© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

und erstreckt sich parallel zu dieser[1]). Es ist ungefähr $1^1/_4$—$1^1/_2$ mm lang, wesentlich schmaler, namentlich am oberen Ende, und beginnt ungefähr 1 mm oberhalb der Fruchtknoteninsertion. Bei schwacher Vergrößerung hebt es sich durch seine mattgrüne Farbe von der übrigen, glänzendgrünen Oberfläche des Fruchtknotens ab. Bei stärkerer Vergrößerung erscheint es fettig glänzend, und erkennt man, daß seine Epidermiszellen die Form von länglich-keulenförmigen oder flaschenförmigen Papillen[2]) haben. Seine Begrenzung ist oft sehr unregelmäßig; nicht selten ist es in zwei oder mehrere Partien geteilt. Manchmal ist es sehr verkleinert[3]). Die Nektartropfen der benachbarten, sehr genäherten Nektarien vergrößern sich soweit, bis sie sich berühren und zusammenfließen. Es haftet dann ein runder Tropfen in dem nach außen offenen Winkel zwischen den Fruchtknoten, wie ihn CHR. K. SRENGEL abbildet.

---

54. P. Kuckuck: Ueber Zwerggenerationen bei Pogotrichum und über die Fortpflanzung von Laminaria.

(Eingegangen am 27. Juli 1917.)
(Mit 5 Abb. im Text.)

Mit dem Namen „Prosporie", frühzeitige Sporenbildung, habe ich 1899 (5) eine Erscheinung bezeichnet, die ich zuerst bei einer Phaeosporee, *Pogotrichum filiforme*, beobachten konnte. Es handelt sich darum, daß die bei der Keimung entstandenen Pflänzchen normal und reichlich Fortpflanzungsorgane erzeugen, lange bevor sie die für die systematische Stellung der Art bezeichnende volle vegetative Entwicklung erreicht haben. Die kleine Arbeit ist, vielleicht infolge ihres Erscheinungsorts, wenig beachtet worden, auch OLTMANNS erwähnt in seiner vortrefflichen „Morphologie und Biologie der Algen" nichts von Prosporie und wo er im Kapitel über Polymorphismus auf *Pogotrichum* zu sprechen kommt, geht er auf

1) Meist ist unterhalb des Nektariums keine deutliche Falte vorhanden. Nicht selten befindet sich aber zwischen dem Nektarium und der Bauchnaht des Fruchtknotens ein Eindruck.

2) Ähnliche Epidermispapillen sind auch bei den Nektarien anderer Arten beobachtet worden, vgl. z. B. S. STADLER, Beiträge zur Kenntniss der Nectarien und Biologie der Blüthen (Berlin 1886) S. 63 u. Taf. VIII.

3) Es ist nicht selten dicht mit Pollen bedeckt und dadurch hellgelb gefärbt; hierdurch hat sich CHR. K. SPRENGEL täuschen lassen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

das Wesentliche der Erscheinung nicht ein. (11 Bd. 2, p. 266.) Des besseren Verständnisses halber wiederholte ich im Folgenden kurz bereits Veröffentlichtes.

Die von REINBOLD im Juni 1888 bei Helgoland entdeckte, von REINKE 1892 (12 p. 62 f., Taf. 41, Fig. 23—25) genauer beschriebene Phaeosporee bildet von März bis Juni auf den Spreiten von *Laminaria saccharina* bis 5 cm hohe dunkelbraune, oft zu pelzigen Rasen vereinigte Büschel, die aus unverzweigten, bis 0,1 mm dicken Fäden bestehen. Die radiär gebauten Fäden entspringen einer winzigen einschichtigen Basalscheibe und zeigen ein durch Längs- und Querfächerung entstandenes großzelliges Parenchym. Im März und April, wenn die Sporenbildung am lebhaftesten ist, schreitet die Fächerung ohne Aufenthalt fort und führt zur völligen Fertilisierung der oberen zwei Drittel des Fadens, an der sich sämtliche Zellen des Querschnitts, also auch die inneren Zellen beteiligen. Die Pflanze kann dann mit einem sehr kräftigen Büschel von *Leptonema*, einer zu den Elachistaceen gehörigen Phaeosporee, verglichen werden. (Abb. 1 a.) Mit fortschreitender Jahreszeit wird die Fächerung verzögert und die Neigung zur Fertilisierung nimmt ab, so daß schließlich die Sporangien in Gruppen stehen, noch später einzeln zwischen die immer zahlreicher werdenden vegetativ bleibenden Zellen zu liegen kommen. Besonders die Spätfrühlingsindividuen sind ziemlich robust und hell gefärbt. Sie können dann einem unverzweigten *Stictyosiphon* verglichen werden (Abb. 1 b—c). Die Sporangien sind in der Regel plurilokulär, selten unilokulär. Die systematische Stellung der Alge ist neben *Litosiphon* bei den Punctariaceen.

Mitte Januar 1898 fielen mir bereits entleerte Sorusbänder von *Laminaria saccharina* auf, die mit zahlreichen kleinen braunen Flecken betüpfelt waren. Auch die sterile Randzone der *Laminaria* war mit solchen Flecken besetzt und ebenso fanden sie sich auf jungen Laminarien, die Anfang April gesammelt wurden, also zu einer Zeit, wo die REINKEsche Pflanze schon im schönsten Flor ist. Auf dem sterilen Gewebe der Wirtspflanze waren sie schärfer umgrenzt, von rundlichen leicht eingekerbten oder ausgebuchteten Umrissen. Die größten hatten etwa 1,5 mm im Durchmesser und ihre mittleren Partieen erschienen dunkler und stumpfer gefärbt, gegen den Rand der Scheibe hin zerfasert. Es sind die fertilen Teile des Pflänzchens, das aus einer einschichtigen Zellscheibe besteht (Abb. 1 d). Während auf den sterilen Randpartien der alten oder auf den jungen Laminarien die Scheibe geschlossen ist, löst sie sich auf dem Sorusteil der Wirtspflanze, ohne die rund-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

liche nur etwas verfließende Gesamtform zu verlieren, in einzelne Fäden auf, die in der Gallertkuppe der *Laminaria*-Paraphysen wuchern. Sorgfältige Querschnitte durch Pflänzchen der sterilen *Laminaria*partien zeigten, daß auch hier die Scheiben nicht auf der Außenfläche des Wirtes wachsen, sondern in der obersten Membran, von der sie, ohne in die tieferen Zellenlagen einzu-

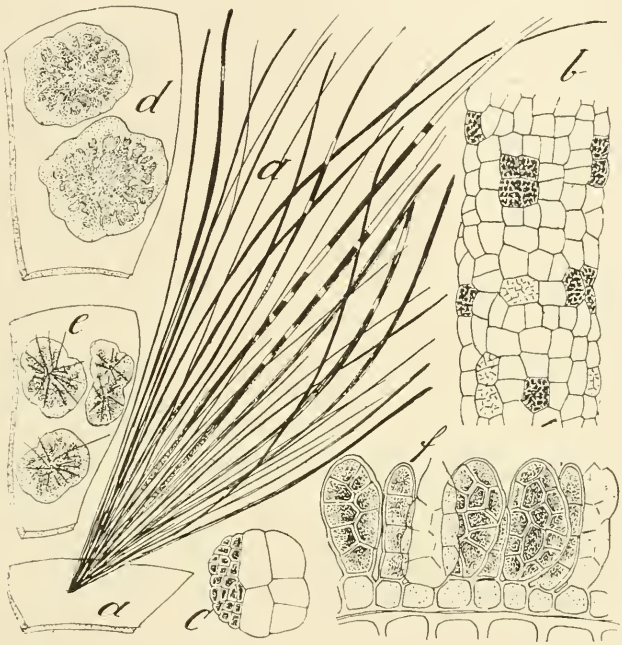

Abb. 1. *Pogotrichum filiforme* Rke. a. Aufrechtes Fadenbüschel vom März in voller Fertilisierung. Vergr. 9 : 1. b. Fadenfragment eines Spätexemplars vom Juni mit eingesprengten plurilokulären Sporangien. Vergr. 300 : 1. c. Querschnitt durch einen Faden wie b. Vergr. 300 : 1. d. Dorsiventrale Scheiben, Frühstadien vom Januar in voller Fertilisierung. Vergr. 9 : 1. e. Wie d, aber bereits mit einigen aufrechten Fäden. Vergr. 9 : 1. f. Vertikalschnitt durch eine Scheibe von d mit dem Wirtsgewebe unten, den vegetativen Zellen der Scheibe (punktiert) und den z. T. jungen oder entleerten plurilokulären Sporangien. Vergr. 600 : 1.

