— — —), $M = 4,44 \mu$, Anfang August 1935, 4. (- · - · -), $M = 7,234 \mu$, Ende August 1935, 5. (· · · · ·), $M = 5,51 \mu$, September 1935.

d) Kreuzung Rasse A × Rasse C.

Es ist möglich gewesen, die Rasse A mit der Rasse C zu kreuzen. Beide Rassen sind getrenntgeschlechtlich und haben genotypische Geschlechtsbestimmung. Sie unterscheiden sich im Verhalten der

Tabelle 28.

	1	3	4	6	2	5	7	8	4+	11—
1									o	Z
3	o								o	Z
4	o	o							o	Z
6	o	o	o						o	Z
2	Z	Z	Z	Z					Z	o
5	Z	Z	Z	Z	o				Z	o
7	Z	Z	Z	Z	o	o			Z	o
8	Z	Z	Z	Z	o	o	o		Z	o

Tabelle 28. *E. compressa* Rasse C. Prüfung von 8 Gametophyten von 4+ × 11—. Kombination der 8 Gametensorten untereinander und mit 4+- und 11—-Gameten.

Tabelle 29.

	1	2	3	7	9	11	12	4	5	6	8	10	4+	11—
1													o	Z
2	o												o	Z
3	o	o											o	Z
7	o	o	o										o	Z
9	o	o	o	o									o	Z
11	o	o	o	o	o								o	Z
12	o	o	o	o	o	o							o	Z
4	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z						Z	o
5	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	o					Z	o
6	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	o	o				Z	o
8	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	o	o	o			Z	o
10	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	o	o	o	o		Z	o

Tabelle 29. *E. compressa* Rasse C. Prüfung von 12 Gametophyten von 9+ × 12—. Kombination der 12 Gametensorten untereinander und mit 4+- und 11—-Gameten.

Parthenogametenpflanzen. Die Parthenogametenpflanzen der Rasse A werden frühzeitig diploid und entleeren diploide Zoosporen, die der Rasse C stellen normale haploide Gametophyten dar. Die Gameten der Rasse A haben eine konstante Größe ($M = 4,455 \mu$), die Gameten der Rasse C haben die eben beschriebene vorgetäuschte Anisogamie. Analysiert wurde nur das parthenogenetische Verhalten.

Es wurden — Gameten der Rasse A (Pflanze 2, Tab. 17) mit + Gameten der Rasse C (Pflanze 4, Tab. 22) im Juni 1935 kombiniert. Aus den Zygoten entwickelten sich neue Pflanzen, die Ende Juli Zoosporen entleerten. Die Zoosporen eines Sporophyten wurden zur Aufzucht gebracht. Die aus diesen entstandenen Gametophyten bildeten Anfang August 1935 Gameten. Es konnten 124 einzelne Gametophyten geprüft werden. Das Geschlecht wurde durch 2 geschlechtsverschiedene Gametensorten der Rasse C (4+ und 11—) bestimmt. Unter den 124 Pflanzen waren 61+- und 63—-geschlechtlich. Darauf

kamen von jeder der 124 Pflanzen Gameten in Erdschreiberlösung. Mitte September wurden die Parthenogametenpflanzen übertragen. Die Parthenogametenpflanzen aus 59 Gametophyten entleerten ausschließlich Zoosporen, die eine Größe von 13—17 μ hatten. Dagegen waren die Zoosporen, die Ende Juli aus den Sporophyten hervorgingen (des Bastards), nur 8—10 μ groß. Es handelt sich bei den 59 Pflanzen also um diploide Zoosporen. Die Parthenogametenpflanzen aus 65 Gametophyten bildeten nur zweigeißelige Gameten, und zwar waren unter den 65 Gametophyten 32+- und 33—-geschlechtlich. Welches Geschlecht die diploiden Parthenogametenpflanzen haben, können wir nicht feststellen, aber aus dem bisherigen gut berechnen, wie es Tab. 30 zeigt. Die Geschlechtszahlen sind 61+ und 63—, die Parthenogenesezahlen 65 mit normaler Parthenogenese (N), 59 mit Aufregulierung zur Diploidie (n) (Tab. 30 1—4). Von den 65 N-Pflanzen waren 32+- und 33—-geschlechtlich (5,6), dann müssen von den 59 n-Pflanzen 29+- und 30—-geschlechtlich sein. Das gleiche zeigten auch 10 Tetradenanalysen (Tab. 31). Die Tetraden 1, 2, 5, 6, 10 lieferten 2+-geschlechtliche Gametophyten mit normaler Parthenogenese (N) und 2—-geschlechtliche Gametophyten mit Aufregulierung (n), die Tetraden 3, 4, 7, 8, 9 dagegen 2+ -geschlechtliche n- und 2—-geschlechtliche N-Gametophyten. Daraus ergibt sich, daß das Parthenogeneseverhalten erblich ist. Die Aufregulierung der Chromosomenzahl bei den Parthenogametenpflanzen der Rasse A ist also erblich bedingt.

Tabelle 30.

	+ Gameto- phyt +	— Gameto- phyt —	Normale Partheno- genese N	Aufregu- lierung n	+N	—N	+n	—n
Zahl d. Pflanzen	61	63	65	59	32	33	29	30
Spalt- zahlen	0,98	1,02	1,05	0,95	1,03	1,08	0,94	0,95

Tabelle 30. *E. compressa* Rasse A \times Rasse C. Ergebnis der Kreuzung bei der Analyse von 124 Gametophyten (Feststellung des Geschlechts + oder —) normale Parthenogenese N oder Aufregulierung der Chromosomenzahl n).

e) Rasse D.

Im Juli 1935 wurden auf der Helgoländer Düne 6 Pflanzen eingesammelt, die während des Hochwassers angeschwemmt waren. In Erdschreiberlösung entleerten diese Pflanzen Gameten. Die Gameten

Tabelle 31.

Tetrade	Gametophyt	Geschlecht	Parthenogenese
1	a	+	N
	b	+	N
	c	—	n
	d	—	n
2	a	+	N
	b	+	N
	c	—	n
	d	—	n
3	a	+	n
	b	+	n
	c	—	N
	d	—	N
4	a	+	n
	b	+	n
	c	—	N
	d	—	N
5	a	+	N
	b	+	N
	c	—	n
	d	—	n
6	a	+	N
	b	+	N
	c	—	n
	d	—	n
7	a	+	n
	b	+	n
	c	—	N
	d	—	N
8	a	+	n
	b	+	n
	c	—	N
	d	—	N
9	a	+	n
	b	+	n
	c	—	N
	d	—	N
10	a	+	N
	b	+	N
	c	—	n
	d	—	n

Tabelle 31. *E. compressa* Rasse A × Rasse C. Ergebnis von 10 Tetradenanalysen, sonst wie Tab. 30.

von 5 Pflanzen gehörten dem einen, die von einer Pflanze dem anderen Geschlecht an. Aus den Zygoten entstanden neue Pflanzen, die im August Zoosporen bildeten. Es wurden von den Zoosporen einer Pflanze Aufzuchten angelegt. Ende September gingen aus 4 Pflanzen Gameten hervor: die Gameten einer Pflanze gehörten dem einen, die von 3 Pflanzen dem anderen Geschlecht an. Da gleichzeitig auch die 6 Stammpflanzen Gameten entleerten, konnten alle Kombinationen vorgenommen werden (Tab. 32).

Tabelle 32.

	1	3	4	5	6	2	II	I	III	IV
1							o	Z	Z	Z
3	o						o	Z	Z	Z
4	o	o					o	Z	Z	Z
5	o	o	o				o	Z	Z	Z
6	o	o	o	o			o	Z	Z	Z
2	Z	Z	Z	Z	Z		Z	o	o	o
II							Z			
I							Z			
III							Z	o		
IV							Z	o	o	

Tabelle 32. *E. compressa* Rasse D. Kombination der Gameten der 6 Stamm-
pflanzen 1—6 untereinander, der 4 Gametophyten der 2. Generation I—IV unter-
einander und die Kombination von 1—6 mit I—IV.

Die Gameten der Rasse D waren nicht zur parthenogenetischen
Entwicklung zu bringen. Im Juli und August 1935 angesetzte Ver-
suche in den verschiedensten Lösungen und unter den verschie-
densten Bedingungen verliefen ergebnislos. Zum Nachweis der Ge-
schlechtsbestimmung wurden 3 Tetraden analysiert. 2 Tetraden
lieferten alle 4 Gametophyten, bei der 3. Tetrade hatten sich nur
3 Gametophyten entwickelt. Unter den 4 Gametophyten der beiden
vollständigen Tetraden waren 2+- und 2--geschlechtlich. Wenn
die Zahl auch sehr gering ist, dürfen wir daraus doch auf geno-
typische Geschlechtsbestimmung schließen.

Tabelle 33.

	5,6	6,0	6,5	7,0	7,5	8,0	Mittelwert
1+	4	29	96	56	14	1	6,625
3+	2	28	94	66	10		6,635
4+	1	19	113	46	18	3	6,675
5+	8	16	107	58	9	2	6,625
6+	5	12	125	44	14		6,630
2—	3	32	80	60	21	4	6,690
II+	1	19	123	39	16	2	6,640
I—	6	20	104	51	18	1	6,645
III—	4	15	105	52	24		6,693
IV—	1	18	104	58	17	2	6,695

Tabelle 33. *E. compressa* Rasse D. Messung von je 200 Gameten der Standort-
pflanzen 1—6 und der 4 Gametophyten der 2. Generation I—IV.

Die Gameten hatten nicht die große Variabilität wie bei der
Rasse C. Tab. 33 zeigt die Gametenmessungen der 6 Stamm-
pflanzen 1—6 und der Gametophyten der 2. Generation I—IV. Die Varia-
tionsbreite liegt zwischen 5,3 und 8,2 μ , die Mittelwerte schwanken

zwischen 6,625 und 6,695 μ . Der größte Unterschied beträgt also nur 0,07 μ .

Die Rasse D ist getrenntgeschlechtlich und hat genotypische Geschlechtsbestimmung. Die Kopulation verläuft isogam. Die Gameten sind nicht befähigt, sich parthenogenetisch zu entwickeln.

f) Kreuzung Rasse A \times Rasse D.

Die eingehendste Analyse war bei der Kreuzung der beiden Rassen A und D möglich. Die beiden Rassen unterscheiden sich in folgendem:

1. Gametengröße: Die Gameten der Rasse A haben eine Variationsbreite von 2,8—6,2 μ mit einem Mittelwert von 4,44 μ , die der Rasse D eine Variationsbreite von 5,3—8,2 μ mit $M=6,66 \mu$. Abb. 19 zeigt die Unterschiede deutlich. Die Gameten der Rasse D sind 1,5 mal größer als die Gameten der Rasse A. Die Gametengröße der Rasse wird im folgenden mit G_{A} , die der Rasse D mit G_{D} bezeichnet.

2. Parthenogenese: Die Gameten der Rasse A vermögen sich parthenogenetisch zu entwickeln (P_A), die der Rasse D sind dazu nicht befähigt (P_D).

