

$\frac{1}{2}$ — $1\frac{1}{2}$ Stunde in horizontaler Lage gereizt waren. Doch ließ sich nirgends eine Differenz in der Stärke der plasmatischen Hautschicht feststellen.

Nachdem G. und F. WEBER durch die Modifizierung ihrer früheren Methode selber deren Unzulänglichkeiten zugestanden haben, dürften sie angesichts der vorliegenden Befunde schwerlich die mit jener Methode gewonnenen Resultate aufrecht erhalten können. Der von ihnen aufgestellte Begriff eines geoviskosischen Effektes und ihre weiteren Folgerungen werden damit hinfällig. Der Satz, daß „bisher nur der Einfluß der Schwerkraft auf die Viskosität des lebenden Plasmas genauer studiert“ ist¹⁾, dürfte somit nur noch in dem Sinne zu Recht bestehen, als mit den vorliegenden Methoden ein solcher Einfluß nicht festgestellt werden kann.

Berlin, im März 1917.

Pflanzenphysiologisches Institut der Universität.

29. Harald Kylin: Über die Entwicklungsgeschichte und die systematische Stellung der Tilopterideen.

(Eingegangen am 24. März 1917.)

„Trotz der hübschen Arbeiten von KJELLMAN, REINKE, KUCKUCK, SAUVAGEAU, BORNET, BREBNER u. a. weisen gerade hier unsere Kenntnisse noch recht große Lücken auf, weil immer nur gelegentliche Beobachtungen gemacht werden konnten.“ Diese Worte lesen wir in OLTMANN'S Morphologie und Biologie der Algen, Bd. 1 (1904), S. 473, und seitdem sie geschrieben wurden, ist meines Wissens keine Arbeit erschienen, die neue Beobachtungen über die Tilopterideen mitteilt.

Während der algologischen Untersuchungen, die ich seit mehreren Jahren an der schwedischen Westküste in der Nähe der zoologischen Station Kristineberg betrieben habe, habe ich versucht, Tilopterideen zu bekommen, aber immer vergebens. Ich habe des-

1) WEBER, P. & G., Die Temperaturabhängigkeit der Plasmaviskosität. Diese Ber. Bd. XXXIV, 1917, S. 837.

halb keine neuen Beobachtungen mitzuteilen. Nach dem Durchlesen der einschlägigen Literatur scheint es mir aber, als ob wir aus den schon vorliegenden Untersuchungen mehr herausholen könnten, als bis jetzt, wenn wir nämlich diese Untersuchungen in das Licht der modernen Forschungen über den Generationswechsel der Pflanzen bringen. Es scheint mir auch, als ob die systematische Stellung der Tilopterideen mit den Gesichtspunkten, die ich unten mitteilen werde, nicht so unsicher wie früher bliebe, und als ob wir mit denselben Gesichtspunkten das System der Phacophyceen im ganzen besser verstehen könnten.

Zuerst möchte ich die wichtigeren Angaben über die Entwicklungsgeschichte der Tilopterideen kurz zusammenstellen.

Haplospora globosa.

Diese Alge ist von KJELLMAN (1872, S. 5) beschrieben und dann von REINKE (1889, S. 108) näher untersucht worden. Habituell ist sie am ehesten einer *Ectocarpus*-Art ähnlich. Die Zellen im unteren Teile des Sproßsystems sind durch longitudinale Wände in derselben Weise wie die Zellen einer *Sphacelaria* geteilt. In den oberen Teilen des Sproßsystems treten longitudinale Zellwände dagegen nicht auf.

Die Alge vermehrt sich mit einer Art Monosporen, die in besonderen Sporangien, Monosporangien, gebildet werden. Die Sporangien sind im allgemeinen kurz gestielt, seltener ungestielt, können aber bisweilen, wie von REINKE nachgewiesen worden ist, sogar interkalär sein. Das Sporangium ist anfangs einkernig, vor der Reife teilt sich aber der Zellkern; die beiden Tochterkerne teilen sich noch einmal, ohne daß eine nennenswerte Veränderung im übrigen Zellinhalt erfolgt. Jedes Sporangium bildet nur eine Spore, die sich schon im Sporangium mit einer zarten Membran umgibt. Die reifen Sporen sind demnach beim Austreten aus den Sporangien mit einer Zellwand versehen. Sie sind unbeweglich und enthalten vier Zellkerne.