dringen, nur das feine kutikulaartige Häutchen abheben. Die Sporangien sind fast stets plurilokulär, nur selten und ganz ausnahmsweise unilokulär, von gedrungen ei- oder zitzenförmiger Gestalt und sitzen den vegetativen Zellen der Scheibe oder der Fäden unmittelbar auf (Abb. 1 f). Als mir diese Pflanzen zum ersten Male zu Gesicht kamen, hielt ich sie für eine Myrionemacee oder

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

eine Art von *Phaeostroma*. Aber sehr bald fand ich Scheiben, aus deren zentralem fertilen Teile sich aufrechte monosiphone Fäden erhoben (Abb. 1 e), und im weiteren Verlaufe der Untersuchung ergab sich, daß mit vorschreitender Saison Scheiben mit aufrechten Fäden, die schließlich zu *Pogotrichum*büscheln heranwuchsen, immer häufiger wurden. Wenn auch bereits im Januar und Februar aus denselben Scheiben, die mit plurilokulären Sporangien bedeckt sind, aufrechte Fäden emporsprossen können, so kommen andrerseits doch noch im April Scheiben vor, die nur Basalsporangien und keine aufrechten Triebe tragen (vgl. oben). Hier dürfte es sich um eine zweite ebenfalls dorsiventrale Generation handeln, die aus Zoosporen der ersten Januar- oder Februargeneration gekeimt ist. Es laufen offenbar folgende Entwicklungsmodi promiscue neben einander her: einmal können die fertilisierten Januar-Februar-Scheiben späterhin aufrechte Fäden erzeugen, die allmählich heranwachsen, so daß dasselbe Individuum erst scheibenförmig ist, um dann büschelförmig zu werden und vielleicht ein Alter bis zu 5 Monaten zu erreichen. Nebenher keimen aber die aus den Januar-Februar-Scheiben frei gewordenen Zoosporen sofort zu neuen Scheiben aus, die ebenfalls erst Basalsporangien erzeugen und späterhin fertile aufrechte Triebe hervorbringen können. Zoosporen dagegen, die bei weiter vorgeschrittener Saison keimen, entwickeln sich offenbar zu Scheiben, die ohne Basalsporangien zu bilden gleich zur Entsendung aufrechter Sprosse schreiten. Wenigstens fand sich bei den Spätexemplaren von REINKE keine Andeutung von Prosporie, auch wird der Umfang der neuen Scheiben gegen Ende des Frühlings auf Kosten der aufrechten Sprosse immer geringer, so daß die Scheibe schließlich nur noch als winziges Haftorgan dient.

Diese Verhältnisse erschienen mir schon damals von besonderem Belange, da sie uns einen Fingerzeig geben, auf welchem Wege die eigentümliche Trennung in zwei Phasen der Entwicklung, eine dorsiventrale niederliegende und eine aufrechte, wie wir sie bei *Cutleria* verwirklicht finden und als Generationswechsel bezeichnen, und auf welchem Wege möglicherweise der Generationswechsel im Pflanzenreiche überhaupt zustande gekommen ist. Die Vermutung lag ja nahe, daß die Cutleriaceen nicht das einzige Beispiel eines Generationswechsels bei den Phaeosporeen sein würden. Der erste Schritt zu einem solchen ist offenbar bei *Pogotrichum* gemacht. Wir haben hier in der Entwicklung zwei Phasen, deren morphologische Verschiedenheit augenfällig ist, die dorsiventrale Scheibe und den aufrechten radiären Thallus. Auch ein zweiter

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Schritt ist bereits getan, denn die Phasen brauchen nicht an demselben Individuum zu verlaufen, sondern können auf zwei von einander abstammende Individuen verteilt sein, also völlig getrennt verlaufen. Aus der keimenden Spore entsteht in diesem Fall ein Individuum von dorsiventral-scheibenförmigem Bau, das zur Sporangienbildung schreitet und damit seine Entwicklung abschließt. Aus den Sporen dieser Generation keimt zwar wieder eine Scheibe, die aber, klein bleibend, sich nicht mehr zu fertilisieren braucht, sondern nur noch als Haftorgan aufrechter und radiär gebauter Fäden erscheint, die büschelförmig vereinigt mit der Haftscheibe das neue Individuum darstellen. Wir sehen nun, daß neben den plurilokulären besonders bei den aufrechten Pflanzen auch unilokuläre Sporangien vorkommen. Wir wissen andererseits, daß, wo geschlechtliche Fortpflanzung bei den Phaeosporeen auftritt, die Sporen aus plurilokulären, nicht aus unilokulären Sporangien zu einem Geschlechtsakt befähigt sind. Wäre nun auch noch der dritte Schritt gemacht und trügen die scheibenförmigen Pflanzen etwa nur ungeschlechtliche unilokuläre, die aufrechten dagegen nur plurilokuläre und zwar geschlechtliche Sporangien, so hätten wir in *Pogotrichum* ein völliges Gegenstück zu *Cutleria*.

Der Begriff des Generationswechsels ist hier durchaus in dem morphologischen Sinne HOFMEISTERs genommen. Daß wir bei seiner Verquickung mit dem Chromosomenwechsel in die Brüche kommen, habe ich gelegentlich eines Referats mit aller Deutlichkeit hervorgehoben (9). Ich kann mich nur den vortrefflichen Ausführungen BUDERs anschließen, die er neuerdings in diesen Berichten (1) und an anderer Stelle veröffentlicht hat (2).

Pogotrichum ist nicht der einzige Fall von Prosporie bei den Phaeosporeen, wenn auch der prägnanteste. Schon 1899 wies ich auf ähnliche Erscheinungen bei *Ectocarpus tomentosoides* hin, bei dem der entwickelten Pflanze eine *Myrionema*phase vorangeht, und zeigte, daß sich bei *Asperococcus scaber* die Haftscheibe mit plurilokulären Sporangien bestecken kann. Seitdem fand ich die *Myrionema*phase bei den *Ectocarpus*arten allgemein verbreitet und auch in anderen Familien ein fertiles Durchgangsstadium niederer Organisation. Auch bei den Florideen gibt es Anklänge an Prosporie, schon 1899 machte ich auf MAGNUS' *Rhodochorton membranaceum* aufmerksam und 1912 wies ich für *Nemastoma Bairdii* nach, daß sich auf dem Squamariaceenartigen Basallager zahlreiche Tetrasporangien entwickeln können, während die aufrechten Triebe erst als rundliche Kuppen angedeutet sind.

Die plurilokulären Sporangien der dorsiventralen Frühgenera-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

tion von *Pogotrichum* erzeugen, wie ich schon 1899 anzeigte, Schwärmer von normalem Bau, die nicht kopulieren. Nachdem die Arbeit zum Druck gegeben war, habe ich die Entleerung dieser Sporangien und ebenso den Austritt aus den plurilokulären Sporangien aufrechter Pflanzen weiter verfolgt. So experimentierte ich am 8. Mai 1899 mit Exemplaren, die bereits alle Merkmale der Spätform aufwiesen, also nur noch eingesprengte Sporangien besaßen. Abends um $^1/_2$7 Uhr wurden einige Feuchtkammerpräparate angesetzt, die am nächsten Morgen um 9 Uhr Scharen zur Ruhe gekommener oder bereits in der ersten Keimung befindlicher Sporen