3. Verhalten der Parthenogametenpflanzen: Die Parthenogametenpflanzen der Rasse A werden durch Aufregulierung der Chromosomenzahl diploid und entleeren ohne Reduktionsteilung diploide Zoosporen (D_A). Aus der Kreuzung Rasse A \times C haben wir gesehen, daß diese Fähigkeit zur Aufregulierung erblich ist. Ob die Rasse D, von der wir ja keine Parthenogametenpflanzen kennen, irgendein Allel zu D_A hat — es wäre D_D zu nennen — wissen wir nicht.

4. Geschlecht: Es wurde nur die Kombination A+ \times D— analysiert. Als 4. Eigenschaft haben wir also das Geschlecht der Gameten zu analysieren, A mit dem Realisator $F_A(+)$, D mit $M_D(-)$.

Die Kreuzung lautet also, wenn wir die Symbole einführen:

$$F_A G_A P_A D_A \times M_D G_D P_D (D_D).$$

Alle Symbole werden groß geschrieben, da wir über Dominanz und Rezessivität keine Aussage machen können; denn es handelt sich um Haplontenmerkmale.

Zur Kreuzung wurden +-Gameten von A mit —-Gameten von D kombiniert. Mitte August 1935 entleerten die aus den Zygoten entstandenen Bastardsporophyten Zoosporen. Alle Analysen beziehen sich auf die Zoosporen eines dieser Sporophyten. Es wurden Tetradenanalysen und Massenanalysen aus Zoosporen vorgenommen. Der verwendete Sporophyt ging fast ganz in Zoosporenbildung auf. Als

die Gameten jedes der 333 Gametophyten zu messen. Zur Feststellung der Gametengröße wurde eine andere Methode benutzt, die größte Einfachheit mit genügender Sicherheit verband. Die Gameten wurden durch Membranfilter von 2μ Porenweite gesaugt. Zur Filtration wurden 2 BUWA-Apparate der Membranfiltergesellschaft Göttingen verwendet. Die Filter waren auf 2μ maximale Porenweite geeicht. Filtriert man durch diese Filter Gameten der Rasse D, so geht nicht ein einziger Gamet durch die Poren hindurch. Die D-Gameten sind $5,3$ — $8,2 \mu$ lang und $2,7$ — $4,1 \mu$ breit. Filtriert man dagegen A-Gameten durch diese Filter, dann gelangt ein Teil der Gameten durch diese Filter. Die A-Gameten sind $2,8$ — $6,2 \mu$ lang und $1,4$ — $3,1 \mu$ breit. Alle Gameten, die eine Breite von 2 und weniger als 2μ haben, müssen diese Filter passieren. Es brauchte nicht einmal für jede Filtration ein neues Filter benutzt werden; war eine Filtration beendet, dann wurde der Apparat kurz mit Äther gereinigt, destilliertes Wasser hindurchgesaugt und dann war er wieder gebrauchsfertig. Jede Filtration dauerte 3 Minuten. Da außerdem 2 Apparate zur Verfügung standen, konnten in kürzester Zeit viele Filtrationen ausgeführt werden. Die Filtrationen konnten während der Prüfung des Geschlechts durchgeführt werden. Die durchgesaugte Flüssigkeit von jeder Gametensorte kam in kleine Gläschen und wurde später durchgesehen, ob Zellen darin waren oder nicht. Außerdem mußte noch das parthenogenetische Verhalten geprüft werden. Die 333 Gametophyten befanden sich zur Gametenbildung in BOVERI- oder ESMARCH-Schälchen. Die Gameten, die nicht zu den Kombinationen und zu den Filtrationen verwendet wurden, blieben in den Schalen. Es mußte zunächst festgestellt werden, in welchen Schalen sich die Gameten parthenogenetisch entwickelten und in welchen nicht. Das konnte nach 10—14 Tagen leicht festgestellt werden. Denn nur die Schalen, in denen junge Pflanzen vorhanden waren, hatten Parthenogenese der Gameten. Schließlich mußte noch festgestellt werden, ob die Parthenogametenpflanzen Gametophyten darstellen oder ob sie durch Aufregulierung diploid geworden sind. Nach 3—4 Wochen konnte diese Prüfung vorgenommen werden. Dazu wurden die Parthenogametenpflanzen aus den alten Kulturschalen in frische Erdschreiberlösung übertragen. Es konnte dann nach der Schwärmerbildung festgestellt werden, ob Gameten (aus haploiden Gametophyten), haploide oder diploide Zoosporen gebildet werden. Wir wissen, daß die haploiden Zoosporen der Rasse A $7,8$ — $10,2 \mu$ lang sind ($M=8,95 \mu$); die diploiden Zoosporen sind $12,8$ — $17,2 \mu$ lang ($M=15,1 \mu$). Diese Unterschiede können schon ohne genaue Messung

festgestellt werden. Denn die diploiden Zoosporen sind durchschnittlich 6μ größer als die haploiden. Von der Rasse D kennen wir nur haploide Zoosporen. Sie sind genau so groß wie die haploiden Zoosporen der Rasse A.

Das eindeutigste Ergebnis zeigten die 32 Tetradenanalysen, wie Tab. 34 zu entnehmen ist. Es traten nur Zweiertypen auf: 2 Gametophyten einer Tetrade gehörten der einen, 2 der anderen Konstitution an. Im ganzen entstanden 8 verschiedene Tetradentypen.

Tabelle 34.

Tetrade	Geschlecht		Gameten- größe		Parthenogenese- fähigkeit			Zoosporen- größe		Formel		
	Kombination		klein	groß	vor- handen	fehlt		$\geq 13\mu$	$\leq 10\mu$			
	×+	×-										
I a	o	Z	+ F	×		Ga _A	×		Pa	×		FGa _A Pa _D Da
b	o	Z	+ F	×		Ga _A	×		Pa	×		FGa _A Pa _D Da
c	Z	o	- M		×	Ga _D		×	Pd			MGa _D Pd(D _D)
d	Z	o	- M		×	Ga _D		×	Pd			MGa _D Pd(D _D)
II a	o	Z	+ F		×	Ga _D	×		Pa	×		FGa _D Pa _D Da
b	o	Z	+ F		×	Ga _D	×		Pa	×		FGa _D Pa _D Da
c	Z	o	- M	×		Ga _A		×	Pd			MGa _A Pd(D _D)
d	Z	o	- M	×		Ga _A		×	Pd			MGa _A Pd(D _D)
III a	o	Z	+ F	×		Ga _A	×		Pa		×	FGa _A Pa _D Dd
b	o	Z	+ F	×		Ga _A	×		Pa		×	FGa _A Pa _D Dd
c	Z	o	- M		×	Ga _D		×	Pd			MGa _D Pd(D _A)
d	Z	o	- M		×	Ga _D		×	Pd			MGa _D Pd(D _A)
IV a	o	Z	+ F	×		Ga _A		×	Pa			FGa _A Pa _D (D _A)
b	o	Z	+ F	×		Ga _A		×	Pa			FGa _A Pa _D (D _A)
c	Z	o	- M		×	Ga _D	×		Pa		×	MGa _D Pa _D Dd
d	Z	o	- M		×	Ga _D	×		Pa		×	MGa _D Pa _D Dd
V a	o	Z	+ F		×	Ga _D	×		Pa		×	FGa _D Pa _D Dd
b	o	Z	+ F		×	Ga _D	×		Pa		×	FGa _D Pa _D Dd
c	Z	o	- M	×		Ga _A		×	Pd			MGa _A Pd(D _A)
d	Z	o	- M	×		Ga _A		×	Pd			MGa _A Pd(D _A)
VI a	o	Z	+ F	×		Ga _A		×	Pd			FGa _A Pa _D (D _D)
b	o	Z	+ F	×		Ga _A		×	Pd			FGa _A Pa _D (D _D)
c	Z	o	- M		×	Ga _D	×		Pa	×		MGa _D Pa _D Da
d	Z	o	- M		×	Ga _D	×		Pa	×		MGa _D Pa _D Da
VII a	o	Z	+ F		×	Ga _D		×	Pd			FGa _D Pd(D _A)
b	o	Z	+ F		×	Ga _D		×	Pd			FGa _D Pd(D _A)
c	Z	o	- M	×		Ga _A	×		Pa		×	MGa _A Pa _D Dd
d	Z	o	- M	×		Ga _A	×		Pa		×	MGa _A Pa _D Dd
VIII a	o	Z	+ F		×	Ga _D		×	Pd			FGa _D Pd(D _D)
b	o	Z	+ F		×	Ga _D		×	Pd			FGa _D Pd(D _D)
c	Z	o	- M	×		Ga _A	×		Pa	×		MGa _A Pa _D Da
d	Z	o	- M	×		Ga _A	×		Pa	×		MGa _A Pa _D Da

Tabelle 34. *E. compressa* Rasse A × Rasse D. Ergebnis von 32 Tetradenanalysen. Es entstanden die 8 verschiedenen Tetradentypen I—VIII. Der Analysengang und die Bezeichnungen sind im Text beschrieben. Es entstand Tetradentyp I bei den Tetraden 3, 5, 20, 32, II bei 8, 14, 17, 30, III bei 1, 6, 21, IV bei 11, 16, 26, V bei 2, 12, 19, VI bei 7, 15, 22, 29, 31, VII bei 9, 18, 24, 27, VIII bei 4, 10, 13, 23, 25, 28.

Betrachten wir zuerst das Geschlecht, dann sind von den 4 Gametophyten jeder Tetrade stets 2+- und 2--geschlechtlich. 2 haben also den Realisator F, 2 haben M. Irgendwelche Ausnahmen sind bei den Tetradenanalysen und Massenanalysen nicht aufgetreten. Es ist daher möglich, daß das Realisatorenpaar F—M Allele sind.

Stets haben 2 Gametophyten jeder Tetrade große Gameten (G_{AD}), 2 haben kleine Gameten (G_{A}). Die verschiedenen Gametengrößen treten in beiden Geschlechtern auf. FG_{AD} bei den Tetradentypen II a b, V a b, VII a b, VIII a b, FG_{A} bei I a b, III a b, IV a b, VI a b.

Die Gameten von 2 Gametophyten jeder Tetrade sind zur Parthenogenese befähigt (P_A), die Gameten der beiden anderen Gametophyten vermögen sich parthenogenetisch nicht zu entwickeln (P_D). Betrachtet man Geschlecht, Gametengröße und Parthenogenesefähigkeit zusammen, dann sind folgende möglichen Kombinationen entstanden: 1. $FG_{A}P_A$ und $MG_{AD}P_D$ bei Tetradentyp I und III, 2. $FG_{AD}P_A$ und $MG_{A}P_D$ bei II und V, 3. $FG_{A}P_D$ und $MG_{AD}P_A$ bei IV und VI, 4. $FG_{AD}P_D$ und $MG_{A}P_A$ bei VII und VIII. Es sind also bei Berücksichtigung der 3 Merkmale alle 8 möglichen Kombinationen nachgewiesen worden.