Bei der Keimung teilt sich die schon anfangs vierkernige Spore in einen Komplex von vier Zellen, die je einen Kern enthalten. Bei regelmäßigem Ansatz dieser Scheidewände erhält man eine Teilung der Spore, die denjenigen der Mutterzellen von Farnsporen und Pollenkörnern gleich ist. Manchmal ist die Stellung der Teilungswände unregelmäßiger, stets bilden sich aber zuerst vier Zellen um die vier Kerne der Spore. Dann fächert sich der jetzt vierzellige Komplex nach vorausgegangener Kernteilung durch weitere Zellwände.

Bisweilen keimen die Sporen schon in den Sporangien. Als eine abnorme Keimung ist der Fall zu bezeichnen, daß die vierkernige Spore, ohne sich zuerst in vier Zellen zu fächern, eine rhi-zoidenartige Verlängerung bildet. In Ausnahmefällen können die Sporangien mehr als vier Kerne enthalten. REINKE hat solche mit 6, 8 und 12 Zellkernen gefunden, ohne daß eine Fächerung eingetreten war.

REINKE hat „Hunderte von Exemplaren der *Haplospora globosa* durchmustert, an sehr verschiedenen Standorten und zu verschiedenen Zeiten gesammelt, aber niemals andere Fortpflanzungsorgane an denselben gefunden als die beschriebenen Sporangien mit der einen, großen, ruhenden Spore und den vier oder mehr Kernen. Diese Spore ist aber ganz sicher ungeschlechtlichen Ursprungs und auch bei der Keimung findet keinerlei geschlechtlicher Kontakt statt.“ Er trägt daher kein Bedenken, *Haplospora globosa* für eine durchaus ungeschlechtliche Pflanze zu erklären.

Scaphospora speciosa.

Die Alge, die in vegetativer Hinsicht den vorhergehenden vollkommen gleich ist, ist ebenfalls zuerst von KJELLMAN (1872, S. 26, und 1877, S. 29) beschrieben, dann näher von REINKE (1889, S. 125) untersucht worden.

Diese Art besitzt zweierlei Fortpflanzungsorgane, die von KJELLMAN (1877) als Oosporangien und Zoosporangien bezeichnet worden sind. Die Oosporangien sind den Monosporangien bei *Haplospora globosa* ähnlich, unterscheiden sich aber von diesen dadurch, daß sie nicht gestielt, sondern stets ungestielt oder interkalär sind. Die Zoosporangien sind am ehesten mit den plurilokulären Sporangien bei einer *Pylaiella* vergleichbar.

Die Oosporangien bilden je eine Spore, die als eine membranlose, einkernige Protoplasmamasse entlassen wird. REINKE hat die Sporen der Oosporangien als Eier und dementsprechend die Oosporangien als Oogone bezeichnet.

Die Zoosporangien bezeichnet REINKE als Antheridien; den Austritt der Spermatozoiden hat er aber nicht gesehen. Zwischen frischen Exemplaren von *Scaphospora* mit entleerten Sporangien hat er indessen vereinzelte, kleine Schwärmzellen beobachtet, deren Größe genau derjenigen des Inhaltes einer Sporangienzelle entsprach, und welche zwei Geißeln besaßen, die nach Art der Phäosporéen-Schwärmer angeheftet zu sein schienen. — Auch KJELLMAN neigt der Auffassung zu, daß die Zoosporangien eben Antheri-

dien darstellen. Er schreibt (1877, S. 33): „Ich habe sie Zoosporangien genannt, obschon es nicht unmöglich scheint, daß sie Antheridien sein können.“

REINKE hat die Befruchtung bei *Scaphospora* nicht gesehen, und auch das weitere Schicksal der hypothetischen Eier in den Kulturen nicht verfolgen können. Dagegen fand er in frischen, älteren Büscheln von *Scaphospora* Eier, die sich mit einer Membran umgeben hatten, ferner solche, die eine einmalige Teilung durch eine Zellwand zeigten mit einem Kern in jeder Zelle, und von denen eine Zelle eine rhizoidenartige Ausstülpung getrieben hatte. Er betrachtet diese Stadien als die ersten Keimungsstadien der Oosporen.

Die Untersuchung über *Scaphospora* ist ja nicht vollständig, REINKE nimmt aber an, daß die Alge geschlechtlich ist, und daß die Oosporen wirklich Oogone darstellen und ihre Inhaltskörper Eier, während die Zoosporangien Antheridien sind und ihre Inhaltskörper Spermatozoiden.

Haplospora globosa und *Scaphospora speciosa*.