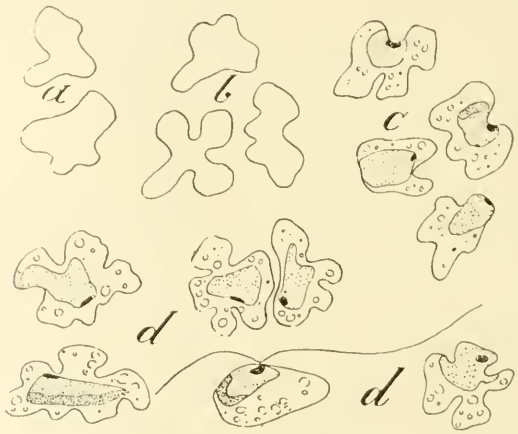

Abb. 2. *Pogotrichum filiforme* Rke. Erste, höchstens 24 Stunden alte Keimstadien der Zoosporen aus plurilokulären Sporangien, a, aus den Prostadien, Aussaat 3. II. 1903, b, aus den vollfertilisierten aufrechten Büscheln, Aussaat 22. III. 1900, c, aus der Spätform, 12. V. 1899, d, aus der Spätform, 15. V. 1904, dazwischen ein Schwärmer. Vergr. sämtlich 1500 : 1.

zeigten. Die Umrisse bei diesen waren nicht rundlich, sondern ausgebuchtet oder zackig, am Chromatophor war der Augenpunkt noch unversehrt sichtbar (Abb. 2 c). Leider gingen die Kulturen zu grunde. Am 22. März 1900 wurde neues Material besorgt, diesmal von Büscheln, die im Höhepunkt der Fertilisierung, also im *Leptonema*stadium standen. Bruchstücke aus verschiedenen Büscheln wurden vormittags um 11 Uhr im hängenden Tropfen von 4 Fruchtkammern vereinigt, 3 davon zeigten um 1 Uhr ziemlich reichlichen Austritt. Nachmittags um 4 Uhr war ein großer Teil zur Ruhe gekommen, dazwischen fanden sich aber noch schwärmende Sporen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Am nächsten Morgen um 9 Uhr (23. März) war in 3 Präparaten das Schwärmen infolge erneuten Austritts sehr lebhaft, im 4ten weniger reichlich. Die Schwärmer unterschieden sich in Größe und Bau nicht von den früheren der *Leptonema-* und der Spätform. Von den zur Ruhe gekommenen waren die allermeisten bereits in Keimung, ihre Umrisse wie bei der Keimung von 1899 sternförmig (Abb. 2b). Eine Kopulation fand nicht statt, die weiteren Stadien wurden nicht verfolgt. Am 2. Februar 1903 wurden einige Feuchtkammern angesetzt, die mit den scheibenförmigen Frühpflanzen beschickt wurden. Nach 24 Stunden war die erste Keimung sichtbar (Abb. 2a). Endlich wurden am 14. Mai 1904 nochmals eine Aussaat von Spätformen gemacht. Sie ergaben nach 24 Stunden ebenfalls die bekannten sternförmigen Keimlinge (Abb. 2 d). Die Aussaaten, die recht reichlich waren, wurden, da ich verreisen mußte, sich selbst überlassen und lieferten am 11. August 1904 die in Abb. 3 abgebildeten Zwergpflanzen, die in mehrfacher Hinsicht von Belang sind. Es sind winzige Pflänzchen, bei denen die Reduktion des vegetativen Teils so weit getrieben ist, daß es nicht einmal zur Ausbildung geschlossener und zerfaserter Scheiben kommt, die aber nichtsdestoweniger reichlich fruktifizieren. Bei a besteht der vegetative Teil nur aus einer einzigen Zelle mit einem Chromatophor, auf ihr sitzt ein oval-zitzenförmiges plurilokuläres Sporangium. Bei b ist nur der rechte obere Teil der vom ursprünglichen Sporenkörper getriebenen Aussprossung fertilisiert worden, sodaß der vegetative Körper aus 2 Zellen besteht. Bei c haben wir eine Kette, die hinsichtlich ihrer Individualität verschiedene Deutungen zuläßt. Sicher ist, daß wir links ein Individuum vor uns haben, das dem bei a entspricht. Das übrige wird wohl am natürlichsten als ein Individuum aufgefaßt mit 3 vegetativen Zellen, von denen die kleine eingeklemmte ein entleertes Sporangium trägt. Allem Anscheine nach schickt sich die Tragzelle an, in die entleerte Hülse ein Ersatzsporangium emporzutreiben. Denkbar ist aber auch die Deutung der Kette als Kolonie von 3 Individuen, die dicht neben einander gekeimt sind und von denen das auf der rechten Seite aus 2 vegetativen noch sterilen Zellen besteht. Bei d wäre die Auffassung der Kette als eines einzigen Individuums mit 5 vegetativen Zellen, 2 entleerten und einem interkalaren Sporangium durchaus annehmbar. Solche interkalar eingesprengten Sporangien, bei denen die Tragzelle selbst fertilisiert wird, kommen bei den Prostadien, die in der freien Natur beobachtet wurden, nicht selten vor (5 Taf. XIII, Fig. 16). Möglicherweise liegt aber auch eine Kette von 2 neben einander

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

gekeimten Individuen vor, von denen das eine links zwei vegetative Zellen und ein entleertes Sporangium, das andere rechts 3 vegetative Zellen und 2 Sporangien, ein reifes und ein entleertes, trägt. Fig. 3 d läßt sich ganz gut dem Teilstück eines niederliegenden Pflänzchens vergleichen, das auf dem fertilen Sorusteil einer *Laminaria* wächst und bei dem sich die geschlossene Scheibe in einzelne *Streblonema*-artige Fäden auflöst. Ich halte es keineswegs für ausgeschlossen, daß auch in der freien Natur neben den makroskopisch sichtbaren Pflänzchen so stark reduzierte und mikroskopisch kleine

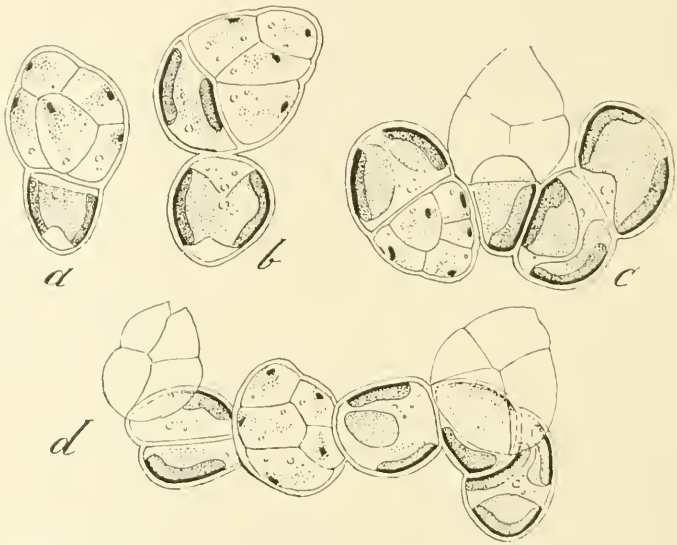

Abb. 3. *Pogotrichum filiforme* Rke. Zwergpflanzen mit plurilokulären Sporangien, Aussaat am 14. V. 1904, Ernte am 11. VIII. 1904. a. Zwergpflanze mit einer vegetativen Zelle und einem Sporangium. b. Zwergpflanze mit 2 vegetativen Zellen und einem Sporangium. c, d. Kettenförmige Zwergpflänzchen mit z. T. entleerten Sporangien. Vergr. sämtlich 1500 : 1.