Alle Parthenogametenpflanzen (immer nur von 2 Gametophyten jeder Tetrade) entleerten Zoosporen. Bei den Tetraden I a b, II a b, VI c d, VIII c d entstanden große (größer als 13μ), diploide Zoosporen, bei den Tetraden III a b, IV c d, V a b und VII c d wurden aus den Parthenogametenpflanzen kleine (kleiner als 10μ), haploide Zoosporen gebildet. Aus diesen Ergebnissen ist folgendes zu schließen: mit der Parthenogenese ist stets eine Aufregulierung zur Diploidie verbunden, denn aus allen entstandenen Parthenogametenpflanzen gehen Zoosporen hervor. Als Neues kommt hinzu, daß bei der Hälfte der Tetradentypen mit Parthenogenese in den diploiden Parthenogametenpflanzen die Reduktionsteilung ausbleibt wie bei der Rasse A und daher diploide, große Zoosporen entstehen, während bei der anderen Hälfte kleine, haploide Zoosporen gebildet werden und deshalb die Reduktionsteilung vor sich gehen muß. Was entwickeln sich nun für Pflanzen aus diesen beiden Zoosporentypen? Durch Zoosporenaufzuchten konnte festgestellt werden, daß aus den großen diploiden Zoosporen Pflanzen hervorgehen, die wieder große diploide Zoosporen entleeren. Aus den kleinen haploiden Zoosporen entstehen Pflanzler, die nur Gameten bilden. Die aus diesen Zoosporen entstandenen Pflanzen sind also Gametophyten. Alle diese Gametophyten einer Tetrade haben das gleiche Geschlecht, entweder sind sie +-geschlechtlich bei III a, III b, V a, V b oder --geschlechtlich bei IV c,

IV d, VII c, VII d. Wir können daraus folgendes schließen: mit der Parthenogenese ist stets die Aufregulierung verbunden (D_A). Ein besonderes Genpaar entscheidet dann in den Parthenogametenpflanzen, ob bei der Zoosporenbildung die Reduktionsteilung ausbleibt (D_A — so verhält sich die Rasse A) — es entstehen diploide Zoosporen, oder ob die Reduktionsteilung stattfindet (D_D) — es entstehen haploide Zoosporen, die sich zu Gametophyten entwickeln. Wenn die Fähigkeit zur Parthenogenese fehlt (P_D), dann läßt sich das Verhalten,

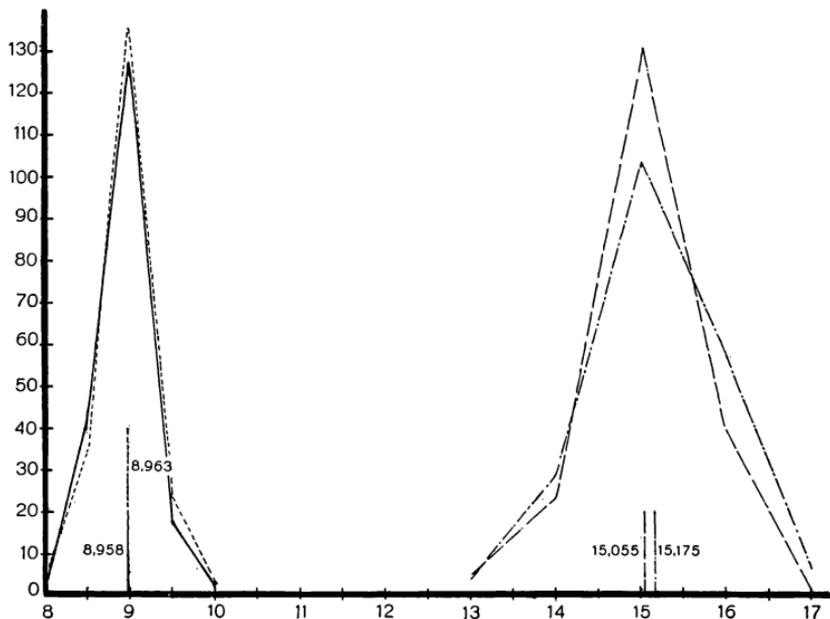


Abb. 20. *Enteromorpha compressa* Rasse A \times Rasse D. Messung von je 200 Zoosporen von Tetrade 3 a, 7 c, 1 a, 9 c aus Tab. 34. 1. 3 a (—), $M = 8,958 \mu$, 2. 7 c (---), $M = 8,963 \mu$, 3. 1 a (-·-·-), $M = 15,055 \mu$, 4. 9 c (·····), $M = 15,175 \mu$.

ob D_A oder D_D vorhanden ist, nicht analysieren. Alles weitere ist der Tab. 34 zu entnehmen.

Um ganz sicher zu gehen, wurden von I Tetrade 3 a, VI Tetrade 7 c, III Tetrade 1 a, VII Tetrade 9 c je 200 Zoosporen gemessen. Die Ergebnisse sind in Abb. 20 zusammengestellt. Man sieht, wie sich die Zoosporen von I und VI einerseits und die Zoosporen von III und VII andererseits deutlich in ihrer Größe unterscheiden.

Es müssen nun noch die Ergebnisse der 205 Gametophyten aus den Massenaufzuchten besprochen werden. Tab. 35 zeigt, welche Typen entstanden sind. Es lassen sich zunächst 8 Typen nachweisen (1—4, 7—10), die ungefähr gleich häufig sind (mit 10—15 Gameto-

phyten). Sie lassen sich auf die Tetraden von Tab. 34 I a b, II a b, III a b, IV c d, V a b, VI c d, VII c d, VIII c d zurückführen. Dann kommen 4 Typen (5, 6, 11, 12), die ungefähr auch untereinander gleich häufig sind (23, 27, 28, 30 Gametophyten). Sie lassen sich den Tetraden IV a b, VI a b — VII a b, VIII a b — I c d, III c d — II c d, V c d zuordnen. Die größere Häufigkeit kommt daher, daß immer je 2 Tetradentypen von Tab. 34 phänotypisch gleich sind und sich daher bei Massenanalysen nicht unterscheiden lassen.

Tabelle 35.

	Konstitution	Tetradentyp	Zahl der Gametophyten
1	FG _A PA _D A	I a b	10
2	FG _A DPA _D A	II a b	14
3	FG _A APA _D D	III a b	13
4	FG _A DPA _D D	V a b	10
5	FG _A PD—	IV a b, VI a b	27
6	FG _A DPD—	VII a b, VIII a b	23
7	MG _A DPA _D D	IV c d	11
8	MG _A DPA _D A	VI c d	15
9	MG _A APA _D D	VII c d	13
10	MG _A APA _D A	VIII c d	12
11	MG _A DPD—	I c d, III c d	30
12	MG _A APD—	II c d, V c d	28
13	FG _A PA		1

Tabelle 35. *E. compressa* Rasse A × Rasse D. Ergebnis der Prüfung von 205 Gametophyten aus Massenaufzuchten. Sie lassen sich den Tetradentypen I—VIII zuordnen, mit Ausnahme von Typ 13, der im Text besprochen wird.

Eine Ausnahme macht Typ 13. Es handelt sich um einen +geschlechtlichen Gametophyten mit kleinen Gameten, die sich parthenogenetisch zu haploiden Gametophyten entwickeln! Die haploiden Gametophyten entleerten normale, zweigeißelige Gameten! Wir haben also FG_ADPA. Die Parthenogenese verläuft jedoch ohne Aufregulierung der Chromosomenzahl. Man könnte sich vorstellen, daß mit P_A die Fähigkeit zur Aufregulierung gekoppelt ist (N_A), daß jedoch mit P_D das Fehlen der Aufregulierung verbunden ist (N_D). Würde zwischen PN ein Austausch erfolgen, dann entstünde P_AN_D und P_DN_A, d. h. 1. Parthenogenese ohne Aufregulierung und 2. der nicht nachweisbare Typ Fehlen der Fähigkeit zur Parthenogenese und Aufregulierung. Der Austauschprozentsatz wäre sehr gering. Die 333 analysierten Gametophyten lassen sich auf mindestens 84 Tetraden zurückführen. Die Austauschhäufigkeit würde um 1 % liegen. Da jedoch weitere Analysen nicht möglich waren, läßt sich Sicheres über den Typ 13 nicht aussagen.

Zusammenfassung: Es wurden 4 Rassen von *E. compressa* untersucht. Rasse B lieferte nur Zoosporen, die ihrer Größe nach als diploide Zoosporen anzusehen waren. Aus diesen entstanden neue Pflanzen, die wieder diploide Zoosporen lieferten. Die Rassen A, C und D waren getrenntgeschlechtlich und hatten genotypische Geschlechtsbestimmung. Für alle 3 Rassen konnte antithetischer Generationswechsel nachgewiesen werden. Die 3 Rassen unterscheiden sich 1. in ihrem Verhalten bei der Parthenogenese, 2. in der Gametengröße. Die Parthenogameten der Rasse C entwickeln sich zu normalen Gametophyten, die der Rasse D sind zur Parthenogenese nicht befähigt, während sich die Parthenogameten der Rasse A unter Aufregulierung der Chromosomenzahl zu diploiden Pflanzen entwickeln, die ohne Ablauf der Reduktionsteilung diploide Zoosporen bilden. Die Gameten der Rasse A haben eine durchschnittliche Größe von $4,4 \mu$, die der Rasse D eine solche von $6,7 \mu$. Die Gametengröße der Rasse C ist außerordentlich variabel.

Bei der Kreuzung zwischen den Rassen A und C wurde das parthenogenetische Verhalten analysiert. Beide Rassen sind zur Parthenogenese fähig, bei C entstehen haploide Gametophyten, bei A durch Aufregulierung diploide Parthenogametenpflanzen. Es ergab sich eine vom Geschlecht unabhängige 1:1-Aufspaltung beider Eigenschaften. Es ist möglich, daß es sich hier um die Analyse des Gens N handelt, das bei der Kreuzung $A \times D$ vermutet wurde (bei dem Ausnahmetyp 13). Die umfangreichste Analyse brachte die Kreuzung der Rassen A und D. Es konnten im ganzen 4 Eigenschaften analysiert werden! Geschlecht, Gametengröße, Fähigkeit zur Parthenogenese, Ablauf oder Fehlen der Reduktionsteilung in den diploiden Pflanzen. Mit der Parthenogenese war die Aufregulierung verbunden. Ein Ausnahmefall macht es wahrscheinlich, daß hier ein besonderes Gen vorliegt, und zwar vielleicht gerade das, welches bei der Kreuzung $A \times C$ analysiert wurde.

Literatur: Auf die Ergebnisse von BLIDING ist eingangs schon hingewiesen worden. MIYAKE und KUNIEDA (1930/32) wiesen für eine nicht näher angegebene *Enteromorpha*-Art Getrenntgeschlechtlichkeit nach, Den Angaben von HARVEY-GIBSON (1892) könnte man mit KNIEP (1928) entnehmen, daß dem Autor eine monözische Pflanze vorgelegen haben könnte. Sicher ist es jedoch nicht. STRASSBURGER (1892) gibt für *E. compressa* an, daß die Gameten, die nicht kopuliert haben, absterben. Alle weiteren Literaturangaben bringen über Geschlechterverteilung, Geschlechtsbestimmung und Generationswechsel nichts Neues.