Nach REINKE sind *Haplospora* und *Scaphospora* nicht zwei verschiedene Arten, sondern stellen nur zwei verschiedene Generationen einer und derselben Art dar, die daher *Haplospora globosa* heißen soll. *Scaphospora* ist die geschlechtliche Generation von *Haplospora*. Ich glaube, daß diese Auffassung vollkommen richtig ist, und wenn wir eine moderne Terminologie benutzen, sagen wir also, daß *Scaphospora* eine Gametophytengeneration, *Haplospora* dagegen eine Sporophytengeneration einer und derselben Art darstellt. Und ist nun ihrerseits diese letztere Terminologie richtig, muß *Scaphospora* haploid, *Haplospora* diploid sein.

Ist nun *Haplospora* diploid, so muß man erwarten, daß bei der Sporenbildung eine Reduktionsteilung stattfindet, und ich glaube, daß dies auch der Fall ist. Das eigentümliche Auftreten von vier Zellkernen in den reifen Sporen scheint mir dafür zu sprechen. Das Monosporangium bei *Haplospora* würde mit dem Tetrasporangium einer *Dictyota* homolog und die vierkernige Monospore bei *Haplospora* mit den vier Tetrasporen bei *Dictyota*.

Die Homologie der Monosporangien bei *Haplospora* mit den Tetrasporangien bei *Dictyota* ist schon von REINKE hervorgehoben worden. Er schreibt (1889, S. 118): „Am nächsten stehen die Sporen von *Haplospora* noch den Tetrasporangien der Dictyotaceen. Beide entstehen auf ungeschlechtlichem Wege, in beiden bilden sich normal vier Zellkerne, auf deren Bildung eine Zerklüftung in

4 Zellen folgt. Dann aber tritt der Unterschied im Verhalten der beiden Pflanzentypen hervor. Bei den Dictyotaceen sondern sich die vier Teilzellen vor einer Membranbildung voneinander und umgeben sich erst nach der Trennung mit einer Zellhaut, worauf jede der vier Einzelzellen als besondere Spore keimt. Bei *Haplospora* hingegen ist die Verteilung des Sporangiuminhalts, welche nach der Erzeugung der vier Kerne Platz greift, normal begleitet von Scheidewandbildung, und die Scheidewände haften fest aneinander, so daß aus einem Sporangium nicht vier Keimlinge, sondern nur einer hervorgeht.“

REINKE schreibt weiter: „Will man durchaus auch aus dem Verhalten der unbeweglichen Spore ein Analogon zu den Phäosporeen konstruieren, so müßte man die Spore von *Haplospora* morphologisch einem unilokulären Phäosporeen-Sporangium homolog setzen, daß sich nicht in Schwärmosporen geteilt hat; die Anschauung würde eine Stütze erhalten, wenn die ungeteilten Sporen mit 8 und 10 Zellkernen als ebenso normal anzusehen wären, wie die vierkernigen Sporen.“

REINKE vermutet also (wenigstens unter gewissen Voraussetzungen) eine Homologie zwischen den unilokulären Sporangien der Phäosporeen, den Monosporangien bei *Haplospora* und den Tetrasporangien der Dictyotaceen, und ich glaube, daß er dabei das Richtige getroffen hat. — Nach STRASBURGER (1906, S. 3) können aber die Tetrasporangien der Dictyotaceen nicht von den Sporangien der Phäosporeen abgeleitet werden. Sie seien ein Novum.

SAUVAGEAU (1896, S. 243) erklärt die Beobachtungen, die in bezug auf *Haplospora* und *Scaphospora* vorliegen, auf eine ganz andere Weise, indem er behauptet, daß die Monosporangien bei *Haplospora* keine Sporangien, sondern Oogone darstellen, deren Eier parthenogenetisch keimen. In einer späteren Arbeit (1899, S. 130) glaubt er aber, daß sowohl die Oosporangien bei *Scaphospora* wie die Monosporangien bei *Haplospora* eine Art Brutknospen (propagula) sind, am ehesten mit den Brutknospen bei *Heterospora*, *Acinetospora*, *Choristocarpus* und den Sphacelariaceen vergleichbar (vgl. unten). Er kann indessen meiner Meinung nach nicht genügend erklären, daß die behaupteten Brutknospen (Monosporen) bei *Haplospora* membranbekleidet und vierkernig, bei *Scaphospora* dagegen membranlos und einkernig sind. Und doch stellen auch nach SAUVAGEAU *Haplospora* und *Scaphospora* nicht zwei Arten, sondern nur eine dar.