Zwergpflanzen vorkommen. Nach Analogie könnte man erwarten, daß sie die allerfrühesten Stadien, die vielleicht schon in den Dezember oder gar in den November fallen, darstellen. Der letzte Schritt in der Reduktion wäre, daß die keimende Spore ohne eine vegetative Zelle zu bilden, sich unmittelbar in ein plurilokuläres Sporangium verwandelt. Das würde bei den weiter entwickelten Pflänzchen der Fertilisierung der Tragzelle entsprechen. Beobachtet ist ein solcher Fall, der eine Verknüpfung mit der Fortpflanzung gewisser Chlorophyceen nahe legen würde, nicht.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Es wäre denkbar, daß die Zwergpflanzen ihre geringe Entwicklung der Kultur auf Glas verdanken. Dem dürfte aber die reichliche Fertilisierung widersprechen, ganz abgesehen davon, daß die Tendenz zur Prosporie ja auch bei den normal auf *Laminaria* wachsenden Pflanzen scharf ausgeprägt ist. Wir haben damit einen anderen Gesichtspunkt bereits berührt. Unsere Aussaat ist auch deshalb von Interesse, weil sie zeigt, daß die Zoosporen trotz ihrer endophytischen Lebensweise das Gewebe der Wirtspflanze zur Keimung nicht brauchen, sondern auch auf Glas, also auf einer anorganischen Unterlage zu keimen vermögen. Später, nämlich am 23. März 1906, habe ich *Pogotrichum* vereinzelt auch auf den Muschelkalkfelsen bei der Helgoländer Düne beobachten können. Ein auffallender Punkt bedarf weiterhin noch der Erwähnung. Die ersten etwa 24 Stunden alten Keimstadien sind sternförmig und erinnern an die Keimstadien, die SAUVAGEAU bei den Megasporen von *Myrionema vulgare* beobachtet hat (13 Fig. 10 H). Bei den Zwergpflanzen vom 11. August 1904 hat die stark vergrößerte vegetative Zelle aber rundliche Umrisse. Weitere Kulturen, an denen ich zur zeit verhindert bin, müssen diesen Punkt noch aufklären.

Es entsteht schließlich noch die Frage: Wenn die Spätformen von *Pogotrichum* Ende Juni verschwinden und die ersten Frühpflanzen erst im Januar wieder erscheinen, wo bleibt die Pflanze in der Zwischenzeit? Ich habe sie deshalb in den folgenden Jahren immer im Auge behalten und als ich 1905 bereits am 6. Januar nicht nur voll entwickelte Frühstadien, sondern auch solche fand, die bereits aufrechte Triebe entsandten, war das Vorhandensein der Frühstadien für den Dezember vorauszusehen. Am 17. Dezember 1907 fand ich denn auch auf dem gewohnten Substrat zahlreiche Scheiben, die bereits in voller Fruktifikation standen. Unerwarteter war ein Fund, den ich am 7. Oktober 1910 machte. Auf Thallomen von *Laminaria saccharina*, die bei der Düne gesammelt wurden und die mit verschiedenen echten *Myrionema*-Arten besiedelt waren, fanden sich ganz vereinzelt auch aufrechte Fäden von *Pogotrichum*, die zwar meist monosiphon, an der Spitze aber fertilisiert waren. Die Fäden ähnelten Zweigen von *Pylaiella litoralis* mit endständigen Ketten plurilokulärer Sporangien. Nach diesen Befunden vermute ich, daß die unscheinbaren Scheibenpflanzen auch in der Zeit vom Juli bis zum November vorhanden sind, daß sie aber wegen der dann reichlichen *Myrionema*vegetation auf den Laminarien leicht übersehen werden und bei günstiger Witterung ausnahmsweise aufrechte Fäden entwickeln können.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Der Sommer 1910 war ungewöhnlich kalt und unfreundlich, während im Oktober warmes sonniges Wetter von ganz sommerlichem Charakter einsetzte und während des ganzen Monats anhielt. Die Spätformen des Juni würden also im Juli wieder von den sogenannten Frühstadien abgelöst werden. Dazu stimmt sehr schön ein Fund, den ich bereits am 25. Juni 1903 machte, wo ich auf dem Kalbertan bei der Düne scheibenförmige Pflanzen auf den diesjährigen Thallomen *Laminaria saccharina*, der sog. *F. Phyllitis*, sammelte. Dort wuchs sie zusammen mit einer *Myrionema*art und war in voller Fruktifikation. Das sofortige Auskeimen der Zoosporen auch bei den Spätpflanzen macht ein solches Verhalten von vornherein wahrscheinlich.

THURET hat zuerst, 1851, die Zoosporen von zwei Laminariaceen, *Laminaria saccharina* und *Saccorhiza bulbosa* beobachtet und auch über ihre Keimung kurz berichtet (19). Die Zoosporen sind von normalem Bau, auch die Keimung schien keine Besonderheiten zu bieten und erfolgt stets ungeschlechtlich. Später erschienen Arbeiten von WILLIAMS (1900 u. 1912, 20 u. 21), DREW (1910, 3) und KILLIAN (1911, 4). DREW behauptet, die Kopulation der Zoosporen gesehen zu haben und macht dabei sehr auffallende Angaben auch über ihren Bau. Auf Grund eigener Beobachtungen konnte ich in einem kritischen Referat über diese Arbeiten die älteren Angaben bestätigen (6), wurde aber doch veranlaßt, im November 1910 den Gegenstand erneut zu untersuchen. Kurze Mitteilungen über beide Beobachtungen wurden bereits 1912 von mir veröffentlicht (8).

Als bequemstes Objekt bot sich mir bei Helgoland *Laminaria saccharina* dar. Sie erzeugt ihre mit Paraphysen untermischten und zu bandförmigen Sori vereinigten Sporangien, die stets unilokulär sind, im Winter und fertile Thallusstücke, die man aus dem Freien ins geheizte Zimmer bringt, entlassen ihre Schwärmsporen in ganzen Wolken. Wegen der Reinheit des Materials und der Massenhaftigkeit und Leichtigkeit des Austritts habe ich für das Auffangen der Schwärmer nicht den hängenden Tropfen der Feuchtkammer verwandt, der immer etwas ungünstige Verhältnisse bietet, sondern die Schwärmer auf Objektträgern aufgefangen, die an Korken in das von Schwärmern braune Wasser gehängt wurden. Nach dem Festsetzen der Schwärmer wurden die Objektträger in reines Wasser übertragen. Ihr Bau bietet keine Besonderheiten,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

was darüber zu sagen war, mag in meinem oben zitierten Bericht nachgelesen werden, wo sich auch eine Abbildung befindet (8, p. 178 Taf. VIII, Fig. 8).

In einer am 24. November 1910 gemachten Aussaat zeigten die abgerundeten und mit Membran umgebenen Schwärmer alsbald die bereits von THURET abgebildete Protuberanz, die zum Keimschlauch auswächst. Sehr bald beginnt der Zellinhalt aus dem Sporenkörper in den keulenförmigen Schlauch herüber zu wandern und schließlich befinden sich die nun in der Mehrzahl vorhandenen Chromatophoren mit dem Plasma im Keimschlauch, während der rundliche Sporenkörper fast leer erscheint. Es folgt dann die erste Querwand. Ein solches Stadium mit noch zylindrisch-keulenförmigem Keimschlauch ist auch bei den THURETschen Figuren

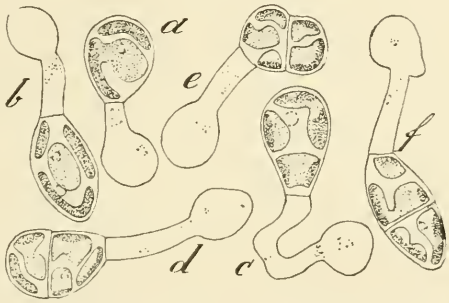

Abb. 4. *Laminaria saccharina* (L.) Lmx. Keimpflänzchen aus Zoosporen unilokulärer Sporangien, Aussaat am 24. XI. 1910, Ernte am 13. XII. 1910. a—c Embryosporen mit einzelligem jungem Prothallium, d—f desgl. mit zweizelligem jungen Prothallium. Vergr. sämtlich 1200 : 1.

zu erkennen. Diese gleichsam indirekte Keimung, da die Spore nicht in den Keimling einbezogen wird, sondern als farblose Schale liegen bleibt, habe ich in ähnlicher Weise auch für *Nemoderma tingitanum* beschrieben (7. p. 129 f., Taf. VI, Fig. 31—34). Über das Verhalten der Kerne habe ich bei *Nemoderma* berichtet, daß in dem ursprünglichen Sporen- bez. Eikörper ein wandständiger Kern, dem etwas Plasma und Physoden, zuweilen auch noch ein zurückgebliebener Chromatophor beigefügt sind. zurückbleibt. Auch die Sporenhülsen bei *Laminaria* besitzen zweifellos einen Zellkern (vgl. unten den Bericht über SAUVAGEAUSs Arbeiten). In der Sporenhülse und in dem anschließenden Schlauchstück waren die Chromatophoren entfernt, nur einige Plasmareste waren hier

