

# Der Formenkreis von *Acinetospora crinita* (Carm.) nov. comb.

Von Peter Kornmann

Aus der Biologischen Anstalt Helgoland, List auf Sylt  
Forschungsinstitut der Bundesanstalt für Fischerei  
(Mit 14 Abbildungen im Text)

## I. Das Untersuchungsmaterial

Die erste Angabe über das Vorkommen von *Acinetospora* in der Deutschen Bucht machte P. SCHMIDT (1940 a). Er hat die Alge zwar nicht am Standort gesammelt, sondern zufällig in einem Aquarium gefunden, das beinahe ein Jahr lang mit Rotalgen aus Helgoland besetzt war. Es ist erstaunlich, daß sie sich erst in einer 11 Monate alten Kultur einstellte.

Völlig unerwartet trat *Acinetospora* von Mitte August bis Ende Oktober 1951 in großen Mengen am Nordstrand des Ellenbogens bei List/Sylt auf. Die Küsten in der Nähe der Hauptstation der Biologischen Anstalt Helgoland werden seit 1946 aufmerksam beobachtet, doch ist die Alge bisher nur dieses eine Mal im Freien gefunden worden. Sie erschien jedoch im August 1952 auf dem Grunde eines leeren gemauerten Beckens im Aquarienhaus der Station. Durch dieses Becken läuft das Seewasser aus einigen Versuchsaquarien ab, so daß der Boden ständig flach von Wasser bedeckt ist. Hier siedeln sich zwischen Diatomeen und Cyanophyceen nicht selten Algen an, die man an der freien Küste vergeblich sucht.

Zwischen den Buhnen am Nordstrand des Ellenbogens (vgl. KORNMANNS 1952) fielen Ende August 1951 braune, seilartige oder wattige Stränge auf, die meist 20—40 cm lang waren, aber bis zu einem Meter lang werden konnten. Sie hingen an den Bäumchen der Röhrenenden des sedentären Polychäten *Lanice conchilega* fest, der dort den grobkiesigen Grund an der Niedrigwasserlinie besiedelte. Mitunter waren die Stränge auch um Algen geschlungen oder durch die Byssusfäden junger Miesmuscheln an Steinen verankert.

Diese Stränge enthielten *Acinetospora*, mit einem mehr oder minder großen Anteil von anderen Algen und Tieren zu einer zufälligen Wohngemeinschaft vereinigt. In kleinen Strängen von schön goldbrauner Farbe konnte sie die Hauptmenge ausmachen, in größeren gesellte sich eine Reihe langfädiger Formen hinzu, überwiegend *Enteromorpha torta*, daneben *Ulothrix implexa*, *Percursaria percursa*, *Rhizoclonium Kochianum* und *Chaetomorpha linum*. Außerdem waren Büschel von *Giffordia granulosa*, *Ectocarpus siliculosus* und *E. confervoides*, *Polysiphonia atrorubescens*, *P. nigrescens* und

*P. elongata* sowie *Ceramium rubrum* in die Stränge verwoben. Auch Blätter von *Zostera nana* sowie Stöckchen der Hydroidpolypen *Laomedea* und *Tubularia* waren darin versponnen; es hatten sich also losgerissene und in dem Strandstreifen treibende Tier- und Pflanzenteile ganz zufällig mit den in langen Strängen wachsenden, fadenförmigen Algen vereinigt.

Die in List aufgefundene Pflanze entspricht in ihrer äußeren Erscheinung dem *Ectocarpus crinitus* Carm.<sup>1)</sup>, wie ihn BORNET (1891) auf Grund zahlreicher untersuchten Proben eingehend beschreibt. Er deutet bereits die Möglichkeit an, daß diese langflutende Alge vielleicht eine Standortvariation von *Ectocarpus pusillus* Griffiths<sup>2)</sup> sein könnte. Die Ähnlichkeit des Thallusaufbaues und die Übereinstimmung der Fruktifikationsorgane machen dies ebenso wahrscheinlich wie die Ergebnisse meiner Kulturversuche. BATTERS (nach NEWTON 1931) stellte die Pflanze als Varietät zu *Acinetospora pusilla* (Griff.) Bornet. Unter diesem Namen und als *Ectocarpus pusillus* Griff. wurde die Alge besonders durch die Arbeiten von SAUVAGEAU (1895, 1899) bekannt, der sie bei den Tilopteridaceen einordnete, nachdem er Monosporangien an ihr gefunden hatte. Wie noch gezeigt werden wird, ist *Acinetospora* eine Ectocarpacee, die sich durch ihre Monosporangien und die Besonderheiten ihres Aufbaues von den übrigen Gattungen unterscheidet. Der zuerst als *Ectocarpus crinitus* beschriebenen Art gebührt der Vorrang in der Benennung der zu diesem Kreis gehörigen Formen<sup>2a)</sup>.