Nach SAUVAGEAU (1899, S. 118) soll BREBNER an einem Exemplar von *Haplospora globosa* Monosporen mit vier Kernen, Monosporen mit einem Kern und Antheridien gefunden haben. —

Die Arbeit von BREBNER ist mir leider nicht zugänglich. — Meine oben dargestellte Meinung kann diese Beobachtung nicht erschüttern, und zwar weil schon REINKE (1889, S. 137) beobachtet hat, daß in den noch nicht reifen Oogonien eine Vermehrung der Kerne auftreten kann, wenn man die Alge zu kultivieren versucht. Und es ist wohl nicht ausgeschlossen, daß solche, ganz sicher pathologischen Erscheinungen, bisweilen auch in der Natur auftreten können.

Tilopteris Mertensii.

Die Struktur der vegetativen Teile dieser Alge entspricht derjenigen von *Haplospora* und *Scaphospora*. Der Thallus ist unten *Sphacelaria*artig mehrreihig, oben *Ectocarpus*artig einreihig.

THURET (1855, S. 6) und BORNET (1891, S. 367) haben zwei Fortpflanzungsorgane bei *Tilopteris* beschrieben, nämlich Antheridien und Oosporangien. Die Antheridien stimmen in bezug auf ihren Aufbau mit denen bei *Scaphospora* überein. Das Austreten der Spermatozoiden ist von BORNET beobachtet worden. Die Oosporangien sind interkalär. In der Regel sitzen je zwei zusammen, die eine hinter der anderen. Jedes Oosporangium enthält nur eine Spore, und THURET und BORNET glauben, daß sie ein Ei darstellt. Die Befruchtung haben die beiden Forscher nicht beobachtet, sie haben aber gefunden, daß die Sporen bisweilen innerhalb der Sporangien keimen können. Die Antheridien und die Oosporangien entwickeln sich auf denselben Individuen, sogar auf denselben Ästchen. — Die Exemplare, die der Beschreibung von THURET und BORNET zugrunde liegen, waren in der Nähe von Cherbourg eingesammelt worden.

Tilopteris ist ferner auch bei Helgoland eingesammelt, und die Exemplare sind näher von REINKE (1889, S. 155) beschrieben worden. Diese trugen alle Sporangien, die den oben erwähnten Oosporangien gleich waren; Antheridien waren nicht vorhanden. Nach REINKE enthalten die älteren Sporangien 2, 4 und hier und da noch mehr Kerne. Schon innerhalb der Sporangienhülle umgibt sich der Inhalt, die Spore, mit einer besonderen Membran. Die von REINKE untersuchten Sporen von *Tilopteris* erinnern demnach in hohem Grade an die Monosporen bei *Haplospora*. Er trägt auch kein Bedenken, die untersuchten *Tilopteris*-Exemplare für durchaus ungeschlechtlich zu erklären, und sie den von THURET gefundenen geschlechtlichen Individuen als eine ungeschlechtliche Generation gegenüberzustellen. — KÜCKUCK (1895, S. 297) hat später bei Helgoland auch Geschlechtspflanzen von *Tilopteris* gefunden, bei welchen Antheridien und Oosporen (Oogone) auf denselben Zweigen standen.

Nach einer Angabe von SAUVAGEAU (1896, S. 244) hat GUIGNARD *Tilopteris* in der Nähe von Cherbourg wiedergefunden. Die Exemplare trugen sowohl Antheridien wie Oogone, die Antheridien waren aber, ähnlich wie bei THURETS Exemplaren, viel seltener als die Oogone. Jedes Oogon enthielt ein Ei, welches beim Austreten membranlos war und nur einen Zellkern besaß. Die Befruchtung wurde nicht beobachtet.

Nach den Angaben in der Literatur haben wir demnach bei *Tilopteris* zweierlei Individuen, teils solche, die Antheridien besitzen, teils solche, welche diese entbehren. Bei beiden Arten von Individuen sind Monosporangien vorhanden, die Sporen der antheridientragenden sind indessen membranlos und einkernig, die Sporen der nicht-antheridientragenden dagegen membranbekleidet und (zwei-) vier- oder bisweilen mehrkernig. Die Monosporangien sind demnach von zwei verschiedenen Arten, und ich trage kein Bedenken, die Sporangien der antheridientragenden Individuen als Oogone und ihre Sporen als Eier zu bezeichnen, in ähnlicher Weise wie es ja schon REINKE getan hat. Die Sporangien, die membranbekleidete, vierkernige Sporen besitzen, sind mit den Monosporangien bei *Haplospora* homolog.

Meiner Meinung nach haben wir bei *Tilopteris* einen regelmäßigen Generationswechsel in ähnlicher Weise wie bei *Haplospora* und *Scaphospora*, d. h. einen Wechsel zwischen einem Sporophyten und einem Gametophyten, zwischen einer diploiden und einer haploiden Generation. Die Vierkernigkeit der Sporen der Monosporangien deutet darauf hin, daß in diesen Sporangien eine Reduktionsteilung vorstatten geht.