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

und da noch ohne weitere Färbung sichtbar. Die näheren Einzelheiten, die bei der verhältnismäßig schwachen Vergrößerung der THURETschen Figuren nicht zu erkennen sind, gibt unsere Fig. 4, die weiter vorgeschrittene Stadien darstellt. Sie wurden am 13. Dezember 1912 geerntet, sind also 3 Wochen alt. Der Keimschlauch mit den beiden Chromatophoren, die eine weitere Teilung einleiten, schwillt kugelförmig an (Fig. 4a) und streckt sich dann von neuem (Fig. 4b, c), um darauf die zweite Querwand zu bilden (Fig. 4d—f). Das vom Keimschlauch unbenutzt gebliebene Stück ist bald länger, bald kürzer, bald gerade, bald stark gewunden (c). Leider gingen die Kulturen durch Bakterien zugrunde. Die erzielten Stadien schienen mir aber darauf hinzudeuten, daß ähnlich wie bei *Chorda Filum* ein niederliegender wenigzelliger Vorkeim, eine Art Protonema entsteht, aus dem dann entsprechend den Figuren im „Atlas deutscher Meeresalgen" und den Figuren von DREW mehrere aufrechte Sprosse hervorgehen. Auf die Übereinstimmung des *Laminaria*-Keimlings mit dem *Chorda*-Protonema hat auch KILLIAN hingewiesen.

Die unerwartete Entdeckung einer geschlechtlichen, mikroskopisch kleinen Zwischengeneration bei den Laminariaceen ist ein Verdienst SAUVAGEAUS. In günstigerer Lage wie ich, der ich bei Ausbruch des Krieges Helgoland verlassen mußte, knüpfte er an die eigentümliche Entwicklung von *Saccorhiza* an, um, einmal auf die merkwürdigen Zwergpflänzchen aufmerksam geworden, auch andere Laminariceen in den Kreis seiner Betrachtung zu ziehen. Die Ergebnisse dieser Untersuchungen sind in 5 kleinen, trotz aller notwendigen Einzelheiten doch mehr vorläufigen Charakter tragenden Arbeiten niedergelegt, über die ich im folgenden kurz berichte. Sie sind besonders deshalb so erfreulich, weil sie ganz neue und interessante Ausblicke auf die Naturgeschichte der Phaeosporeen eröffnen und zugleich zeigen, daß in jener Richtung, die ich beim Studium von *Pogotrichum* verfolgte, ein weites fast unbekanntes Gebiet liegt.

In den beiden ersten Arbeiten über *Saccorhiza bulbosa* werden zwar auch die ersten Keimungsstadien sorgfältig beschrieben, von einer geschlechtlichen Zwerggeneration verlautet aber noch nichts. Das Hauptinteresse liegt hier in der Entwicklung der bereits bekannten aufrechten Thallome von ihrem Jugendzustand an, wobei in der ersten Arbeit (14) die makroskopische Entwicklung, in der zweiten (15) die Zellteilungen der jüngsten Stadien beschrieben werden. Hier werden bereits die weiblichen, aus der Zoospore keimenden Zwergpflanzen sehr genau und zutreffend geschildert,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

in ihrer Bedeutung werden sie aber erst in der dritten Arbeit (16) erkannt, nachdem SAUVAGEAU entdeckt hatte, daß die Zoosporen noch zu einer anderen Art von Zwergpflanzen auskeimen, die nur als männliche gedeutet werden können. Da die Zoosporen schon vor dem Austritt im unilokulären Sporangium selbst keimen können, so ließ sich der Beweis erbringen, daß aus demselben Sporangium sowohl männliche als auch weibliche Zwergpflanzen hervorgehen können. Der Vorgang ist nun folgender: Die zur Ruhe gekommene, einem unilokulären Sporangium der großen aufrechten Pflanze entstammende Zoospore umgibt sich mit einer Membran und vergrößert sich unter Teilung der Chromatophoren, aber Wahrung ihrer Form. Sie tritt in das Stadium des „Embryospors". Der obere Teil wölbt sich schlauchartig empor und nach einer gewissen Zeit wird der gesamte Inhalt als nackte etwas längliche Masse durch eine Öffnung der vorquellenden Membran nach oben herausgepreßt. Zuweilen teilt sich der Embryospor in 2 Zellen, dann schlüpft der Inhalt der oberen oder vorderen Zelle aus; oder es entsteht ein monosiphoner Faden, dann entleert sich wieder die vorderste Zelle, doch können auch die zurückgelegeneren Zellen weiter wachsen und ihren Inhalt entleeren. Auf diese weiblichen Zwergpflanzen bezogen sich die Angaben der zweiten Arbeit. Die Zoosporen oder Embryosporen, die die männlichen Zwergpflanzen liefern, vergrößern sich nur wenig, werden durch Querwände zu 2- oder wenigzelligen Fäden und gliedern das Antheridium erst als wulst-, dann als ei- oder kegelförmige, mit einem kleinen Schnabel versehene Zelle ab, die, sehr viel heller als der vegetative Teil, nur ein Spermatozoid enthält. Die Antheridien, die ausgesprochen protandrisch sind, stehen einzeln oder zu mehreren oder in kleinen Haufen. Der Austritt und die Befruchtung wurden nicht beobachtet, doch fanden sich in den Präparaten bewegliche, mit zwei seitlichen Zilien versehene Körper vom Aussehen gewisser *Cystosira*spermatozoideen, die wohl sicher zu *Saccorhiza* gehören. — Ganz ähnlich verhalten sich *Laminaria digitata* (*flexicaulis*) und *L. saccharina*, denen die vierte Arbeit gewidmet ist (17). Nur verläuft die Keimung der Zoosporen hier indirekt, sowie ich es oben nach den Kulturen vom 24. November 1910 geschildert habe. Die zur Ruhe gekommene noch nicht vergrößerte Zoospore treibt einen Schlauch, dessen angeschwollenes Ende sich nach Aufnahme des einen Tochterkernes und der sich teilenden Chromatophoren durch eine Querwand abtrennt. Die ursprüngliche Spore mit dem anderen Tochterkern stirbt allmählich ab. Der weitere Verlauf ist ähnlich wie bei *Saccorhiza*. Die Anlage der Antheridien an den gedrungenen,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

wenigzelligen oder mehr fadenförmigen Zwergpflänzchen tritt in der Regel sehr frühzeitig ein, in anderen Fällen verzweigen sich die Fäden sehr stark, ehe sie Antheridien bilden. Der Inhalt des einzelnen Antheridiums erscheint fast farblos, besitzt jedoch einen oder zwei sehr blasse reduzierte Chromatophoren. Auch bei den weiblichen Pflanzen, die etwa in gleicher Anzahl wie die männlichen erzeugt werden, haben wir starke Verschiedenheiten in der Ausbildung, zuweilen verwandelt der zweizellige Embryospor ohne weitere Teilung das chromatophorenhaltige distale Stück in ein Oogonium, dann ist der Eikern gleich dem halben Zoosporenkern, oder es entstehen kürzere oder längere verzweigte Fäden, deren Enden zu Oogonien werden. Die Chromatophoren und der übrige Zellinhalt häufen sich im distalen Ende an, die Membran besonders an der Kuppe schwillt an und reißt. Das herausgetretene Ei keimt unmittelbar an der Mündung des Oogons, die sich wieder schließt und dem jungen Keimling als Träger dient. Das basale Rhizoid wächst dann in das leere Oogonium hinein, wie man es schon an THURETs Abbildung sehen kann (19, Pl. 30. Fig. 10). — Die fünfte und letzte Arbeit (18) von SAUVAGEAU endlich beschäftigt sich mit der als einzigem südlichen Vertreter der „Costatae" zu einer anderen Gruppe gehörigen *Alaria esculenta*. Die ersten Stadien der keimenden Zoospore, des Embryospors, verlaufen durchaus wie bei *Laminaria*, der zurückbleibende Kern bleibt jedoch, von etwas Plasma und einem Chromatophor oder Chromatophorenbruchstück begleitet, am Leben. Bald bleibt der Embryospor klein und vom Prothallium leicht unterscheidbar, bald wächst er kräftig heran und die beiden Teile unterscheiden sich dann nur durch eine leichte Einschnürung und die Querwand. Schließlich kann auch dieser Unterschied schwinden und beide Teile nehmen an der Bildung des Gametophyten im gleichen Maße Anteil. Bleibt in diesem Falle der Keimschlauch selbst schmal, um später abzusterben, so haben wir als Ergebnis zwei getrennte gleichwertige Prothallien. Besonders leicht sind diese Unterschiede bei den weiblichen Zwergpflanzen zu verfolgen, bei den männlichen werden sie durch die frühzeitige Fertilisierung verwischt, denn auch *Alaria* ist wie die anderen Arten protandrisch und zwar bis zu dem Grade, daß der Embryospor schon Antheridien erzeugt, während das eigentliche Prothallium noch steril ist. Sonst stimmen die männlichen Zwergpflanzen mit denen der anderen Arten überein, auch bei den weiblichen herrscht weitgehende Übereinstimmung, nur daß von den verlängerten Zellen gewisse steril bleiben und kriechende Fäden entsenden, die dann wieder teils sterile, teils