15 Pflanzen entleerten keine Gameten, so daß 121 Pflanzen geprüft werden konnten. Zwischen den Gameten der Pflanzen 1—10 wurden sämtliche Kombinationen ausgeführt. Die Gameten der übrigen 111 Pflanzen wurden gegen je 2 geschlechtsverschiedene Gametensorten von 1—10 geprüft, wie Tab. 36 zeigt. Von den 121 Pflanzen gehörten 59 dem +-, 62 dem --Geschlecht an. Die Spaltzahlen sind 0,975:1,025 bei einem mittleren Fehler von $\pm 0,091$. Auf jeden Fall ist die Rasse A getrenntgeschlechtlich. Zur Feststellung der Geschlechtsbestimmung mußten Tetradenanalysen vorgenommen werden, da die Parthenogametenpflanzen diploide Zoosporen entleerten. Es gelang, 5 Tetraden mit je 4 Gametophyten zu analysieren. Die 20 Gametophyten konnten Mitte September 1935 geprüft werden. Alle 20 Gametensorten wurden untereinander kombiniert, wie Tab. 37 zu entnehmen ist. Je 2 Gametophyten einer Tetrade sind +-, 2 sind --geschlechtlich. Wir haben also genotypische Geschlechtsbestimmung. Die oben angegebenen Spaltzahlen stehen damit in Einklang. Aus den Zygoten von $1 + \times 3 -$ (Tab. 36) entwickelten sich neue Pflanzen, die im Oktober 1935 Zoosporen entleerten. Damit ist der Entwicklungszyklus geschlossen. *E. Linza* ist getrenntgeschlechtlich, hat genotypische Geschlechtsbestimmung und antithetischen Generationswechsel.

Tabelle 37.

	1				2				3				4				5			
	a	b	c	d	a	b	c	d	a	b	c	d	a	b	c	d	a	b	c	d
1 a																				
b	o																			
c	Z	Z																		
d	Z	Z	o																	
2 a	o	o	Z	Z																
b	o	o	Z	Z	o															
c	Z	Z	o	o	Z	Z														
d	Z	Z	o	o	Z	Z	o													
3 a	o	o	Z	Z	o	o		Z												
b	o	o	Z	Z	o	o	Z	Z	o											
c	Z	Z	o	o	Z	Z	o	o	Z	Z										
d	Z	Z	o	o	Z	Z	o	o	Z	Z	o									
4 a	o	o	Z	Z	o	o	Z	Z	o	o		Z								
b	o	o	Z	Z	o	o	Z	Z	o	o	Z	Z	o							
c	Z	Z	o	o	Z	Z	o	o	Z	Z	o	o	Z	Z						
d	Z	Z	o	o	Z	Z	o	o	Z	Z	o	o	Z	Z	o					
5 a	o	o	Z	Z	o	o	Z	Z	o	o	Z	Z	o	o	Z	Z				
b	o	o	Z	Z	o	o	Z	Z	o	o	Z	Z	o	o	Z	Z	o			
c	Z	Z	o	o	Z	Z	o	o	Z	Z	o	o	Z	Z	o	o	Z	Z		
d	Z	Z	o	o	Z	Z	o	o	Z	Z	o	o	Z	Z	o	o	Z	Z	o	

Tabelle 37. *E. Linza* Rasse A. Kombination der 20 Gametensorten aus 5 Tetraden untereinander.

In Abb. 21 a—e sind Gameten, Kopulationspaare und eine Zygote abgebildet. Es war kein Anzeichen einer Anisogamie feststellbar. Messungen ergaben, daß die Gameten beider Geschlechter eine Variationsbreite von $3,7\text{--}5,2\ \mu$ haben, bei einem Mittelwert von $4,4\ \mu$ (bei $n = 200$). Die Rasse A ist also isogam.

Es wurden von einem +- und einem --Gametophyten (1+, 3—Tab. 36) Parthenogameten aufzuchten angelegt. Im November 1935 entleerten die Parthenogametenpflanzen Zoosporen, die eine außer-

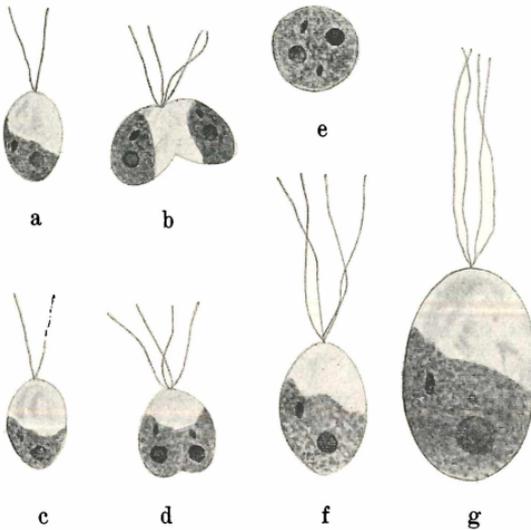


Abb. 21. *Enteromorpha Linza* Rasse A. a, b: Gameten, c, d: Kopulationspaare, e: Zygote, f: kleine Zoospore (haploide Zoospore eines Sporophyten und Zoospore der kleinen Größenklasse der Parthenogametenpflanze), g: große Zoospore (Zoospore der großen Größenklasse einer Parthenogametenpflanze). Vergr. a—e $5000\times$, f, g $4000\times$.

Zoospore der Parthenogametenpflanze. Die Zoosporenaufzuchten müßten eine Erklärung bringen. Aus den Zoosporen der Parthenogametenpflanze 1+ entwickelten sich neue Pflanzen, die im Januar 1936 schwärmten. Es konnten 104 Pflanzen geprüft werden. 25 Pflanzen entleerten zweigeißelige Gameten, die sich durchweg als +-geschlechtlich erwiesen. 79 Pflanzen bildeten nur viergeißelige Zoosporen, die eine Variationsbreite von $9,5\text{--}16,4\ \mu$ hatten. Die Messung von 300 dieser Zoosporen einer Pflanze sind auch in Abb. 22 eingetragen worden. Wir sehen, daß diese Kurve mit der rechten Kurvenhälfte der Parthenogametenpflanzen-Zoosporen annähernd übereinstimmt. Der Mittel-

wertliche Variationsbreite besaßen. Von der Parthenogametenpflanze 1+ wurden 500 Zoosporen gemessen. Die 250 Zoosporen eines normalen Sporophyten hatten eine Variationsbreite von $4,5\text{--}11,4\ \mu$ bei einem Mittelwert von $7,74\ \mu$ (Abb. 22). Die Zoosporen der Parthenogametenpflanze hatten eine Variationsbreite von $4,5$ bis $16,4\ \mu$ (Ab. 22). Die Kurve hat 2 Maxima, das eine liegt bei $8\ \mu$, das andere bei $13\ \mu$. Der linke Teil der Kurve stimmt annähernd mit der Sporophytenkurve überein. Es schien also, als ob hier 2 Arten von Zoosporen vorkommen. Abb. 21 f zeigt eine haploide Zoospore eines Sporophyten, 21 g eine große

wert ist $13,36 \mu$. Welche Schlüsse können wir daraus ziehen? Die haploiden Zoosporen des Sporophyten haben einen Mittelwert von $7,74 \mu$, die großen Zoosporen der 1. Generation haben einen Mittelwert von $13,36 \mu$. Die letzten sind 1,7 mal größer als die haploiden Zoosporen. Sie sind daher als diploid anzusehen. Diese diploiden Zoosporen lieferten im Mai 1936 neue Pflanzen, die wieder nur große Zoosporen entleerten. Die Pflanzen sind also diploid und die Diploidie bleibt erhalten. Da die Parthenogametenpflanze nur Zoosporen bildete,

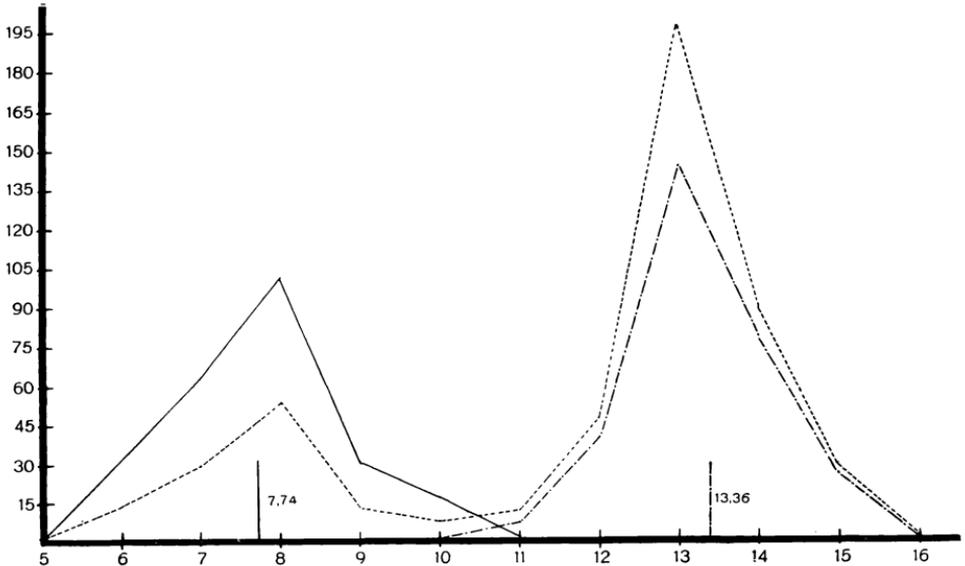


Abb. 22. *Enteromorpha Linza* Rasse A. 1. Messung von 500 Zoosporen einer Parthenogametenpflanze von $1+$ (---), 2. Messung von 250 Zoosporen des Sporophyten von $1+\times 3-$ (—), $M=7,74 \mu$, 3. Messung von 300 Zoosporen einer Pflanze der folgenden Generation von $3-$ (-.-.-), $M=13,357 \mu$.