Die Gattungen *Tilopteris* und *Haplospora* (*Scaphospora*) sind miteinander nahe verwandt. REINKE (1889, S. 157) ist sogar der Auffassung, daß man *Haplospora* mit *Tilopteris* vereinigen und also *Haplospora globosa* als *Tilopteris globosa* bezeichnen könnte.

Heterospora Vidovichii.

In bezug auf die Organisation dieser Alge verweise ich auf die Untersuchungen von BORNET (1891, S. 363) und KUCKUCK (1895, S. 290). Nur die wichtigeren Angaben möchte ich wiedergeben.

In vegetativer Hinsicht unterscheidet sich diese Alge von den vorhergehenden dadurch, daß die Zellen nie durch longitudinale Wände geteilt werden; sie nähert sich demnach den *Ectocarpus*-Arten und ist auch zuerst als ein *Ectocarpus* beschrieben worden (*E. Vidovichii*, *E. geminatus*).

Als Fortpflanzungsorgane sind schon seit langem die Monosporangien bekannt. Diese sind den Monosporangien bei *Haplospora* ähnlich, und die Alge ist deshalb von BORNET zu dieser Gattung gestellt worden. Die Sporen von *Heterospora* sind in ähnlicher Weise wie bei *Haplospora* membranbekleidet, unterscheiden sich aber von den *Haplospora*-Sporen dadurch, daß sie nie mehr als einen Zellkern enthalten (KUCKUCK 1895, S. 295). Sie keimen schnell und leicht, und können sogar keimen, ehe sie aus den Sporangien entleert sind.

In einer Kultur erhielt KUCKUCK außer den Monosporangien auch unilokuläre Sporangien, die mehrere Zoosporen enthielten. Ebenso wie die Monosporen können auch die Zoosporen innerhalb der Sporangien keimen. KUCKUCK betrachtet beiderlei Sporen als ungeschlechtlich.

Acinetospora pusilla.

Die Alge ist zuerst unter dem Namen *Ectocarpus pusillus* beschrieben worden. In vegetativer Hinsicht ist sie *Heterospora Vidovichii* nicht unähnlich. Ich werde hier nur die wichtigeren Angaben über die Fortpflanzungsorgane mitteilen und verweise übrigens auf die Untersuchungen von BORNET (1891, S. 356) und SAUVAGEAU (1899, S. 107).

Die Alge besitzt dreierlei Fortpflanzungsorgane, nämlich plurilokuläre Sporangien, unilokuläre Sporangien und Monosporangien.

Die plurilokulären Sporangien besitzen besonders große Fächer und dementsprechend große Sporen, die entweder beweglich oder unbeweglich (Zoosporen oder Aplanosporen) sind (vgl. SAUVAGEAU 1899, S. 108). Im allgemeinen sollen sie jedoch unbeweglich sein. Sie keimen leicht, nicht selten schon, während sie noch in den teilweise entleerten Sporangien eingeschlossen sind (BORNET 1891, S. 358).

Die unilokulären Sporangien sind äußerst selten. Sie treten auf denselben Individuen wie die plurilokulären auf. Ihre Sporen sind beweglich oder unbeweglich, und keimen leicht, sogar noch in den Sporangien eingeschlossen (SAUVAGEAU 1899, S. 109).

Die Monosporangien kommen auf denselben Individuen wie die pluri- und unilokulären vor. Sie enthalten je eine membranbekleidete, einkernige Spore (SAUVAGEAU 1899, S. 110). Die Sporen keimen leicht, und in Kultur erhielt SAUVAGEAU Keimlinge, die sich wieder mit Monosporen vermehrten.

Nach SAUVAGEAU (1899, S. 117) sind *Heterospora Vidovichii* und *Acinetospora pusilla* miteinander nahe verwandt, und er findet es nicht unwahrscheinlich, daß man eines Tages die beiden Arten

als zwei Varietäten einer und derselben Art betrachten könnte. Zurzeit vereinigt er diese beiden Gattungen zu einer Gruppe, *Acinetosporae*, die er eine Zwischenstellung zwischen *Ectocarpus* und den Gattungen *Tilopteris* und *Haplospora* einnehmen läßt.