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

fertile Zellen bilden. Besonders mehr isoliert liegende weibliche Embryosporen neigen zu einer frühzeitigen Fertilisierung. Die Entdeckung einer geschlechtlichen Zwischengeneration bei dieser Gruppe würde gestatten, die von YENDO und OKAMURA beobachteten Zwischenformen der *Undaria undarioides*, ebenfalls einer Angehörigen der Costatae-Gruppe, auf Kreuzung zurückzuführen, wie sie für die systematische Beurteilung der Laminariaceenformen überhaupt von Wichtigkeit ist.

Die genannten Arten und wahrscheinlich alle Laminariaceen sind danach heterogam geschlechtlich mit Generationswechsel. Die große, bisher allein bekannte, unilokuläre Sporangien tragende Pflanze ist der Sporophyt. Die Zoosporen bilden einen Embryospor, aus dem eine selbständige, prothalliumartige, mikroskopisch kleine, getrennt geschlechtliche Gametophytengeneration hervorgeht. Das frei werdende unbewegliche Ei keimt unmittelbar nach der mutmaßlichen Befruchtung zur jungen Laminariacee aus.

KYLIN hat 1916 für die Prüfung dieser Ergebnisse Material von *Laminaria digitata (flexicaulis)* untersucht, das er sich von Kristineberg schicken ließ (10). Seine Aussaaten lieferten die gleichen Zwergpflanzen wie die SAUVAGEAUS. Besonders lehrreich sind seine Figuren der Zoosporenkeimung, in denen der Zellinhalt berücksichtigt ist. Doch wird über das Verhalten der Kerne nichts angegeben. Die männlichen Gametophyten bestehen aus unregelmäßig verzweigten Fäden, an denen sich die Antheridien einzeln oder zu zweien entwickeln. Bei den weiblichen Gametophyten walten die oben geschilderten Verschiedenheiten ob. Es folgen dann noch einige Mitteilungen über die Entwicklung des Sporophyten.

Den Austritt der Spermatozoiden und die Befruchtung des Eies haben die Verfasser bei keiner der behandelten Arten gesehen. Für seine Angaben über frei beobachtete Spermatozoiden bei *Saccorhiza* wird SAUVAGEAU selbst weitere Beobachtungen wünschen, um so mehr als die Angaben über den Inhalt der *Laminaria*antheridien einen etwas anderen Bau erwarten ließen. Der Vorgang der Befruchtung wird voraussichtlich bei der Größe der Eier recht schwierig zu verfolgen sein. Ebenso wird die Beantwortung der Frage, ob die Eier auch parthenogenetisch keimen können, nicht leicht sein, da männliche und weibliche Gametophyten durcheinander wachsen.

Auch mir ist es nicht gelungen, diese Lücken auszufüllen, als ich im Frühjahr dieses Jahres an eine Nachuntersuchung ging, die sich auf *Laminaria saccharina* bezog. Nach verschiedenen Miß-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

erfolgen gelang es, Thallusstücke mit reifen Sori aus Helgoland so frisch nach Berlin zu bekommen, daß eine Aussaat möglich war. Die feuchtverpackten Proben waren gegen 2×24 Stunden unterwegs, dennoch wurden die Sporenmassen aus den reifen Sporangien recht häufig herausgepreßt, aber die Beweglichkeit der Zoosporen war sehr gering. Niemals waren sie im hängenden Tropfen der Feuchtkammer so häufig und lebendig, daß sie sich in einen Kranz am Rande des Tropfens festsetzten. Wohl sah ich in den Präparaten eine ganze Anzahl normal beweglicher Schwärmer, sehr viel häufiger war aber der Fall, daß sie nach einigen trägen Bewegungen zur Ruhe kamen, noch häufiger unterblieb die Abspaltung der Zilien und es kam überhaupt nicht zum Schwärmen. Dennoch war das Aussehen dieser „unbeweglichen Schwärmer" durchaus normal und lebenskräftig. Wurden die Böden größerer Glasgefäße mit Objektträgern belegt und darüber die ganzen Thallusstücke ausgebreitet, so pflegten während der Nacht die Sporen in Masse ausgestoßen zu werden und auf die Objektträger niederzufallen. So konnten in der zweiten Märzhälfte eine ganze Anzahl von Kulturen angesetzt werden, aber nach den schlechten Erfahrungen, die ich mit einer sofortigen Kontrolle machte, überließ ich die Kulturen einige Zeit sich selbst und dies ist der Grund, weshalb ich hier über die ersten Keimstadien nicht ausführlicher berichten kann. Die Kulturgefäße standen in einem schwach geheizten Zimmer mit etwa 10° C Lufttemperatur. Objektträger, die in der angegebenen Weise Sporen aufgefangen hatten und zur Kontrolle ins warme Zimmer gebracht wurden, zeigten Haufen abgerundeter Sporen, von denen einige, die wahrscheinlich erst in den frühen Morgenstunden aus den Sporangien ausgestoßen waren, in schwache Bewegung gerieten. Die Objektträger wurden dann in Kulturgefäße mit reinem Seewasser übertragen. Auf anderen Objektträgern, die 3 Tage vorher ausgelegt waren, fanden sich bereits einige Keimstadien der in Fig. 5 bei a abgebildeten Form. Da SAUVAGEAU für *Laminaria saccharina* und *digitata* indirekte Keimung angibt, da ich selbst diese Keimungsart auch im November 1910 feststellte und KYLIN sie bestätigt hat, so werden auch die Helgoländer Märzsporen ganz allgemein in dieser Weise gekeimt sein. Bei den älteren von mir gezogenen Zwergpflänzchen war meist keine Spur der Sporenhülse oder des Embryospors zu erkennen, die Prothallien machten daher den Eindruck, als ob sie direkt gekeimt wären wie diejenigen von *Saccorhiza*. Nur in einem Falle sah ich bei einem männlichen Pflänzchen eine leere Zelle, die nur als ursprüngliche Sporenhülse

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Abb. 5. *Laminaria saccharina* (L.) Lmx. Zwerggeneration aus Zoosporen unilokulärer Sporangien, Aussaat in der letzten Märzwoche 1917, Ernten bei a nach 3 Tagen (26. III.), bei den andern um Mitte April 1917 nach 2—3 Wochen. a Embryospor mit jungem einzelligen Prothallium. b. Weibliches Prothallium mit einer vegetativen Zelle und einem Oogonium. c. Fadenförmiges weibliches Prothallium oder Individuenkette mit entleertem Oogonium. Das abgerundete Ei hat sich von der Mündung abgelöst. d. Fadenförmiges weibliches Prothallium mit 2 jungen und einem fast reifen Oogonium. e. Zweizelliges weibliches Prothallium. Beide Zellen sind zum Oogonium fertilisiert und haben ihren Inhalt ausgestoßen. Der noch einzellige Keimling verschließt die Mündung. f. Einzelliges weibliches Prothallium entleert mit 4-zelligem Keimling auf der Mündung. Rechts am Oogonium zwei männliche Prothallien mit z. T. entleerten Antheridien. g. Männliches Prothallium von gedrungener Form. h. Männliches Prothallium kurz-fadenförmig. Links der alte Sporenkörper. Vergr. sämtlich 1200 : 1.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

gedeutet werden kann (Abb. 5h), in einem andern Falle bei einer entleerten Oogonienhülse einen wohl als Keimschlauchrest zu deutenden Anhang (Abb. 5c). Übrigens gibt SAUVAGEAU ja ihr baldiges Absterben an.