können wir daraus schließen, daß sie frühzeitig diploid geworden sein muß. Sie entleert aber zweierlei Zoosporen: ungefähr $\frac{1}{4}$ aller Zoosporen (25 von $n=104$) entwickelt sich zu haploiden Gametophyten, ungefähr $\frac{3}{4}$ (79 von 104) liefert diploide Zoosporen. Die ersten Zoosporen, die Gametophyten ergaben, müssen haploid sein. Wir erhalten daher eine zweigipfelige Kurve. Das eine Maximum liegt bei 8μ — $7,74 \mu$ ist der Mittelwert der haploiden Sporophyten-Zoosporen! —, das 2. Maximum liegt bei 13μ — $13,36 \mu$ ist der Mittelwert der diploiden Zoosporen der 1. Generation! Die Parthenogametenentwicklung geht also folgendermaßen vor sich: die Parthenogametenpflanze wird frühzeitig diploid. Bei der Zoosporenbildung

erfolgt in ungefähr $\frac{1}{4}$ aller Zoosporangien die Reduktionsteilung, und es entstehen haploide Zoosporen, die sich zu Gametophyten entwickeln. In $\frac{3}{4}$ aller Zoosporangien bleibt die Reduktionsteilung aus, und es werden diploide Zoosporen gebildet, die zu diploiden Pflanzen heranwachsen. Aus diesen gehen jetzt — ganz ohne Reduktionsteilung — wieder nur diploide Zoosporen hervor. Das Verhalten der Parthenogametengeneration von 3 — ist in Abb. 23 dargestellt. Es ergibt sich genau das gleiche Bild. Ein weiteres Eingehen dar-

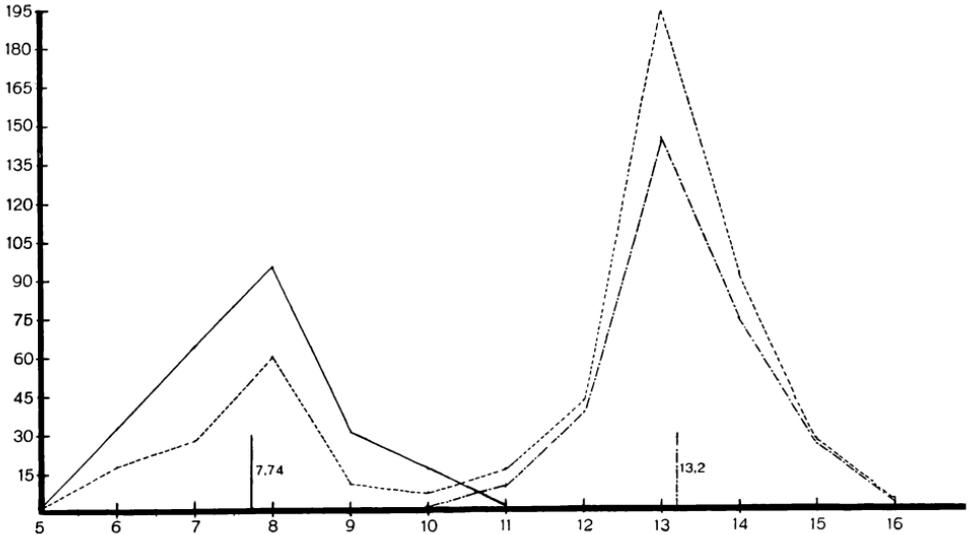


Abb. 23. *Enteromorpha Linza* Rasse A. 1. Messung von 500 Zoosporen einer Parthenogametepflanze von 3 — (— — —), 2. von 250 Zoosporen eines Sporophyten ($1 + \times 3$ —), (— · — · —), $M = 7,74 \mu$, 3. von 300 Zoosporen der folgenden Generation (— · — · —) $M = 13,2 \mu$.

auf erübrigt sich also. Unter 50 Pflanzen, die aus den Zoosporen der Parthenogametepflanzen entstanden, waren 15 Gametophyten (— geschlechtlich) und 35 zoosporenbildende diploide Pflanzen. In 30 Proz. der Sporangien hatte die Reduktionsteilung stattgefunden, in 70 Proz. war sie ausgeblieben.

b) Rasse B.

Im Juli 1937 wurden 3 Pflanzen I, II, III von *E. Linza* auf dem Watt bei Scharhörn¹⁾ eingesammelt. In Berlin wurden sie in

¹⁾ Dem Direktor der Biologischen Anstalt auf Helgoland, Herrn Prof. Dr. HAGMEIER danke ich an dieser Stelle für die Erlaubnis, daß ich an der Ausfahrt nach Scharhörn teilnehmen konnte.

Erdschreiberlösung übertragen. Die Pflanzen I und II entleerten Gameten, die nicht miteinander kopulierten. Sie waren also als gleichgeschlechtlich anzusehen, falls die Kopulationshemmung nicht auf anderen Ursachen beruhte. Die Gameten beider Pflanzen fielen durch ihre geringe Größe auf. Messungen ergaben, daß sie 1,8—4,2 μ lang und 1—2 μ breit waren (Tab. 38). Die mittlere Größe betrug 3,42 und 3,51 μ .

Tabelle 38.

	2,0	2,5	3,0	3,5	4,0	Mittelwert
I	1	19	144	34	2	3,425
II	2	24	126	45	3	3,508
III	3	20	130	40	7	3,70

Tabelle 38. *E. Linza* Rasse B. Messung von je 200 Gameten: 1. der Pflanze I, 2. der Pflanze II, 3. eines Gametophyten, der aus Volvoxlösung-Zoosporen von III entstanden ist.

Die Pflanze III entleerte in Erdschreiberlösung Zoosporen, die 7,8—11,2 μ lang waren. Diese Zoosporen entwickelten sich in Erdschreiberlösung zu neuen Pflanzen, die im September 1937 wieder Zoosporen der gleichen Größe entleerten (Abb. 24). Der Mittelwert war 9,58 μ . Mit einem Thallusstück der Pflanze III wurde die Kultur in Volvoxlösung (nur Erdabkochung mit 0,01 Proz. Natriumnitrat) versucht. Nach 14 Stunden entleerte dieses Thallusstück Zoosporen, die eine außerordentliche Variationsbreite besaßen: sie waren 4,8—11,2 μ lang (Abb. 24). Die Kurve zeigt 2 Maxima, das eine liegt bei 6,5 μ , das andere bei 9,5 μ . Ähnliche zweigipfelige Kurven fanden wir schon bei der Rasse A. Ihre Entstehung war darauf zurückzuführen, daß in dem Material zweierlei Zoosporen waren, haploide und diploide. Es lag nahe, hier dasselbe zu vermuten. Es wurden von den Volvoxlösung-Zoosporen Aufzuchten in Erdschreiberlösung angelegt. Die Keimpflanzen schwärmten im September 1937. Unter 34 Pflanzen hatten 11 zweigipfelige Gameten, 23 Pflanzen bildeten Zoosporen, die über 8 μ groß waren. Das Ergebnis zeigt, daß es unter den Volvoxlösung-Zoosporen zweierlei gab: die einen entwickelten sich zu Gametophyten, die anderen zu Pflanzen, die wieder große Zoosporen bildeten.

Es war nun möglich, die Gameten der 11 Gametophyten mit den Gameten der Stammpflanzen I und II zu kombinieren. Das Ergebnis zeigt Tab. 39. Die Gameten von I und II kopulierten mit allen 11 Gametensorten. Die Gameten von I und II gehörten dem +-,

die Gameten der 11 Gametophyten von III dem —-Geschlecht an. Auch jene Gameten waren sehr klein. Die Messung der Gameten eines —-Gametophyten ist in Tab. 38 eingetragen. Ihr Mittelwert ist $3,07 \mu$.

Aus den Zygoten dieser Kombinationen entwickelten sich in Erdschreiberlösung neue Pflanzen, die im Oktober schwärmten. Mehrere Pflanzen wurden in Erdschreiberlösung zur Schwärmerbildung gebracht. Sie entleerten durchweg Zoosporen. Die Messung dieser

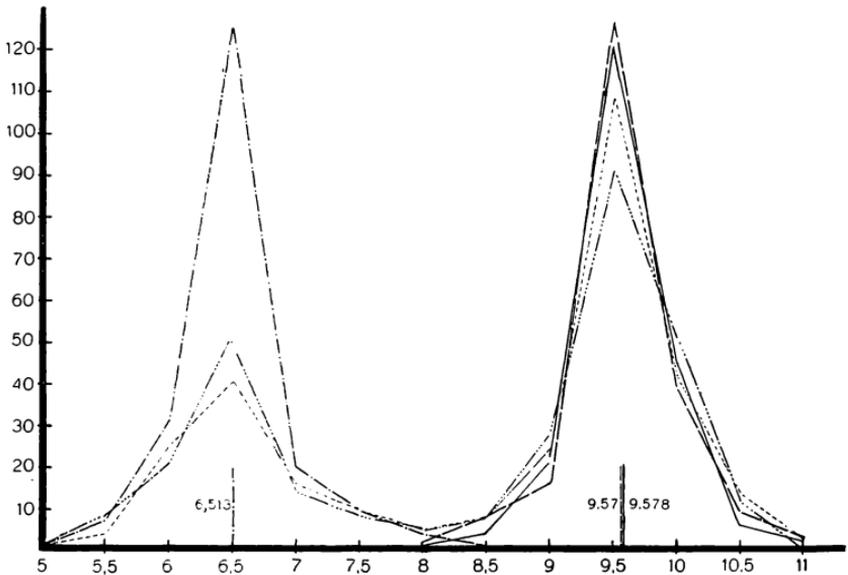


Abb. 24. *Enteromorpha Linza* Rasse B. Zoosporenmessungen. 1. 200 in Erdschreiberlösung entstandene Zoosporen der Pflanze III (—), $M = 9,578 \mu$, 2. 400 in Volvoxlösung entstandene Zoosporen der Pflanze III (---), 2 Maxima, bei $6,5 \mu$ und $9,5 \mu$, 3. 200 Zoosporen aus einem Sporophyten von $I \times (III)$ -Gametophyten (-·-·-), $M = 6,513 \mu$, 4. 200 Zoosporen einer Parthenogametenpflanze von I aus Erdschreiberlösung (·-·-·), $M = 9,57 \mu$, 5. 400 Zoosporen einer Parthenogametenpflanze von I aus Volvoxlösung (- - - - -), 2 Maxima bei $6,5$ und $9,5 \mu$.

Zoosporen ergab, daß ihre Variationsbreite $4,8$ — $8,7 \mu$ betrug und daß sie eine mittlere Größe von $6,49 \mu$ hatten (Abb. 24). Es ist wohl anzunehmen, daß diese Zoosporen haploid sind, denn sie stammen ja von einem normalen Sporophyten.

Endlich wurden von der Pflanze I im August 1937 Parthenogametenauzuchten angelegt. Als die Pflanzen im September die schwärmfähige Größe erreicht hatten, kam ein Teil in Erdschreiberlösung, ein Teil in Volvoxlösung. In beiden Lösungen wurden Zoosporen entleert. Die Erdschreiberlösung-Zoosporen hatten eine Variationsbreite von $7,8$ — $11,2 \mu$ mit einem Mittelwert von $9,57 \mu$ (Abb. 24).

Tabelle 39.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
I	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z
II	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z
1											
2	o										
3	o	o									
4	o	o	o								
5	o	o	o	o							
6	o	o	o	o	o						
7	o	o	o	o	o	o					
8	o	o	o	o	o	o	o				
9	o	o	o	o	o	o	o	o			
10	o	o	o	o	o	o	o	o	o		
11	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	

Tabelle 39. *E. Linza* Rasse B. Kombination der Gameten der Pflanzen I und II mit den Gameten der 11 Gametophyten, die aus Volvoxlösung-Zoosporen entstanden sind.