Die Monosporangien bei *Heterospora* und *Acinetospora* vergleicht SAUVAGEAU einerseits mit den Brutknospen der Sphacelariaceen, andererseits mit den Monosporangien bei *Tilopteris* und *Haplospora*. In diesem Zusammenhang interessiert uns nur der letztere Gesichtspunkt, und dabei möchte ich hervorheben, daß doch ein großer Unterschied darin liegt, daß die Monosporen bei *Heterospora* und *Acinetospora* einkernig, bei *Tilopteris* und *Haplospora* dagegen vierkernig sind. Meiner Meinung nach sind die Monosporen dieser Algen verschiedenartige Bildungen, die nichts Näheres miteinander zu tun haben. Die einkernigen Monosporen bei *Heterospora* und *Acinetospora* stellen, meine ich, eine Art Brutknospen dar, die eine vegetative Vermehrung besorgen, welche außerhalb eines Generationswechsels liegt, die vierkernigen Monosporen bei *Tilopteris* und *Haplospora* dagegen besorgen diejenige vegetative Vermehrung, die mit einem Generationswechsel im Zusammenhang steht. Und ist nun diese Meinung richtig, so können wir nicht behaupten, daß die *Acinetosporae* und die *Tilopterideen*, soweit wir sie bisher kennen, eine nähere Verwandtschaft miteinander zeigen.

Christocarpus tenellus.

Diese Alge ist von KUCKUCK (1895, S. 305) näher beschrieben worden. Es ist hervorzuheben, daß sie mit einer Scheitelzelle in ähnlicher Weise wie die Sphacelariaceen wächst, daß sie aber keine longitudinalen Zellwände besitzt. Als Fortpflanzungsorgane besitzt sie uni- und plurilokuläre Sporangien, die auf verschiedenen Individuen vorkommen. Die mit unilokulären Sporangien versehenen Individuen tragen daneben zweizellige Brutknospen.

Die systematische Stellung dieser Alge ist nicht völlig klar, doch scheint es mir, als ob sie zusammen mit der Gattung *Sphacella* ohne größere Bedenken zu den Sphacelariaceen gestellt werden könnte. Nach KUCKUCK ist nur ein Merkmal vorhanden, das gegen eine Vereinigung mit den Sphacelariaceen spricht, nämlich, daß die Zellwände nicht wie bei den Sphacelariaceen von Eau de Javelle schwarz gefärbt werden. Gegenwärtig scheint es mir aber am besten, *Christocarpus* zu den Sphacelariaceen zu stellen. Mit den *Tilopterideen* hat diese Art jedenfalls nichts zu tun, und ist mit den *Acinetosporae* wahrscheinlich auch nicht näher verwandt.

Die systematische Stellung der Tilopterideen.

Unter den Braunalgen hat THURE (1855, S. 14) vier Ordnungen unterschieden, nämlich die Dictyotaceen, die Fucaceen, die Tilopterideen und die Phäosporeen (vgl. LE JOLIS 1864, S. 16). Die Ordnung Tilopterideae enthielt nur eine Art *Tilopteris Mertensii*. Später sind zu dieser Ordnung von verschiedenen Forschern die Gattungen *Haplospora* (*Scaphospora*), *Heterospora* und *Acinetospora* hinzugefügt worden. Aus dem oben Angeführten geht indessen hervor, daß ich nur die Gattungen *Tilopteris* und *Haplospora* als wirkliche Tilopterideen anerkenne, und daß ich die Acinetosporeen (*Heterospora* und *Acinetospora*) als mit den Tilopterideen nicht näher verwandt betrachte. Die Acinetosporeen sind gegenwärtig am besten unter den Ectocarpaceen einzureihen. Die systematische Stellung der Tilopterideen (*Tilopteris* und *Haplospora*) will ich etwas näher beleuchten.

Die Tilopterideen haben sich aus den Ectocarpaceen entwickelt, am ehesten aus solchen Formen wie *Pylaiella*. Longitudinale Zellwände, die für die unteren Teile des Sproßsystemes der Tilopterideen so charakteristisch sind, finden wir auch in vereinzelt älteren Zellen bei *Pylaiella*, und das Vorkommen solcher Zellwände braucht demnach nicht für eine verwandtschaftliche Beziehung zwischen den Tilopterideen und den Sphacelariaceen zu sprechen.

In vegetativer Hinsicht stimmen die Tilopterideen ziemlich gut mit den Ectocarpaceen überein. Die Fortpflanzungsverhältnisse sind aber bei den beiden Gruppen sehr verschieden. Die geschlechtliche Vermehrung geschieht bei den Ectocarpaceen durch eine Kopulation von beweglichen Gameten (Isogameten oder weiblichen und männlichen Gameten), bei den Tilopterideen dagegen durch Eier und Spermatozoiden, die sich jedoch sicher aus den Gameten der Ectocarpaceen entwickelt haben. Die ungeschlechtliche Vermehrung findet bei den Ectocarpaceen durch Zoosporen statt, die in den unilokulären Sporangien gebildet worden sind, bei den Tilopterideen dagegen durch vierkernige Monosporen, die in besonderen Monosporangien entstehen. Über die Homologie der Monosporangien der Tilopterideen mit den unilokulären Sporangien der Ectocarpaceen ist schon oben gesprochen worden.