In meinen Kulturen waren die männlichen und die weiblichen Prothallien gleich zahlreich und wuchsen dicht durch einander gedrängt. Die in Abb. 5 bei b—h dargestellten Zwergpflänzchen waren durchschnittlich 2—3 Wochen alt, die Aussaat fand gegen Ende März, die Ernte um die Mitte des April statt. Häufig begnügt sich der Embryospor mit der Abschnürung eines einzelligen Zwergpflänzchens oder Prothalliums. Bei den weiblichen Individuen ist die Zelle im Vergleich zum ursprünglichen Sporenkörper stark vergrößert und bei einem Durchmesser von 15—20 μ unregelmäßig kugelförmig oder knollenförmig mit nach oben gewölbter Kuppe. Bei stärkerer Emporwölbung wird die Zelle flaschenförmig. Während die Chromatophoren sich lebhaft teilen, beginnen sie sich übereinander zu schieben und zum Teil ins Zellinnere hineinzurücken. Die tröpfchenförmigen Bestandteile des Protoplasmas werden stark vermehrt, die innere Membran beginnt besonders an der Kuppe zu verschleimen und bei reifem Oogonium, das hier mit dem weiblichen Prothallium identisch ist, löst sich das Ei scheinbar von der Wand ab, doch dürfte der Zwischenraum wie gesagt von der verschleimenden Innenwand erfüllt sein. Schließlich reißt die Membran an der Kuppe und das nackte Ei wird aus dem Schlitz herausgepreßt. Meist bleibt es als ovaler Körper unmittelbar auf der wieder sich verklebenden Mündung liegen, nicht selten löst es sich aber auch ab und wird vollkommen rund, aber auch dann entfernt es sich nicht weit von der leeren Oogoniumhülse (Abb. 5c). Da weder Spermatozoiden noch Befruchtung beobachtet wurden, kann darüber nichts berichtet werden. Die Keimung setzt sofort ein und sehr bald erscheinen die ersten Querwände (Abb. 5f). Nicht selten sind zweizellige Prothallien, bei denen die untere Zelle steril bleibt, die obere zum Oogonium wird (Abb. 5b). Zuweilen teilt sich die ursprüngliche Zelle vertikal zum Substrat und es entstehen zwei nebeneinander liegende Zellen, die beide fertilisiert werden können. Einen solchen Fall gibt Abb. 5e wieder, wo die Eier bereits ausgestoßen sind und, mit Membran umgeben, zu keimen beginnen. Sehr häufig sind schließlich die fadenförmigen, auch von SAUVAGEAU beschriebenen Prothallien, von denen Abb. 5d eins wiedergibt. Die vom Embryospor zuerst abgeschiedene kugelförmige Zelle hat nach rechts und links Ausläufer getrieben. Nach links zu folgen erst drei sterile Zellen, von denen sich die dritte

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

am weitesten links gelegene bereits aufrichtet, die vierte schlauchförmig emporgereckte Zelle wird, wie das Übereinanderschieben der Chromatophoren und die Vermehrung der Plasmatröpfchen zeigte, zum Oogonium heranwachsen. Nach rechts zu sind zwei Zellen gebildet, von denen die erste sich nach oben flaschenförmig verlängert hat und wahrscheinlich ganz zum Oogonium ausgebildet werden wird, die zweite distal gelegene dagegen ein bereits fast reifes Oogonium darstellt. Bei diesen kettenförmigen Individuen ist nicht selten die Entscheidung, ob es sich um eine oder mehrere dicht nebeneinander gekeimte Zwergpflänzchen handelt, ähnlich wie bei den Zwergpflänzchen von *Pogotrichum* recht schwierig, wie unsere Fig. 5c zeigt. Für die sterilen Teile sind größere, dicke und polyedrische, für die fertilen etwas kleinere, dünnere und mehr ovale oder rundliche Chromatophoren charakteristisch. Die reifen Eier weisen einige Dutzend Chromatophoren auf.

Bei den männlichen Zwergpflanzen ist die Vergrößerung der ersten vom Embryospor abgeschiedenen Zelle viel weniger erheblich als bei den weiblichen. Die Zelle teilt sich einmal und kann dann sofort zur Bildung von Antheridien übergehen (Fig. 5g), häufig wird aber auch ein kurzer steriler Faden erzeugt oder der Faden wird etwas länger und die Bildung der Antheridien verzögert sich demgemäß. Doch habe ich nie so stark fadenförmige und reichverzweigte männliche Prothallien beobachtet, wie sie SAUVAGEAU und KYLIN abbilden und beschreiben. Die Antheridien selbst drängen sich gewöhnlich zu traubenförmigen Körpern zusammen, der Übergang von den vegetativen zu den fertilen Zellen pflegt dabei ein ganz allmählicher zu sein und die Entscheidung, wo in der immer heller werdenden Zellreihe die Grenze der Fertilität liegt, ist schwierig. SAUVAGEAU und KYLIN fassen die Antheridien als einzellig auf und sprechen von gereihter, benachbarter oder interkalarer Stellung derselben. In meinen Kulturen ist die Anhäufung so ausgesprochen, daß man lieber den ganzen trauben- oder büschelförmigen Komplex als Antheridienstand bezeichnen würde. Die einzelnen Zellen wären dann den Spermatangien der Florideen vergleichbar, für die freilich terminale Stellung durchaus die Regel ist. Da die „Antheridien" auch interkalar stehen und wenigzellige Ketten bilden können, so scheint mir ihrer Ableitung aus den fadenförmig einreihigen plurilokulären Sporangien der Phaeosporeen nichts im Wege zu stehen. Der Inhalt der männlichen Zellen ist sehr hell, doch sind schwach gefärbte Stellen, die den stark reduzierten Chromatophoren entsprechen, erkennbar. Bei den reifen Fächern dürfte die Einzahl das Nor-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

male sein; wo 2 Chromatophoren zu erkennen sind, tritt wahrscheinlich noch eine Teilung ein. Kleine Tröpfchen sind in sehr spärlicher Anzahl beigegeben. Von einem Augenpunkt ist nichts zu bemerken. Die Zellen öffnen sich an der papillenförmig ausgezogenen Spitze, aber den Austritt selbst habe ich trotz reichlicher Beschickung der hängenden Tropfen ebensowenig beobachtet wie frei gewordene Spermatozoiden. Besonders bei den männlichen Pflanzen zeigen die Spitzen der Verästelungen, die sonst fertilisiert wurden, häufig Neigung, in sterile Fäden auszuwachsen.

Die jungen *Laminaria*pflänzchen entwickelten sich in den Kulturen massenhaft und kräftig, ein näheres Eingehen auf sie kann hier unterbleiben, da ich doch kaum etwas Neues darüber bringen könnte.

SAUVAGEAU ist durchaus im Recht, wenn er die Fortpflanzungsverhältnisse der Laminariaceen als Erscheinung ganz besonderer Art betrachtet, die bei den übrigen Phaeosporeen ohne Beispiel ist. Er tritt daher für eine Abtrennung der Laminariaceen ein und hält dafür, daß sie eine besondere, den Fucaceen und Dictyotaceen gleichwertige Gruppe bilden müßten. In der Tat hat das viel für sich, doch sprechen gewisse Gründe dagegen, diese Abtrennung schon jetzt vorzunehmen.