Die Volvoxlösung-Zoosporen hatten eine Variationsbreite von 4,8 bis 11,2 μ . Die Kurve (Abb. 24) hat 2 Gipfel, der eine liegt bei 6,5 μ , der andere bei 9,5 μ .

Aus diesen Ergebnissen können wir das Verhalten der Parthenogametengeneration erklären. Die haploiden Zoosporen eines Sporophyten haben eine mittlere Größe von 6,5 μ . Die Parthenogametepflanzen entleeren in Erdschreiberlösung nur große, diploide Zoosporen, die eine mittlere Größe von 9,5 μ haben. Die Parthenogametepflanzen sind also diploid. Ohne Ablauf der Reduktionsteilung entstehen die 1,5 mal (d. h. 3 μ) größeren, diploiden Zoosporen. Aus jenen Zoosporen entwickeln sich wieder diploide Pflanzen. Die Pflanze III ist eine Parthenogametepflanze, denn sie bildet in Erdschreiberlösung auch nur 9,5 μ große Zoosporen. Bringt man aber die diploiden Pflanzen (Pflanze III und Parthenogametepflanzen von I) in Volvoxlösung zur Schwärmerbildung, so entstehen zweierlei Zoosporen, wie es schon die Zweigipfeligkeit der Kurve anzeigt. Das eine Maximum liegt bei 6,5 μ : das sind haploide Zoosporen, das andere Maximum liegt bei 9,5 μ : das sind diploide Zoosporen. Aus den Volvoxlösung-Zoosporen entstehen auch zweierlei Pflanzen, einmal haploide Gametophyten — aus den haploiden, 6,5 μ großen Zoosporen, zum anderen diploide Pflanzen — aus den diploiden, 9,5 μ großen Zoosporen. Das bedeutet, daß in Volvoxlösung in einem Teil der Zoosporangien die Reduktionsteilung abläuft. Daraus entstehen dann die haploiden Zoosporen. In den übrigen Zoosporangien unterbleibt die Reduktionsteilung! Das sind die diploiden Zoosporen,

die diploide Pflanzen liefern. Die Rasse B von *E. Linza* ist getrenntgeschlechtlich, denn die Stammpflanzen I und II gehören dem $+$ -, die 11 Gametophyten von III (einer im Freien entstandenen Parthenogametenpflanze) gehören dem $-$ -Geschlecht an. Aus den Kombinationen folgt, daß die Pflanze III parthenogenetisch aus einem $-$ -Gameten entstanden zu denken ist.

Weitere Untersuchungen konnten nicht ausgeführt werden, da die Versuche im Oktober 1937 abgebrochen werden mußten. Wir haben hier den interessanten Fall, daß unter normalen Bedingungen — in Erdschreiberlösung — die diploiden Parthenogametenpflanzen ohne Reduktionsteilung diploide Zoosporen entleeren, während in Volvoxlösung in einigen Fällen die Reduktionsteilung abläuft und haploide Zoosporen entstehen.

c) Zusammenfassung und Literatur.

Die beiden Rassen A und B von *E. Linza* unterscheiden sich deutlich. Erstens sind die Gametengrößen verschieden. Die mittlere Größe der A-Gameten beträgt $4,4 \mu$, die der B-Gameten $3,5 \mu$. Zweitens sind die Zoosporengrößen verschieden. Die haploiden A-Zoosporen sind $7,7 \mu$, die haploiden B-Zoosporen $6,5 \mu$, die diploiden A-Zoosporen sind $13,4$, die diploiden B-Zoosporen nur $9,5 \mu$ groß. Auch das Verhalten der Parthenogametengeneration ist verschieden. Die Parthenogametenpflanzen beider Rassen sind diploid. Die Zoosporen der Rasse A aus diesen Pflanzen bestehen teilweise aus haploiden, teilweise aus diploiden Zoosporen, im ersten Fall geht die Reduktionsteilung vor sich, im zweiten Fall unterbleibt sie. Bei der Rasse B unterbleibt in Erdschreiberlösung stets die Reduktionsteilung, nur in Volvoxlösung erfolgt sie in einigen Zoosporangien. In Volvoxlösung verhält sich Rasse B also wie Rasse A. Die Kreuzung dieser beiden Rassen wäre sehr interessant gewesen, konnte jedoch nicht ausgeführt werden, da im Juli 1937 die Pflanzen der Rasse A nicht mehr in Kultur waren.

E. Linza ist von BLIDING untersucht worden (1933). Er untersuchte zahlreiche Pflanzen von mehreren Standorten. Alle entleerten viergeißelige Schwärmer, die $7,5$ — $10,5 \mu$ lang und $3,6$ — $5,0 \mu$ breit waren. Ihre mittlere Länge war $9,4 \mu$, die Breite $4,4 \mu$. Diese Zoosporen entwickelten sich zu neuen Pflanzen, von denen 11 wieder Zoosporen bildeten. Auch eine zweite Kulturgeneration lieferte Zoosporen. Wir können wohl als gesichert annehmen, daß es sich hier um eine diploide Parthenogametenpflanze handelt, die nur diploide Zoosporen ausbildet.

4. *Enteromorpha lingulata*.

Drei Pflanzen dieser Art erhielt ich aus Kulturen von Fr. Dr. LERCHE¹⁾. Sie stammen aus Neapel. Eine ganz sichere Bestimmung war nicht möglich, da nur Kulturmateriale vorlag. In vielen Einzelmerkmalen stimmten jedoch die Neapeler Pflanzen mit *E. lingulata* überein. Nur eine Pflanze entleerte nach jeder Übertragung Gameten. Die beiden anderen Pflanzen waren nicht zur Schwärmerbildung zu bringen. Die von der einen Pflanze gebildeten Gameten kopulierten untereinander. Das hatte bereits Fr. Dr. LERCHE festgestellt. Es liegt also Gemischtgeschlechtlichkeit vor. Die Gameten dieser Art

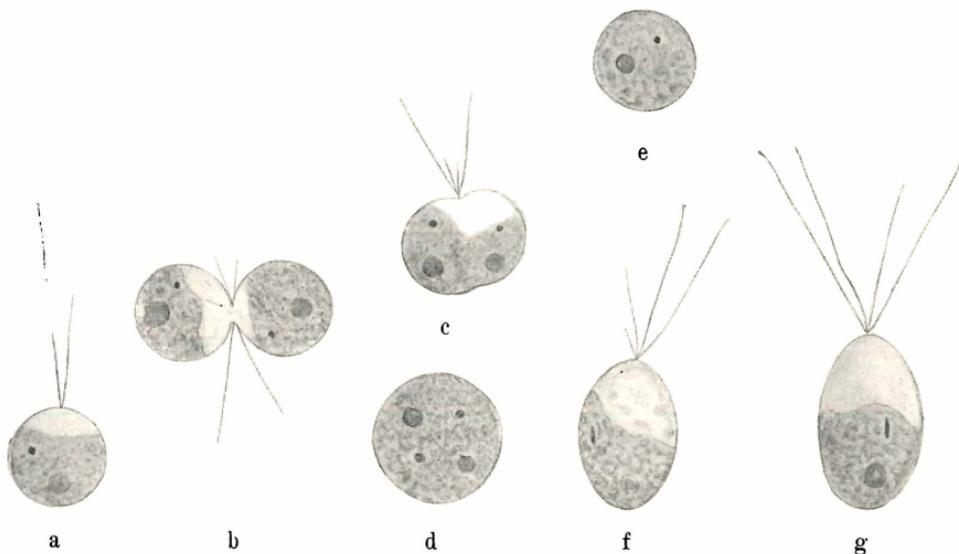


Abb. 25. *Enteromorpha lingulata*. a: Gamet, b, c: Kopulationspaare, d: Zygote, e: Parthenogamet, f, g: Zoosporen. Vergr. 3000 \times .

sind vollkommen kugelig und haben einen Durchmesser von 4—6 μ . Sie besitzen ein Pyrenoid und einen kleinen Augenfleck. Die Geißeln sind $1\frac{1}{2}$ mal körperläng. Gameten, Kopulationsstadien und eine Zygote zeigt Abb. 25 a—d.

Nachdem keine Kopulationen mehr zu beobachten waren, kamen die Zygoten und nichtkopulierten Gameten in steriles Seewasser. Die Zygoten, die an den zwei Pyrenoiden erkenntlich sind (Abb. 25 d) keimen sofort und strecken sich in die Länge. Die Parthenogameten, die nur ein Pyrenoid haben (Abb. 25 e), werden in den ersten 7 Tagen nur etwas größer, ohne sich zu teilen. Erst am 8. Tage, wenn die

¹⁾ Fr. Dr. W. LERCHE danke ich an dieser Stelle für die Überlassung der Kulturen.

Zygotenkeimlinge bereits 4—8 zellig sind, beginnen sich die Parthenogametenkeimlinge in die Länge zu strecken, um etwa am 10. Tage die erste Querwand zu bilden. Löst man daher am 8.—10. Tage alle Keimlinge vom Glas ab, dann kann man Zygoten- und Parthenogametenkeimlinge leicht voneinander trennen. Es wurden 25 Zygotenkeimlinge und 20 Parthenogametenkeimlinge isoliert. Nach 6 Wochen waren die Sporophyten so groß, daß sie nach der Übertragung Zoosporen entleerten. Von einer Pflanze wurden Zoosporenaufzuchten angelegt. Im September 1937 wurden 30 Gametophyten isoliert und einzeln in BOVERI-Schalen gebracht. Alle 30 Pflanzen entleerten Gameten. In jeder der 30 BOVERI-Schalen fanden Kopulationen statt. Die Gametophyten waren also wieder gemischtgeschlechtlich.

Die Parthenogameten aufzuchten lieferten im September 1937 erwachsenen Pflanzen, die wieder Gameten entleerten. Es wurden 22 Parthenogametenpflanzen geprüft: alle waren wieder gemischtgeschlechtlich.

Mitte Oktober 1937 wurde noch ein Restgametenversuch ausgeführt. Ein großer Gametophyt, der ungefähr 10 cm lang war, wurde in 10 Stücke zerschnitten. Jedes Teilstück kam in eine BOVERI-Schale in Erdschreiberlösung. 4 Tage danach fanden am Vormittag gegen 9^h in den 10 Schalen Kopulationen statt. Jedes Teilstück ist also auch gemischtgeschlechtlich. Gegen 13 1/2^h waren keine Kopulationen mehr zu beobachten. Am Lichtrand befanden sich noch eine größere Zahl nichtkopulierter Gameten, die noch äußerst lebhaft beweglich waren. Die Zygoten lagen alle unbeweglich am Boden der Schalen; denn der Kopulationsprozeß vom Beginn bis zur unbeweglichen Zygote dauerte nur 1—2 Minuten. Die Restgameten jeder Schale wurden nun zweimal mit sterilem Seewasser gewaschen. Dann wurden die Restgameten der 10 Schalen untereinander kombiniert. Tabelle 40 zeigt, daß die Restgameten der Teilstücke 1, 3, 4, 8 dem einen, die der Teilstücke 2, 5, 6, 7, 9, 10 dem anderen Geschlecht angehörten. Nur zwischen Restgameten verschiedenen Geschlechts sind Kopulationen möglich. Nachdem die 45 Kombinationen ausgeführt waren, wurden eine halbe Stunde später — die Restgameten waren noch gut beweglich — noch einmal die 45 Kombinationen vorgenommen. Das Ergebnis war genau das gleiche. Durch diesen Restgametenversuch ist gezeigt worden, daß die Restgameten der Teilstücke einer Pflanze nicht alle das gleiche Geschlecht haben. Je nachdem, ob einmal mehr + - als —, das andere Mal mehr — - als + - Gameten in den Teilstücken entstanden, haben wir das erste Mal + -, das andere Mal — - Restgameten.

