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

Erklärung der Tafel V.

Sämtliche Abbildungen (nach photographischen Aufnahmen in annähernd nat. Gr.) beziehen sich auf *Crassula multivava* Lem.

Fig. 1. Knospenbildungen (a, a) in den Achseln der Hochblätter des Blütenstandes.

Fig. 2. Adventivbildungen (Sprosse und Wurzeln) auf der Unterseite der Blätter, nach Durchtrennung der Hauptnerven entstanden.

Fig. 3. Bildung von Adventivwurzeln allein. Versuchsanstellung wie früher.

---

29. A. Pascher: Ueber diploide Zwerggenerationen bei Phaeophyceen (Laminaria saccharina).

(Mit 3 Abb. im Text.)

(Eingegangen am 13. Mai 1918.)

Der Generations- resp. Phasenwechsel bei den Laminariaceen wurde zuerst von SAUVAGEAU bei *Saccorhiza* aufgedeckt und später vom gleichen Forscher bei *Laminaria flexicaulis (digitata)* und *Laminaria saccharina* sowie *Alaria* wiedergefunden. KYLIN konnte in einer kleinen Arbeit die Kenntnis des Generationswechsels bei *Laminaria digitata* ausbauen und hat außerdem in einer vor kurzem erschienenen Arbeit, die ganz gleichen Verhältnisse bei *Chorda* wiedergefunden. In dieser letzten Arbeit gibt er auch, unter hypothetischer Ergänzung fehlender Glieder, unsere Kenntnis über den Generationswechsel der Braunalgen überhaupt übersichtlich wieder und zeigt, daß sich bei den Phaeophyten die mannigfachsten Formen der Reduktion der haploiden Phase, die schließlich mit dem völligen Verlust derselben als selbständigen Generation (Fucaceae) endet, finden. Die Ausführungen KYLINs sind tatsächlich imstande, Klarheit über die verwickelten Verhältnisse zu geben.

Bei den Laminariaceen ist der Generationswechsel in der Form ausgebildet, daß der vegetative Organismus, die *Laminaria* oder *Chorda*pflanze schlechtweg, der diploiden Generation angehört, er ist der Sporophyt, bei dem, wie KYLIN an *Chorda* nachwies, die Reduktion zur haploiden Generation bei der ersten Teilung des Kernes jener Zellen stattfindet, die zu Zoosporangien werden. Die aus diesen austretenden Schwärmer sind haploid und keimen zu kleinen oft fadenförmigen getrenntgeschlechtigen Vorkeimen aus, deren männliche die Spermatozoiden, deren weibliche

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

die Eier liefern, aus denen nach der Befruchtung, der Keimling wieder zur diploiden Pflanze heranwächst.

Eine Reihe von Beobachtungen zeigte nun, daß diese Form des Generationswechsels in Ausnahmefällen, vielleicht veranlaßt durch die Bedingungen der Kulturen, bei *Laminaria* inbezug auf die Ausbildung der diploiden Generation abgeändert werden können.

Als Material diente *Laminaria saccharina*, die mir 1912 von der biologischen Station zu Helgoland zugesendet wurde. Der Laubteil zeigte reife Sporangien, die in Meerwasser übergeführt, massenhaft Zoosporen lieferten. Hierbei wurden mittelgroße Gläser benutzt, die mit Triestiner Meerwasser gefüllt waren und darein Stücke *Laminaria*-Laubes gegeben. Die Gläser wurden dann sich selber überlassen und zeigten nach einiger Zeit üppige Kulturen jener Stadien, die nach den Untersuchungen SAUVAGEAUS und KYLINs als männliche und weibliche Gametophyten angesprochen werden müssen. Sie bedeckten als lebhafter, brauner Überzug den Boden und einen Teil der Wände der Gläser. Die Deutung dieser Stadien, lange vor den Untersuchungen der beiden Beobachter, war aber damals nicht die als Gametophyten von *Laminaria*, doch lassen die Handzeichnungen davon keine andere Deutung zu. Die männlichen Fäden waren zarter und bildeten ziemlich reich Verzweigungen aus. Die weiblichen derberen waren oft nur ein- oder wenigzellig, bildeten aber auch manchmal derbe, reichverzweigte Fäden. An diesen waren einzelne Zellprotoplasten als Eisphaeren ausgetreten und an ihnen fanden sich auch zahlreich jene Stadien, die als Keimlinge der diploiden *Laminaria*-Generation gedeutet werden müssen. Die ausgetretenen Oosphaeren waren an der Basis manschettenförmig von den vorgeschlagenen Rändern des Loches, durch das sie aus dem Oogonium ausgetreten waren, umgeben.