*Acinetospora crinita* kommt in der Tracht der in langen flockigen Strängen wachsenden Form an den englischen Küsten vor, in Frankreich nur am Kanal und bei Brest. Ich nehme an, daß der seltene Gast unserer Flora mit treibenden Algen von England an unseren Strand gelangte, im Sommer 1951 günstige Wachstums- und Standortsbedingungen fand und sich damals stark ausbreitete.

Die Erscheinungsform des Ausgangsmaterials war nicht ganz einheitlich. In den jüngeren, noch nicht fertilen Teilen bildete die Alge Stränge aus langen, unverzweigten Fäden, die wie Haare glatt nebeneinander lagen oder leicht seilartig zusammengedreht waren (Abb. 1, A). In älteren Teilen wuchsen die Fäden aber ungeordnet durcheinander und bildeten wattige Rollen. In ihnen fanden sich die dieser Art eigenen kurzen, senkrecht abstehenden Ästchen (Abb. 1, B, C) und Rhizoide (Abb. 1, D, E), die zuweilen die Fäden von *Enteromorpha torta* rankenartig umklammerten (Abb. 1, F). Ein Teil der Seitenzweige verlängerte sich in Haare mit einem basalen Meristem (Abb. 1, G).

Die Dicke der Fäden betrug 20—30  $\mu$ . Sie wuchsen durch interkalare Teilungen, zu denen offenbar alle Fadenzellen befähigt sind. Die Zellen enthielten zahlreiche rundliche bis biscuitförmige Chromatophoren mit je einem deutlichen Pyrenoid (Abb. 1, H).

Das am Standort gesammelte Material trug nur plurilokuläre Sporangien, jedoch niemals in größerer Menge. Meist saßen sie ohne Stiel einer kurzen Fadenzelle auf, seltener auf einzelligem Stiel (Abb. 1, J, K). Sie waren meist 90—140  $\mu$  lang und 35—55  $\mu$  breit, länglich-eiförmig, mitunter leicht gekrümmt. Die großfächerigen Sporangien enthielten nur 9—36 Schwärmer.

<sup>1)</sup> HARVEY in HOOKER, British Flora, II, p. 326, 1833.

<sup>2)</sup> In WYATT, Algae Danmonienses, Nr. 212, 1835.

<sup>2a)</sup> Nach Abschluß der Arbeit fand ich die hier vorgenommene Kombination bereits in dem ältesten Ectocarpaceen-Manuskript KÜCKUCKS. Der stenographierte Text ist nicht zu entziffern, eine Reinschrift dieser Seiten leider nicht mehr vorhanden.

Vergleicht man die Merkmale dieser Pflanze mit den Beschreibungen und Abbildungen, die BORNET (1891) und SAUVAGEAU (1895) von *Ectocarpus pusillus* gaben, so stimmt mein Material gut damit überein. Form und Größe der