Tabelle 40.

	1	3	4	8	2	5	6	7	9	10
1	—	o	o	o	Z	Z	Z	Z	Z	Z
3	o	—	o	o	Z	Z	Z	Z	Z	Z
4	o	o	—	o	Z	Z	Z	Z	Z	Z
8	o	o	o	—	Z	Z	Z	Z	Z	Z
2	Z	Z	Z	Z	—	o	o	o	o	o
5	Z	Z	Z	Z	o	—	o	o	o	o
6	Z	Z	Z	Z	o	o	—	o	o	o
7	Z	Z	Z	Z	o	o	o	—	o	o
9	Z	Z	Z	Z	o	o	o	o	—	o
10	Z	Z	Z	Z	o	o	o	o	o	—

Tabelle 40. *E. lingulata*. Kombination der Restgameten von 10 Teilstücken eines Gametophyten.

E. lingulata ist gemischtgeschlechtlich und hat phänotypische Geschlechtsbestimmung. Die Kopulation verläuft völlig isogam. Der antithetische Generationswechsel ist nachgewiesen worden. Die Parthenogametenpflanzen liefern wieder gemischtgeschlechtliche Gametophyten. Damit ist zum erstenmal einwandfrei eine gemischtgeschlechtliche Art unter den Ulvaceen gefunden worden.

VI. Besprechung der Ergebnisse.

Die Ergebnisse, die bei der Untersuchung der einzelnen Rassen und Arten erhalten wurden, sind äußerst mannigfaltig. Es ist daher angebracht, eine Besprechung folgen zu lassen, die noch einmal die Erscheinungen, in denen sich die Formen unterscheiden, herausstellt, und zwar: 1. Geschlechterverteilung, 2. Geschlechtsbestimmung, 3. Gametengröße (Isogamie-Anisogamie), 4. Parthenogenese.

1. Geschlechterverteilung.

Es gibt 2 Formen der Geschlechterverteilung, die synözische oder gemischtgeschlechtliche und die heterözische oder getrenntgeschlechtliche. Bei Synözie vermögen die Gameten einer haploiden Pflanze untereinander zu kopulieren; eine Pflanze bildet beiderlei Geschlechtszellen aus. Bei Heterözie können die Gameten, die von einer Pflanze gebildet werden, nicht kopulieren; es sind nur Kopulationen möglich zwischen Gameten geschlechtsverschiedener Pflanzen. Diese beiden Formen der Geschlechterverteilung kommen in den meisten Haplontengattungen vor.

Der weitaus größte Teil der Ulvaceen ist heterözisch. Heterözie ist nachgewiesen für: *Monostroma Wittrockii* (MOEWUS), *M. angicava* (YAMADA, 1930/32), *M. spec.* (KUNIEDA, 1934; MIYAKE-KUNIEDA, 1930/32),

M. latissimum (CARTER, 1926), *M. Grevillei* var. *VahlII* (CARTER, 1916), *Ulva lactuca* (FÖYN, 1929; 1934 II; MOEWUS), *Enteromorpha intestinalis* (KYLIN, 1930; BLIDING, 1933; MOEWUS), *E. compressa* (BLIDING, 1933; MOEWUS), *E. clathrata* (BLIDING, 1933), *E. procera* (BLIDING, 1933), *E. Linza* (MOEWUS), *E. spec.* (MIYAKE-KUNIEDA, 1930/32). Synözisch sind: *E. lingulata* (MOEWUS) und vielleicht die von HARVEY-GIBSON (1892) untersuchte Form von *E. compressa*. Die letzte Angabe ist nicht ganz sicher, wie schon KNIEP betont hat. Gesichert ist die Synözie bisher nur für *E. lingulata*, mit der eindeutige Restgametenversuche ausgeführt werden konnten (vgl. S. 434).

2. Geschlechtsbestimmung.

Über die Geschlechtsbestimmung bei den Ulvaceen ist weniger bekannt. Es gibt zwei Formen, die phänotypische und die genotypische. Bei der letzten entscheidet ein Genpaar (die Realisatoren F und M), ob bei Haplonten eine Pflanze dem weiblichen oder dem männlichen Geschlecht angehört. Mit der genotypischen Geschlechtsbestimmung ist die Heterözie verknüpft. Bei phänotypischer Geschlechtsbestimmung entscheiden dagegen äußere oder innere Entwicklungsbedingungen, ob ein Gamet bzw. eine Pflanze bzw. ein Teil einer Pflanze das männliche oder weibliche Geschlecht erhält. Erfolgt die Festlegung des Geschlechts erst spät, so gehen in der Regel aus einer Pflanze Gameten beiderlei Geschlechts hervor. Aus jedem Gameten würden sich bei Parthenogenese wieder eine Pflanze entwickeln, aus denen beide Geschlechter entstehen. Wir sprechen in diesem Fall von Synözie und phänotypischer Geschlechtsbestimmung. Die phänotypische Festlegung des Geschlechts kann aber auch sehr frühzeitig erfolgen, so daß die ganze Pflanze nur Gameten eines Geschlechts entleert. Wir haben dann Heterözie und phänotypische Geschlechtsbestimmung. Es ist daher nicht möglich, von Heterözie auf genotypische Geschlechtsbestimmung zu schließen, wie es in der Methodik (S. 362) auseinandergesetzt worden ist. Die Art Geschlechtsbestimmung läßt sich entweder durch Parthenogameten-zucht oder durch Tetradenanalysen bestimmen.

Genotypische Geschlechtsbestimmung haben: *Monostroma Wittrockii* (MOEWUS durch Tetradenanalyse und Parthenogenese), *Ulva lactuca* (FÖYN, 1934 II durch Parthenogenese, MOEWUS durch Tetradenanalyse), *Enteromorpha intestinalis* (MOEWUS durch Parthenogenese und durch Tetradenanalyse), *E. compressa* (BLIDING, 1933 durch Parthenogenese, MOEWUS durch Parthenogenese und durch Tetradenanalyse), *E. Linza* (MOEWUS durch Tetradenanalyse), *E. clathrata*

(BLIDING, 1933 durch Parthenogenese). Phänotypische Geschlechtsbestimmung und Synözie ist für *E. lingulata* nachgewiesen (MOEWUS durch Parthenogenese und Restgametenversuche).

3. Gametengröße (Isogamie — Anisogamie).

Wir kennen verschiedene Algengattungen, in denen morphologische Isogamie und Anisogamie vorkommt. Als Beispiel will ich nur einige *Volvocales* anführen. Innerhalb der Gattung *Chlamydomonas* gibt es Arten, deren Gameten sich in ihrer Größe nicht unterscheiden. Die beiden Partner eines Kopulationspaares sind daher gleich oder fast gleich groß. Völlige Gleichheit beider Gameten wird niemals herrschen. Denn die Gameten jedes Geschlechts haben eine bestimmte Variationsbreite. Wenn aber beide Gametensorten genau die gleiche Variationsbreite besitzen, dann ist die Wahrscheinlichkeit, daß gleichgroße Gameten zur Kopulation kommen, sehr hoch. Seltener werden die Fälle zu finden sein, bei denen ein kleinerer Gamet mit einem größeren Gameten kopuliert. Es kann aber ein kleiner männlicher Gamet mit einem großen weiblichen Gameten ebensogut kopulieren wie ein kleiner weiblicher Gamet mit einem großen männlichen. Ob bei morphologischer Isogamie ein großer Gamet mit einem kleinen kopuliert, hat nichts mit dem Geschlecht zu tun. Bei einigen *Chlamydomonas*-Arten sind dagegen die miteinander kopulierenden Gameten stets verschieden groß. Die eine Gametensorte bildet immer nur große, die andere Gametensorte immer nur kleine Gameten. Wir sagen dann, die Kopulation verläuft anisogam. Von reiner Anisogamie sprechen wir, wenn sich die Variationskurven der Größen von männlichen und weiblichen Gameten nicht überdecken. Zwischen der reinen Isogamie und der reinen Anisogamie bestehen nun alle Übergänge, von der völligen Isogamie über ganz schwach ausgeprägte Anisogamie, bei der sich die Variationskurven beider Gametensorten noch stark überdecken, die Unterschiede aber statistisch zu sichern sind, über die fast völlige Anisogamie, bei der sich nur noch die extremen Größenklassen überschneiden, bis zur völligen Anisogamie. Als Endglied dieser Entwicklungsreihe fassen wir die Oogamie auf, bei der Eizellen und Spermatozoiden unterschieden werden können. Oogamie kommt auch bei *Chlamydomonas*-Arten vor.