Nach den Skizzen erfolgte die Bildung der Keimlinge fast völlig[1]) so, wie es z. B. KYLIN für *Laminaria digitata* angibt. Die befruchtete Eizelle streckt sich, teilt sich dann; von den beiden Tochterzellen teilt sich dann zuerst die obere, dann die untere, so daß der Keimling vierzellig wird. Indem die an den oberen Zellen einsetzenden weiteren Teilungen nach unten vorschreiten, entsteht ein achtzelliger Keimling, an dem auch die ersten Längsteilungen der Zellen zu finden sind. Das Ganze steht meist

---

1) *Laminaria saccharina* ist bereits von SAUVAGEAU untersucht; da ich dessen Arbeit nicht erhalten kann, weiß ich nicht, inwieweit meine Beobachtungen sich mit seinen Ergebnissen decken.

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

noch auf dem entleerten Oogonium. Während nach KYLIN bei *Laminaria digitata* immer die vierte Zelle von oben die erste mit Längsteilung ist, konnte eine solche Regelmäßigkeit bei *Laminaria saccharina* in meinen Kulturen nicht gefunden werden, es war oft die dritte, manchmal die fünfte Zelle. Die Längsteilungen wiederholen sich nun, durch ebenfalls von oben nach unten vorschreitende neuerliche Teilungen streckt sich der Keimling; die unteren Zellen teilen sich viel weniger lebhaft, aus ihnen wölben sich dann die Rhizoiden vor, schließlich entsteht der flächige Keimling, der bereits deutlich die beginnende Gliederung in Stamm, Laubteil und Rhizoid zeigt. Auf die Übereinstimmung oder die Unterschiede gegenüber der von KYLIN untersuchten *Chorda filum* einzugehen, ist hier nicht der Platz.

Aus diesen Keimlingen entsteht schließlich der mächtige Sporophyt. Wie KYLIN an *Chorda* zeigte, erfolgt dann die Reduktion zur haploiden Kernphase bei der ersten Teilung des Kernes in den sich bildenden Zoosporangien, die am Laubteile in einer ausgesprochenen Längszone oberflächlich gebildet werden.

In meinen Kulturen konnte nun wiederholt gesehen werden, daß in einzelnen Fällen die Ausbildung der diploiden Generation recht gehemmt ist. Normalerweise kommt es erst am mächtigen Laubteile der *Laminaria*, der sich alljährlich erneuert, zur Ausbildung der Zoosporangien.