Die oben erwähnten großen Verschiedenheiten in den Fortpflanzungsverhältnissen rechtfertigen, daß man die Tilopterideen als eine von den Ectocarpaceen, und damit auch von den Phäosporeen, getrennte Ordnung auffaßt.

Einige Analogien zwischen den Tilopterideen und den Dictyotaceen sind schon von REINKE (1889, S. 118) hervorgehoben worden

Bei beiden Ordnungen haben wir eine geschlechtliche Vermehrung mit Eiern und Spermatozoiden. Die ungeschlechtliche Vermehrung wird bei den Dictyotaceen durch Tetrasporen vermittelt, bei den Tilopterideen dagegen durch vierkernige Monosporen. Wie oben erwähnt wurde, glaube ich aber, daß die Monospore der Tilopterideen mit den vier Tetrasporen der Dictyotaceen homolog ist, und ist diese Vermutung richtig, würden große Ähnlichkeiten in den Fortpflanzungsverhältnissen dieser Ordnungen bestehen, so große sogar, daß hauptsächlich nur die Verschiedenheiten im vegetativen Aufbau uns verhindern, die Tilopterideen den Dictyotaceen zuzuzählen.

Zur Systematik der Phäophyceen.

In ENGLER und PRANTL werden die Dictyotaceen von KJELLMAN als eine besondere Abteilung neben die Phäophyceen gestellt. Die Phäophyceen enthalten zwei Ordnungen nämlich Phaeosporeae, und Cyclosporeae. — Der Name Cyclosporeae wird zum erstenmal von ARESCHOUG (1847, S. 28) verwendet, scheint dann aber vollkommen vergessen worden zu sein, bis er wieder von KJELLMAN in ENGLER und PRANTL aufgenommen wurde.

OLTMANNs unterscheidet in seiner „Morphologie und Biologie der Algen“ (1904, S. 348) drei Ordnungen: Phaeosporeae, Akinetosporeae und Cyclosporeae. Die letztere Ordnung enthält zwei Familien: Dictyotaceae und Fucaceae.

Meiner Meinung nach müssen wir zurzeit unter den Phäophyceen fünf Ordnungen unterscheiden, nämlich Phaeosporeae, Tilopteridales, Dictyotales, Laminariales und Fucales. Die richtigeren Merkmale möchte ich folgendermaßen zusammenfassen.

Phaeosporeae. Geschlechtliche Fortpflanzung durch Gameten, ungeschlechtliche durch Zoosporen. Generationswechsel (noch nicht genügend untersucht) wahrscheinlich vorhanden (vgl. die Untersuchungen von YAMANOUCHI über *Cutleria* und *Zanardinia*).

Tilopteridales. Geschlechtliche Fortpflanzung durch Eier und Spermatozoiden, ungeschlechtliche durch vierkernige (seltener mehrkernige) Monosporen. Generationswechsel vorhanden; Gametophyten und Sporophyten einander morphologisch gleich.

Dictyotales. Geschlechtliche Fortpflanzung durch Eier und Spermatozoiden, ungeschlechtliche durch Tetrasporen. Generationswechsel vorhanden; Gametophyten und Sporophyten einander morphologisch gleich.

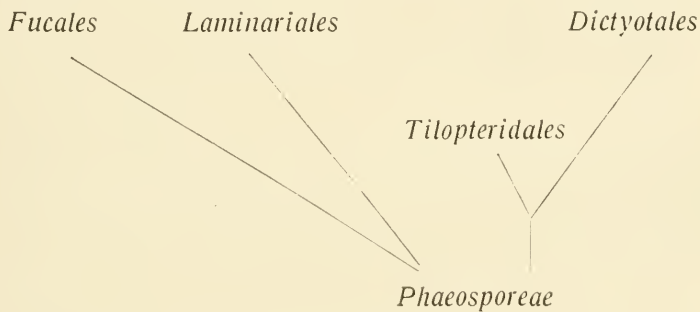
Laminariales. Geschlechtliche Fortpflanzung durch Eier und Spermatozoiden, ungeschlechtliche durch Zoosporen.

Generationswechsel vorhanden; die Gametophyten mikroskopisch klein, die Sporophyten groß und kräftig entwickelt.¹⁾

F u c a l e s. Geschlechtliche Fortpflanzung durch Eier und Spermatozoiden, ungeschlechtliche fehlt. Generationswechsel fehlt. Die Individuen sind diploid und mit der Sporophytengeneration der vorhergehenden Ordnungen homolog.