Eine ähnliche Entwicklungstendenz haben wir auch innerhalb der Ulvaceengattungen:

a) *Monostroma*: *M. Wittrockii* ist völlig isogam (MOEWUS), ebenso *M. membranacea* nach WEST (1903). *M. latissimum* und *M. Grevillei*

var. *VahlII* dürfte vielleicht schwach anisogam sein, wenn sich die Angaben von CARTER (1926) statistisch sichern ließen. *M. angicava* ist mit allergrößter Wahrscheinlichkeit anisogam (YAMADA, 1930/32).

b) *Ulva*: Für *U. lactuca* wird von FÖYN (1934 II) morphologische Isogamie angegeben. Die von mir untersuchte Helgoland-Rasse dieser Art ist auch isogam. Die Neapeler Pflanzen haben eine schwach ausgeprägte Anisogamie. Die Mittelwerte von weiblichen und männlichen Gameten unterscheiden sich um rund $1,3 \mu$. Dieser Unterschied ist sehr gering. Den Variationskurven (Abb. 3, S. 373) ist jedoch zu entnehmen, daß Verschiedenheiten bestehen. Kombiniert man männliche und weibliche Gameten, dann beobachtet man, daß die Gameten der Kopulationspaare allermeist verschieden groß sind. MIYAKE und KUNIEDA (1930/32) geben für eine japanische *Ulva*-Art Anisogamie an. Eine andere Art war dagegen isogam. Man muß hierbei jedoch beachten, daß Größenverschiedenheiten auch phänotypisch bedingt sein können. Es ist daher notwendig, ehe man eine Aussage über Anisogamie machen kann, die Erbllichkeit der Größenverschiedenheit festzustellen. Genaueste Messungen allein genügen nicht.

c) *Enteromorpha*: Eine große Mannigfaltigkeit herrscht in der Gattung *Enteromorpha*. Völlig isogame Arten sind die von mir untersuchten *E. lingulata* und *E. Linza*. *E. intestinalis* ist deutlich anisogam. Die weiblichen Gameten sind durchschnittlich 2μ größer als die männlichen. Die Variationskurven von weiblichen und männlichen Gameten überdecken sich nur in der extremen Größenklasse (z. B. nur 0,5 Proz. aller Gameten). Bei der von BLIDING (1933) untersuchten *E. compressa* unterscheiden sich die mittleren Größen beider Gametensorten nur um $0,5 \mu$. Es dürfte ganz schwach ausgeprägte Anisogamie vorliegen, wenn sich die Unterschiede als erblich herausstellten. Die von mir untersuchte Rasse A von *E. compressa* ist völlig isogam. Die Gameten der Rasse D sind aber im Mittel um $2,2 \mu$ größer als die von A. Diese Größenunterschiede sind erblich, wie die Kreuzung von $A \times D$ ergab. Ein sehr eigenartiges Verhalten wurde bei der Rasse C festgestellt. Jede Pflanze vermag einmal große Gameten, ein anderes Mal kleine Gameten zu entleeren. Dazu sind Pflanzen beider Geschlechter befähigt. Die Größenunterschiede können im Mittel fast 4μ betragen, also viel größer sein als bei der wirklich anisogamen *E. intestinalis*! Die Extreme können sogar einen Unterschied von 6μ aufweisen. Man sieht daraus, daß man bei der Beurteilung, ob Anisogamie vorliegt, sehr vorsichtig sein muß. Denn hätte beispielsweise an einem Schwärmtage eine Pflanze nur große

Gameten entleert und eine andere Pflanze des entgegengesetzten Geschlechts nur kleine Gameten, dann würden wir glauben, es läge Anisogamie vor und würden sogar die ersten als weiblich, die zweiten als männlich bezeichnen. Solche Fälle sind bei der Untersuchung der Rasse C wirklich beobachtet worden.

Solche genauen Feststellungen der Gametengrößen mit ihren Variationsbreiten sind bisher an anderen Objekten nicht durchgeführt worden. Es ist daher anzunehmen, daß bei vielen bisher als isogam angesehenen Arten sich bei näherer Untersuchung Unterschiede ergeben werden. Ebenso ist es aber auch wahrscheinlich, daß manche Angaben von Anisogamie auf vorgetäuschte Anisogamie zurückzuführen sind. Eine bis ins einzelne gerichtete Analyse ist im Laufe der letzten Jahre auch mit *Chlamydomonas*-Arten ausgeführt worden. Dabei haben sich noch viel mehr Übergänge auffinden lassen, als vermutet werden konnten. In absehbarer Zeit hoffe ich, darüber berichten zu können.

4. Parthenogenese.

Bei den Ulvaceen sind folgende Fälle der Parthenogenese möglich:

a) Fehlen der Fähigkeit zur Parthenogenese in beiden Geschlechtern. Die zur Parthenogenese angesetzten Gameten sterben regelmäßig ab. *Enteromorpha intestinalis* Rasse A (MOEWUS), *E. compressa* Rasse D (MOEWUS), *E. compressa* nach BLIDING (1933).

b) Fehlen der Parthenogenese in einem Geschlecht. Die eine Gametensorte entwickelt sich zu normalen Gametophyten, die Gameten der anderen Sorte sterben ab. *Enteromorpha prolifera* nach BLIDING (1933). Es ist bei a und b möglich, daß die parthenogenetische Entwicklung der Gameten deshalb nicht möglich war, weil die Kulturbedingungen nicht genügten.

c) Normale Parthenogenese. Die Gameten beider Geschlechter entwickeln sich zu normalen Gametophyten. *Monostroma Wittrockii* (MOEWUS), eine Rasse von *E. compressa* nach BLIDING (1933), *E. compressa* Rasse C (MOEWUS), *E. intestinalis* Rasse B (MOEWUS), *E. linguata* (MOEWUS).

d) Parthenogenese unter Aufregulierung der Chromosomenzahl.

1. Die Aufregulierung der Chromosomenzahl findet nur in einigen Thalluszellen der Parthenogametenpflanze statt. Sie enthält daher haploides und diploides Gewebe. Die haploiden Zellen entleeren Gameten, die diploiden unter Ablauf der Reduktionsteilung haploide Zoosporen, die sich zu Gametophyten entwickeln. *Ulva lactuca* nach FÖYN (1934 II).

2. Die Aufregulierung der Chromosomenzahl erfolgt sehr frühzeitig, so daß die ganze Parthenogametenpflanze diploid ist. Bei der Schwärmerbildung bleibt die Reduktionsteilung aus. Es entstehen diploide Zoosporen, die sich wieder zu diploiden Pflanzen entwickeln. *Enteromorpha intestinalis* Rasse C, *E. compressa* Rasse A.

3. wie 2., d. h. entstehen rein diploide Pflanzen. Unter bestimmten Bedingungen erfolgt jedoch noch die Reduktionsteilung, so daß auch haploide Zoosporen entstehen können, die sich zu Gametophyten entwickeln. *Enteromorpha Linza* Rasse A und B.

Durch Rassenkreuzungen konnte nachgewiesen werden, daß das Fehlen der Fähigkeit zur Parthenogenese und die Fähigkeit zur Parthenogenese erblich ist. Es handelt sich um eine monofaktorielle Spaltung. Koppelung mit den Realisatoren liegt nicht vor. Weiterhin wurde durch Rassenkreuzungen gefunden, daß die Fähigkeit zur Aufregulierung der Chromosomenzahl bei Parthenogenese erblich ist (durch Kreuzung einer solchen Rasse und einer mit normaler Parthenogenese). Eine Koppelung mit den Realisatoren war nicht nachzuweisen. Endlich konnte gezeigt werden, daß die Parthenogenese-fähigkeit mit der Fähigkeit zur Aufregulierung gekoppelt ist (Kreuzung einer Rasse ohne Parthenogenese und einer Rasse mit Parthenogenese und Aufregulierung der Chromosomenzahl).

Unanalysierbar bleibt noch die Fähigkeit zur Aufregulierung der Chromosomenzahl als solche. Die Aufregulierung ist bisher nur bei Parthenogametenpflanzen beobachtet worden. Die Zoosporen eines Sporophyten sind wie die Gameten haploid. Sie entwickelten sich bei den von mir untersuchten Formen jedoch immer zu Gametophyten. Da die ganze Pflanze immer diploid ist (schon die Stielzellen bei *E. intestinalis*), muß die Aufregulierung wahrscheinlich bereits bei der ersten Kernteilung des Parthenogameten stattfinden. Es muß hier also eine bedeutende Störung der ersten Mitose erfolgt sein. Es ist denkbar, daß durch Einwirkung verschiedener Faktoren bei der Parthenogametenkeimung vielleicht die Frage nach der Aufregulierung geklärt werden könnte. Vielleicht findet man einmal eine Art mit besonders großen Gameten, die es erlauben, gleichzeitig auch cytologische Untersuchungen auszuführen. Vorläufig müssen wir diese Erscheinungen als Tatsache hinnehmen. Da sich die Fähigkeit zur Aufregulierung als erblich herausgestellt hat, verspricht die weitere Untersuchung interessante Ergebnisse.

Literaturverzeichnis.

- BLIDING, C. (1933): Über Sexualität und Entwicklung bei der Gattung *Enteromorpha*. Sv. bot. Tidsskr. **27**, 233.
- (1935): Sexualität und Entwicklung bei einigen marinen Chlorophyceen. Ibid. **29**, 57.
- CARTER, N. (1926): An investigation into the cytology and biology of the Ulvaceae. Ann. of Bot. **40**, 665.
- CHODAT, R. (1894): Remarques sur le *Monostroma bullosum* THURET. Bull. Soc. bot. France **41**, 134.
- FÖYN, B. (1929): Untersuchungen über die Sexualität und Entwicklung von Algen. IV. Vorläufige Mitteilung über die Sexualität und den Generationswechsel von *Cladophora* und *Ulva*. Ber. dtsh. bot. Ges. **47**, 495.
- (1934 I): Lebenszyklus, Cytologie und Sexualität der Chlorophycee *Cladophora Suhriana* KÜTZING. Arch. Protistenkunde **83**, 1.
- (1934 II): Lebenszyklus und Sexualität der Chlorophycee *Ulva lactuca* L. Ibid. **83**, 154.
- HARTMANN, M. (1929): Untersuchungen über die Sexualität und Entwicklung von Algen. III. Über die Sexualität und den Generationswechsel von *Chaetomorpha* und *Enteromorpha*. Ber. dtsh. bot. Ges. **47**, 485.
- (1934): Untersuchungen über die Sexualität von *Ectocarpus siliculosus*. Arch. Protistenkunde **83**, 110.
- (1937): Ergänzende Untersuchungen über die Sexualität von *Ectocarpus siliculosus*. Ibid. **89**, 332.
- HARVEY-GIBSON, R. J. (1892): Observations on British Marine Algae. J. of Bot. **30**, 102.
- KNIEP, H. (1928): Die Sexualität der niederen Pflanzen. Jena.
- KUNIEDA, H. (1934): On the life-history of *Monostroma*. Proc. imp. Acad. Tokyo **10**, 103.
- KYLIN, H. (1930): Über Heterogamie bei *Enteromorpha intestinalis*. Ber. dtsh. bot. Ges. **48**, 458.
- LAKOWITZ, K. (1929): Die Algenflora der gesamten Ostsee. Danzig.
- MIYAKE, K. and H. KUNIEDA, H. (1930/32): On the conjugation of the gametes and the development of the zoospores in Ulvaceae. J. Coll. Agric. Imp. Univ. Tokyo **11**, 341.
- MOEWUS, F. (1935): Die Vererbung des Geschlechts bei verschiedenen Rassen von *Protosiphon botryoides*. Arch. Protistenkunde **86**, 1.
- REINKE, J. (1878): Über *Monostroma bullosum* THURET und *Tetraspora lubrica* Ktz. Jb. Bot. **11**.
- SCHILLER, J. (1907): Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung der Gattung *Ulva*. Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien Kl. 1 a **116**, 1691.
- SCHREIBER, E. (1928): Die Reinkultur von marinem Phytoplankton und deren Bedeutung für die Erforschung der Produktionsfähigkeit des Meerwassers. Wiss. Meeresunters. Helgoland. N. F. **16**.
- STRASSBURGER, E. (1892): Histologische Beiträge, H. 4, p. 48—158.
- WEST, W. a. G. S. (1903): Notes on freshwater algae. III. J. of Bot. **41**, 33.
- YAMADA, Y. (1930/32): Notes on some Japanese Algae. III. J. Fac. Sc. Hokkaido Imp. Univ. **1**, 109.