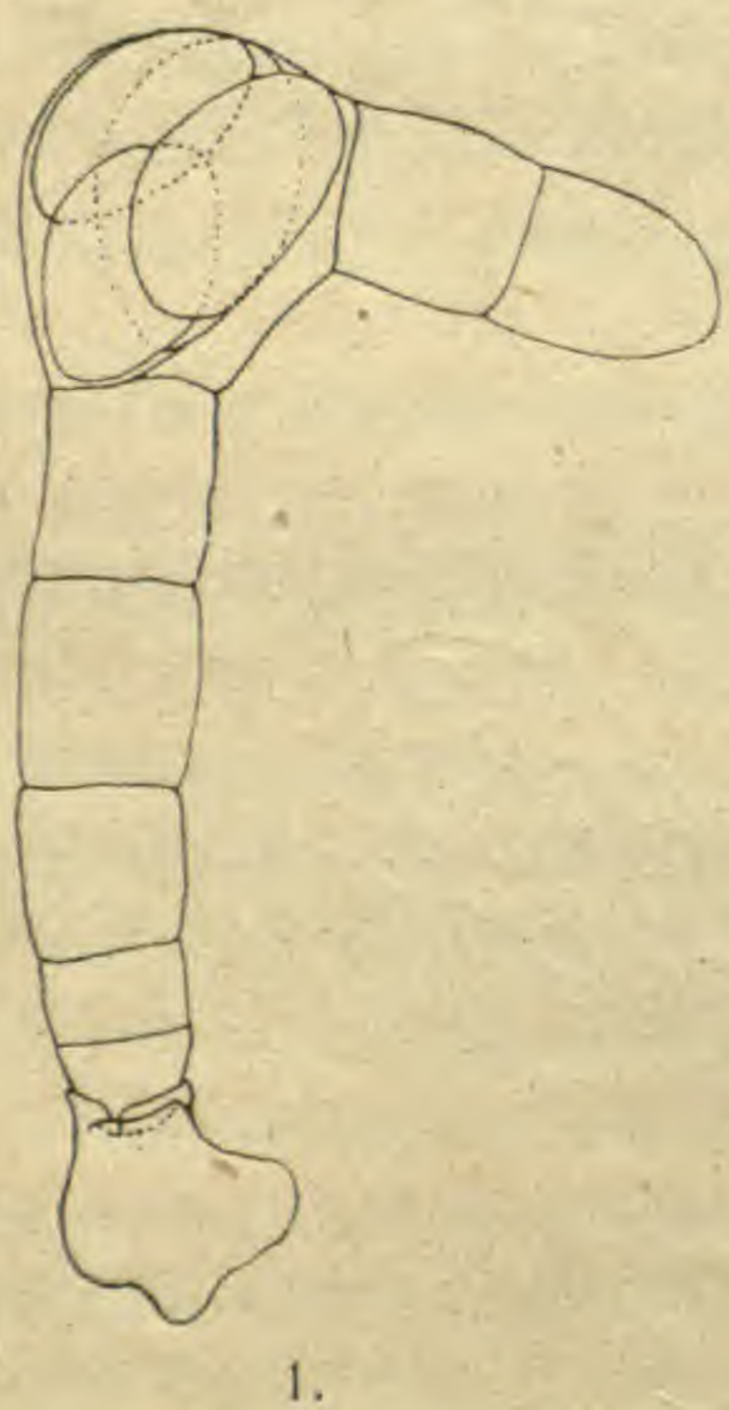
Es kamen nun häufig Fälle zur Beobachtung, in denen zur Bildung der Zoosporangien nicht erst die Bildung des vollentwickelten Sporophyten abgewartet wurde, sondern die Sporangienbildung bereits an jungen Keimlingen stattfand. So fanden sich Keimlinge, die gerade erst begannen flächig zu werden und trotzdem bereits die Zoosporangien ausbildeten. Nicht in geschlossener Folge, sondern einzelne Zellen wandelten sich in Zoosporangien um, die, wie ich wiederholt beobachtete, oft acht, oft aber auch nur vier — der geringeren Größe entsprechend — Schwärmer entließen. In allen Fällen erschienen die kleinen Keimlinge durch die Zoosporangienbildung schwer geschädigt, sie gingen regelmäßig ein. Hier erscheint also die diploide Generation der normalen Ausbildung gegenüber bereits ungemein reduziert.