Eine nähere Verwandtschaft zwischen den Dictyotaceen und den Fucaceen besteht nicht, und sie können deshalb nicht in einer und derselben Ordnung eingereiht werden. Die Eier und Spermatozoiden der Dictyotaceen sind nicht mit denen der Fucaceen homolog. Die geschlechtlichen Fortpflanzungskörper der Dictyotaceen sind mit den Gameten der Phäosporeen, diejenigen der Fucaceen dagegen mit den Zoosporen der Phäosporeen oder der Laminariaceen homolog.

Die Verwandtschaftsverhältnisse der Ordnungen der Phäophyceen sind durch folgende Tabelle darzustellen:



U p s a l a , Botanisches Institut, im März 1917.

Literaturverzeichnis.

- ARESCHOUG, J. E., *Phyceae Scandinaviceae marinae*. — *Nova acta reg. soc. sc. Ups.*, S. 2, V. 13, Upsala 1847.
 BREBNER, G., On the classification of the *Tilopterideae*. — *Bristol Naturalist soc. proc.* V. 8, 1896—97.
 BORNET, Ed., Note sur quelques *Ectocarpus*. — *Bull. de la soc. bot. de France*, T. 38, Paris 1891.

1) Zu den Laminariaceen gehört auch die Gattung *Chorda*. In ähnlicher Weise wie bei den Laminariaceen nach den Untersuchungen von SAUVAGEAU und KYLIN entwickeln die Zoosporen von *Chorda filum* mikroskopisch kleine männliche oder weibliche Gametophyten, die Antheridien bzw. Oogonien tragen. *Chorda* ist früher von verschiedenen Forschern an verschiedenen Stellen des Phaephyceensystemes eingeordnet worden.

- KJELLMAN, F. R., Bidrag till kannedomen om Skandinaviens Ectocarpeer och Tilopterideen, Akadem. afh., Stockholm 1872.
- — Über die Algenvegetation des Murmanschen Meeres. — *Nova acta reg. soc. sc. Ups.*, S. 3, Vol. extra ordinem editum, Upsala 1877.
- KUCKUCK, P., Über Schwärmsporenbildung bei den Tilopterideen und über *Choristocarpus tenellus* (Kütz). *Zan.* — *Jahrb. für wiss. Bot.*, Bd. 28, Berlin 1895.
- KYLIN, H., Über den Generationswechsel bei *Laminaria digitata*. — *Sv. bot. Tidskrift*, Bd. 10, Stockholm 1916.
- LE JOLIS, A., Liste des algues marines de Cherbourg. — *Mém. de la soc. des sc. nat. de Cherbourg*, T. 10, Paris 1864.
- REINKE, J., Ein Fragment aus der Naturgeschichte der Tilopterideen. — *Bot. Zeitung*, Jahrg. 47, Leipzig 1889.
- SAUVAGEAU, C., Remarques sur la reproduction des Phéosporées en particulier des Ectocarpus. — *Ann. des sc. nat., Botanique*, S. 8, T. 2, Paris 1896.
- —, Les Acinetospora et la sexualité des Tiloptéridées. — *Journal de Botanique*, T. 13, Paris 1899.
- —, Sur la sexualité hétérogamique d'une Laminaire (*Saccorhiza bulbosa*). — *Compt. rend. de l'Académ. sc.*, T. 161, Paris 1915.
- —, Sur les gamétophytes de deux Laminaires (*L. flexicaulis* und *L. saccharina*). — *Compt. rend. de l'Académ. de sc.*, T. 162, Paris 1916.
- —, Sur la sexualité hétérogamique d'une Laminaire (*Alaria esculenta*). — *Ebenda*.
- STRASBURGER, E., Zur Frage des Generationswechsels bei Phaeophyceen. — *Bot. Zeitung*, Jahrg. 64 (Abt. II), Leipzig 1906.
- THURET, G., Recherches sur la fécondation des Fucacées et les anthéridies des algues. — *Ann. des sc. nat., Botanique*, S. 4, T. 3, Paris 1855.
- YAMANOUCHI S., The live history of *Culleria*. — *Bot. Gaz.*, V. 54, Chicago 1912.
- —, The live history of *Zanardinia*. — *Bot. Gaz.*, V. 56, Chicago 1913.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1917

Band/Volume: [35](#)

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

Artikel/Article: [Über die Entwicklungsgeschichte und die systematische Stellung der Tilopterideen 298-310](#)