Gewiß sind derartige Verhältnisse, wie sie die Laminariaceen bieten, bisher bei den Phaeosporeen nicht bekannt. Wohl aber bieten die doch noch zu den Phaeosporeen gehörigen Cutleriaceen ein Beispiel für weitgehende geschlechtliche Differenzierung und noch ausgeprägter ist dieselbe bei einigen freilich noch unvollständig bekannten Sphacelariaceen höherer Entwicklungsstufe. Auch ein ausgeprägter Generationswechsel ist, wie ebenfalls die Cutleriaceen zeigen, bei den Phaeosporeen vertreten und schließlich muß zugegeben werden, daß in der Reduktion der dorsiventralen Pflänzchen von *Pogotrichum* zu mikroskopisch kleinen Zwergpflänzchen, wie sie oben geschildert wurde, ein Fall verwirklicht ist, der unwillkürlich an die Zwergpflänzchen der Laminariaceen erinnert. Ein Vergleich unserer Fig. 3 mit Fig. 5 und besonders mit den männlichen Zwergpflanzen von *Laminaria* zeigt ohne Weiteres die Ähnlichkeit dieser mikroskopisch kleinen Zwischengenerationen. Nur daß bei *Pogotrichum*, wie verschieden auch die Generationen vegetativ entwickelt sein mögen, die reproduktive Thätigkeit uniform durch meist plurilokuläre Sporangien mit ungeschlechtlich keimenden Zoosporen vor sich geht. Da aber *Pogotrichum* auch unilokuläre Sporangien besitzt, so hätte die Pflanze immerhin die Fähigkeit zu einem gleichen Entwicklungszyklus wie die Laminariaceen. Es

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

wurde oben angenommen, die Entwicklung hätte einen Weg genommen, der den Scheibenpflanzen die unilokulären, den aufrechten die plurilokulären Sporangien zuwies. Dann würde der Zyklus dem von *Aglaozonia-Cutleria* entsprechen. Nehmen wir aber umgekehrt an, die aufrechten Pflanzen besäßen nur unilokuläre Sporangien, die niederliegenden dagegen, die nur als Zwergpflänzchen auftreten, nur plurilokuläre Sporangien, deren Schwärmer kopulieren, so hätten wir, von der mehr isogamen Fortpflanzung abgesehen, einen Entwicklungszyklus, der durchaus dem bei den Laminariaceen entspräche.

Bei einer eventuellen Abtrennung der Laminariaceen müßte ferner berücksichtigt werden, daß der vegetative Aufbau der Laminariaceen trotz aller Eigenart und Mannigfaltigkeit in der Ausgestaltung in seinen Grundlinien dennoch bei den Phaeosporeen bereits vorbereitet ist. Der stipofrondale und gleichzeitig interkalare Wachstumsmodus ist auch bei den Phaeosporeen verbreitet, die Differenzierung der Gewebe in der Hauptsache auch schon bei *Chorda* zu finden, der Bau der fertilen peripheren Schicht im Prinzip bei dieser Gattung durchaus so wie bei den Laminariaceen. Die klaffende Lücke, wie sie für die Fucaceen und auch für die Dictyotaceen sowohl in der vegetativen wie in der reproduktiven Organisation gegenüber den Phaeosporeen sich zeigt, wird bei den Laminariaceen vermißt. Das Auftreten von Zwerggenerationen bei einer verhältnismäßig unscheinbaren Pflanze wie *Pogotrichum* ist freilich nicht so überraschend wie bei den gigantischen Laminariaceen und der regelmäßige Wechsel zwischen ungeschlechtlichen Sporophyten und geschlechtlichen Gametophyten ist erst bei den Laminariaceen streng durchgeführt. Es ändert jedenfalls nichts an der Wichtigkeit der schönen Funde von SAUVAGEAU, ja es erhöht ihren Reiz, daß sie für uns in Verbindung mit den Befunden bei *Pogotrichum* ein Fingerzeig sein dürfen, ähnliche Verhältnisse auch bei den anderen Phaeosporeen aufzuspüren[1]).

Kgl. Botanisches Museum, Berlin-Dahlem, Juli 1917.

---

1) Nach Abschluß der Arbeit wird mir das letzte Heft der „Comptes rendus" zugänglich. Es ist vom 21. Mai 1917 datiert und enthält eine Arbeit von SAUVAGEAU „Sur un nouveau type d'alternance des générations chez les Algues brunes *(Dictyosiphon foeniculaceus)*." Die Auffindung von Zwerggenerationen bei dieser echten Phaeosporee bestätigt meine obige, auf *Pogotrichum* fußende Ansicht. Auf diese wie die anderen Arbeiten werde ich näher eingehen, wenn ich meine neueren Untersuchungen in extenso veröffentliche. Hoffentlich liegen mir dafür die ausführlichen Berichte von SAUVAGEAU schon vor.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Literaturverzeichnis.

1. BUDER, J., Zur Frage des Generationswechsels der Pflanzen. 1916. Ber. d. D. Bot. Ges. Bd. 34, p. 559—576.
2. — —, Der Generationswechsel der Pflanzen. 1916 Monatshefte f. d. naturwiss. Unterricht Bd. IX, p. 1—47 mit 13 Abb. und 10 Entwicklungsschemen.
3. DREW, G. H., The Reproduction and early development of *Laminaria digitata* and *Laminaria saccharina*. 1910. Ann. of Bot. 24. 177—190. Pl. 14—15.
4. KILLIAN, K., Beiträge z. Kenntnis der Laminarien. 1911. Zeitschr. f. Bot. 8. 433—494. Mit 32 Textf.
5. KUCKUCK, P., Über Polymorphie bei einigen Phaeosporeen. 1899. Festschrift für SCHWENDENER. 357—384. Taf. XIII u. 12 Textf.
6. — —, Referat über DREW (s. o.). 1910. Zeitschr. f. Bot. 2. 606 f.
7. — —, Neue Untersuchungen über *Nemoderma*. 1912. In „Beiträge zur Kenntnis der Meeresalgen." Abh. 10. Wissenschaftl. Meeresuntersuchungen Bd. V, p. 117—152. 3 Tafeln u. 18 Textf.
8. — —, Zur Fortpflanzung der Phaeosporeen. 1912. In „Beitr. z. Kenntnis d. Meeresalgen." Abh. 11. l. c. p. 153—186. 2 Tafeln u. 4 Textf.
9. — —, Referat über SVEDELIUS, N., Zytologisch-entwicklungsgeschichtliche Studien über *Scinaia furcellata*. 1915. (ENGLERs Jahrbücher 1916. Bd. 54, Literaturber. p. 29—31).
10. KYLIN, H., Über den Generationswechsel bei *Laminaria digitata*. 1916. Svensk Bot. Tidskrift. 10. 551—561. Mit 5 Textf.
11. OLTMANNS, F, Morphologie und Biologie der Algen. Bd. I, 1904, Bd. II 1905.
12. REINKE, J, SCHÜTT, F. und KUCKUCK, P., Atlas deutscher Meeresalgen. Heft 2. 1892.
13. SAUVAGEAU, C., Sur quelques Myrionémacées. 1898. Ann. des scienc. nat. Botanique. 8. série T. V. 1—130. Mit 29 Textf.
14. — —, Sur le développement et la biologie d'une *Laminaire (Saccorhiza bulbosa)*. Compt. rend. de l'Acad. d. Scienc. 160. 1915. p. 445—448.
15. — —, Sur les débuts du développement d'une *Laminaire (Saccorhiza bulbosa)*. l. c. 161. 1915. 740—742. Mit 1 Textf.
16. — —, Sur la sexualité hétérogamique d'une *Laminaire (Saccorhiza bulbosa)*. l. c. 161. 1915. 796—799. Mit 1 Textf.
17. — —, Sur les gamétophytes de deux *Laminaires (L. flexicaulis* et *L. saccharina)*. l. c. 162. 1916. 601—604. Mit 1 Textf.
18. — —, Sur la sexualité hétérogamique d'une *Laminaire (Alaria esculenta)*. l. c. 162. 1916. 840—842. Mit 1 Textf.
19. THURET, G., Recherches sur les Zoospores des Algues. 1851. Ann. des Scienc. 3. Série Botanique 14.
20. WILLIAMS, J. L., Germination of the Zoospore in Laminariaceae. 1900. Rep of the Brit. Assoc. for the Advancement of scienc.
21. — — The Zoospores of the Laminariaceae and their Germination. 1912. l. c.

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): Kuckuck Paul

Artikel/Article: Ueber Zwerggenerationen bei Pogotrichum und über die Fortpflanzung von Laminaria. 557-578