Das ist noch mehr dort der Fall, wo die Zoosporangienbildung bereits an den noch fadenförmigen Keimlingen erfolgt. Ich sah einzelne achtzellige Keimlinge, bei denen gerade die erste Längsteilung stattgefunden hatte, bei denen ebenfalls einzelne Zellen zur Schwärmerbildung schritten; in manchen Fällen war es die

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

eine der beiden Längszellen, die, stark vergrößert, sich vorwölbt, dadurch den Keimling umbog, und vier oder acht Schwärmer ausbildete. Doch war dies auch bei anderen Zellen möglich. Hier bestand die diploide Generation demnach nur mehr aus acht bis zehn Zellen.

Noch weiter ging die Reduktion der diploiden Phase dort, wo bereits am zweizelligen Keimling die obere Zelle direkt zum Zoosporangium wurde und sich genau so verhielt, wie eine Zelle



1.

2.

Abb. 1. Achtzelliger diploider Keimling. An der Basis das leere Oogonium. Die eine der beiden ersten Längszellen ist zu einem uniloculären Sporangium geworden.

Abb. 2. Zweizelliger diploider Keimling, basal das entleerte Oogonium; die oberste der beiden Zellen als uniloculäres Sporangium.

des *Laminaria*-Laubes, die zum Zoosporangium werden soll. Auch hier entstanden vier oder acht Schwärmer.

Besteht hier die diploide Generation nur mehr aus zwei Zellen, so ist sie am weitesten reduziert in jenen Fällen, wo die Eizelle statt zu einem diploiden Keimlinge auszuwachsen und den *Laminaria*-Sporophyten auszubilden, auf diesem Stadium stehen blieb, sich gar nicht mehr teilte, sondern sich ohne jede Querteilung in die Länge streckte, die Chromatophoren vermehrte und sich vergrößerte. Solche Keimlinge wären bereits sehr intensiv

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

gefärbt. Dann erfolgte wiederholte Teilung des Zellinhalts zu 2, 4, schließlich 8 oder 16 Teilstücken, die als Zoosporen austraten. Die befruchtete Eizelle war also sofort zum Zoosporangium geworden, hatte gleich die Reduktionsteilung zur haploiden Phase durchgeführt; der ganze, mächtige, diploide Vegetationskörper einer

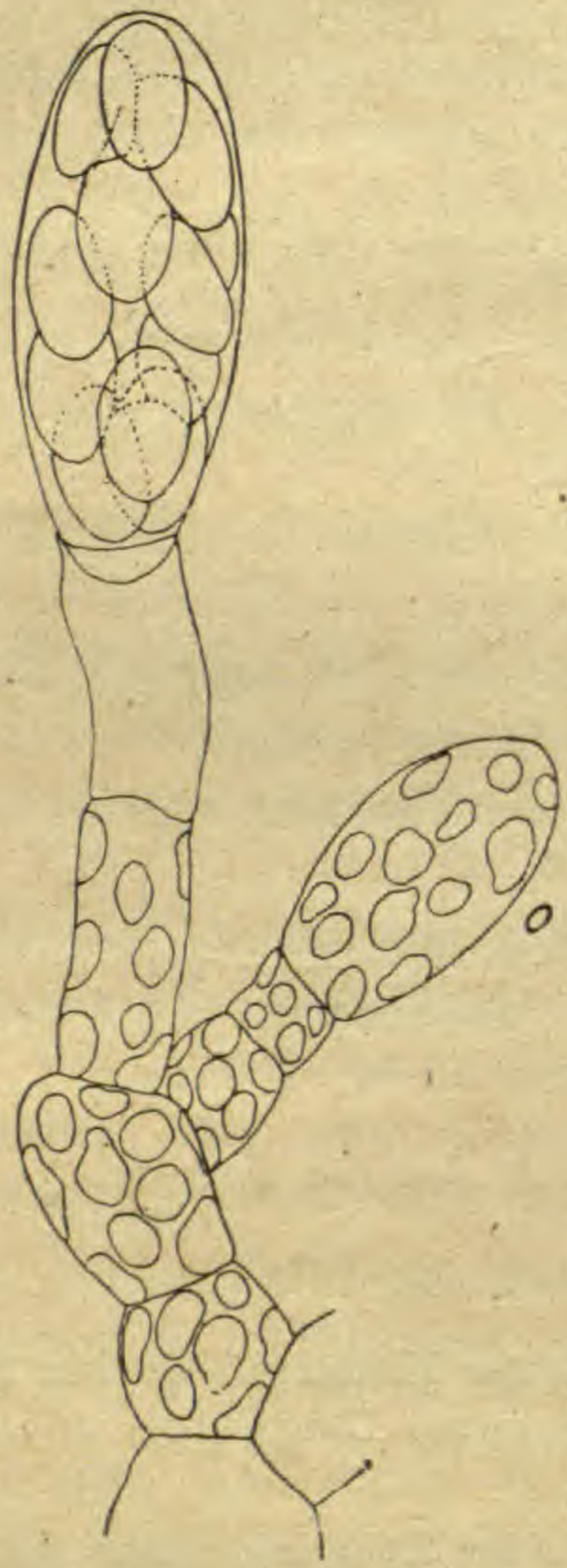


Abb. 3. Ein Stück der weiblichen haploiden Phase mit einem jungen Oogonium rechts. Dem entleerten Oogonium links sitzt ein unilokuläres Sporangium auf. Hier hat sich die befruchtete Eizelle direkt in dieses umgewandelt; die diploide Phase ist hier auf den vorübergehend diploiden Zustand der befruchteten Eizelle beschränkt geblieben.
In allen Sporangien fehlt innen die apikale Schleimkalotte; die Zoosporen sind zu wenig gedrängt gezeichnet; in Wirklichkeit sind sie nicht so locker in den Zoosporangien gewesen.

Laminaria saccharina war hier demnach völlig unterdrückt worden, der sonst so mächtige Sporophyt bestand nur mehr aus der einzigen ursprünglich haploiden, durch Befruchtung diploid gewordenen Eizelle, die sofort wieder, ohne jede Zellvermehrung in der diploiden Phase, zur Ausbildung der haploiden Zellen schritt.

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

Zwischen diesen Fällen und dem Generationswechsel einer iso- oder oogamen Grünalge ist also kein Unterschied. Ein dioezisches *Oedogonium*, das männliche und weibliche Fäden ausbildet, ist völlig homolog mit den beiden getrenntgeschlechtigen Gliedern der haploiden Phase einer *Laminaria*. Bei *Oedogonium* entsteht aus der befruchteten Eizelle die Oospore — daß es sich bei *Oedogonium* hier um eine Dauerzelle handelt ist nebensächlich —, die einzige vorübergehend diploide Zelle des ganzen Organismus, aus der durch Reduktionsteilung vier Schwärmer entstehen, die wieder zum vegetativen männlichen oder weiblichen Faden heranwachsen. Bei den Zwergkeimlingen der *Laminaria saccharina* entstehen ebenfalls aus der befruchteten Eizelle direkt vier oder acht Zoosporen. Der Unterschied ist nur der: bei *Oedogonium* ist die haploide Generation der Organismus schlechthin, die diploide Phase ist auch normaler Weise auf die einzige befruchtete Eizelle beschränkt, bei *Laminaria* ist die diploide Generation der Organismus schlechthin, und nur in den beschriebenen Ausnahmefällen ist sie auf die befruchtete Eizelle beschränkt, hier waltet am Organismus nur ausnahmsweise die haploide Generation vor.

Jedenfalls ist der Wechsel der völlig ausgebildeten, morphologisch verschiedenen Generationen (und wie es auch andere Fälle zeigen, betrifft dies auch die anderen Phaeophyceen) nicht im Sinne einer inneren Notwendigkeit zwangsläufig miteinander verbunden. Auch hier hängt es gewiß von bestimmten Bedingungen ab, die allerdings meist gegeben sind, ob die diploide Generation völlig ausgebildet wird; bei deren Veränderung aber eine Reduktion der diploiden Generation, die sich bis zum völligen Ausfalle steigern kann, stattfinden muß. Und darin scheint mir ein neues Belegstück für die Richtigkeit der KLEBSschen Anschauungen über den Generationswechsel zu liegen.

KUCKUCK hat in einer Arbeit, deren wesentliche Resultate er in einer neuerlichen Publikation (Ber. d. deutsch. bot. Gesellschaft, 1917) wiedergibt, ebenfalls Untersuchungen über Zwerggenerationen bei einer anderen Phaeophycee, *Pogotrichum* veröffentlicht. Er nennt die Erscheinung, daß „die bei der Keimung entstandenen Pflänzchen normal und reichlich Fortpflanzungsorgane erzeugen, lange bevor in die für die systematische Stellung der Art bezeichnende volle vegetative Entwickelung erreicht haben: „Prosporie“. Nach seiner Terminologie stellten also die beschriebenen Zwerggenerationen bei *Laminaria* eine Prosporie der diploiden Phase dar. Im Falle *Pogotrichum* handelt es sich aber allem Anscheine nach

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

um Zwerggenerationen, übrigens morphologisch distinkter Natur, nur der haploiden Phase, und ich meine deshalb mit KYLIN, daß die KUCKUCKschen Beobachtungen mit dem Generationswechsel im HOFMEISTERschen Sinne nur Äußerliches gemeinsam haben, derart, daß es sich hier um einen Fall extremer Polymorphie handelt; Bemerkenswert ist, das KUCKUCK auch bei *Ectocarpus tomentosus* und auch bei *Asperococcus scaber* Zwergausbildung der haploiden Phase beobachtete.

Die verschiedenen Formen, die der Wechsel der beiden Generationen bei den Phaeophyceen annimmt, wie sie KYLIN in seiner letzten schönen Arbeit z. T. hypothetisch festzulegen sucht, und die sich ebenfalls im Sinne einer allmählichen Reduktion der haploiden Generation gegenüber der immer bedeutsamer werdenden diploiden Generation anordnen lassen, erfahren aber durch diese hier mitgeteilten diploiden Zwerggenerationen bei *Laminaria saccharina* keine Störung. Sie zeigen nur, daß wir es weder hier, noch irgendwo anders im Pflanzenreiche, im Generationswechsel mit einer absolut fixierten Sache zu tun haben, sondern, daß der Generationswechsel, ebenso wie alle Prozesse des Lebens, in die direkte Einflußsphäre äußerer Faktoren fällt.

Literatur.

KUCKUCK, P., Über Zwerggenerationen bei *Pogotrichum* und die Fortpflanzung bei *Laminaria*. Ber. d. deutsch. bot. Ges., XXXV. (1917).

KYLIN, H., Über den Generationswechsel bei *Laminaria digitata*. Svensk Bot. Tidsskrift, X. (1917).

— — Studien über die Entwicklungsgeschichte der Phaeophyceen. Ebenda, XII. (1918).

SAUVAGEAU, C., Sur la sexualité hétérogamique d'une Laminaire (*Saccorhiza bulbosa*). Comt. rend. soc. biol., LXV. (1915).

— — Sur les gametophytes de deux Laminaires. Comt. rend. Acad, Scienc. CLXI. (1915).

— — Sur la sexualité héterogamique d'une Laminaire (*Alaria esculenta*). Ebenda, CXLII. (1916).

— — Sur un nouveau type d'alternance des générations chez les Algues brunes (*Dictyosiphon foeniculaceus*). Ebenda, CXLIII. (1917).

Prag, Ende April 1918.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft

Jahr/Year: 1918

Band/Volume: 36

Autor(en)/Author(s): Pascher Adolf

Artikel/Article: Ueber diploide Zwerggenerationen bei Phaeophyceen (Laminaria saccharina). 246-252