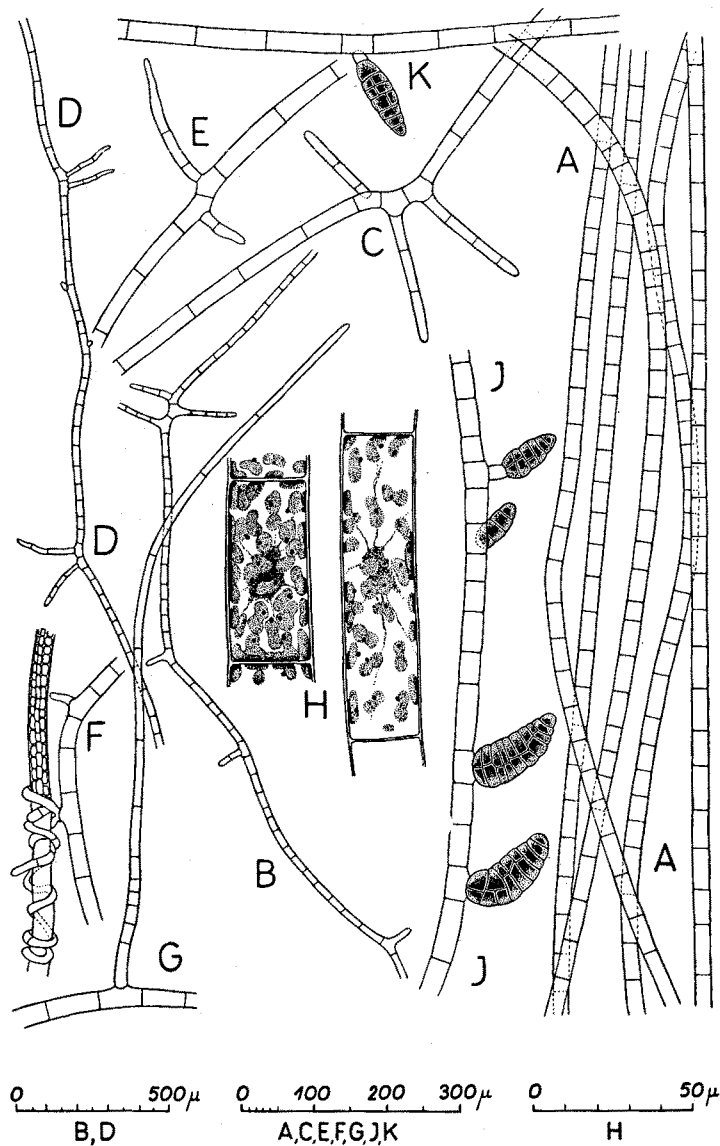


Abb. 1. *Acinetospora crinita*, List auf Sylt, 24. Aug. 1951

A Unverzweigte Fäden aus einem Strang. B—C Fäden mit kurzen, senkrecht abstehenden Verzweigungen. D—E Fäden mit kurzen Rhizoiden. F Ein Rhizoid umklammert einen Faden von *Enteromorpha torta*. G Fäden mit seitlichem Haar. H Zwei Zellen mit Chromatophoren. J—K Fäden mit sitzenden und einzellig gestielten plurilokulären Sporangien

Sporangien, die Dicke der Fäden, die Chromatophoren, die so überaus kennzeichnenden, kurzen, senkrecht abstehenden Verzweigungen und die Rhizoide (crampons) entsprechen einander in beiden Fällen.

## II. Kulturversuche

Über Kulturversuche mit *Acinetospora* hat P. SCHMIDT (1940 a, b) ausführlich berichtet, ohne damit jedoch zu abschließenden Ergebnissen gelangt zu sein. Nach meinen Beobachtungen, die in einigen Punkten von denen P. SCHMIDTS abweichen, hat sich herausgestellt, daß der Lebenszyklus dieser Alge einen

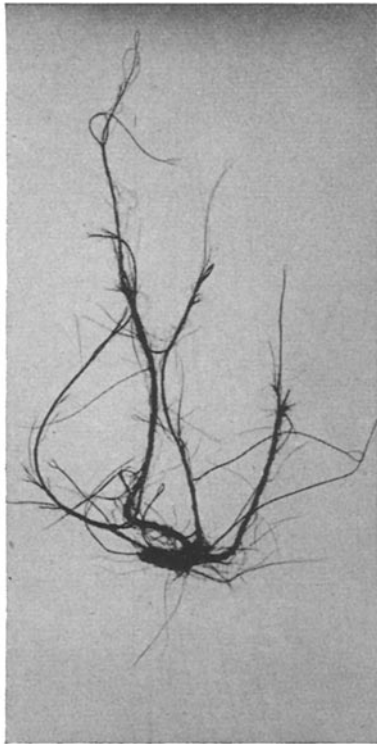


Abb. 2. *Acinetospora crinita*  
Vier Wochen alte in Kultur gewachsene Pflanze in natürlicher Größe

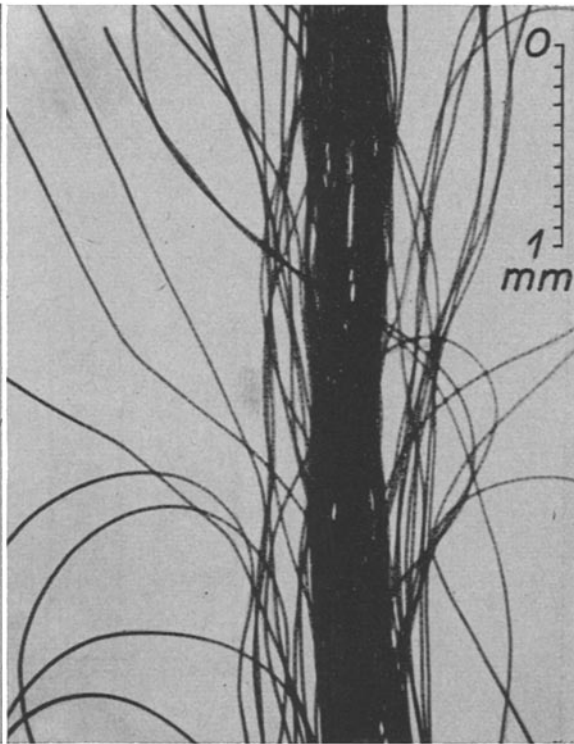


Abb. 3. *Acinetospora crinita*  
Seilartig zusammengedrehter Strang aus unverzweigten Fäden  
Aus einer 3 Wochen alten Kultur

Wechsel morphologisch wohl unterscheidbarer Generationen einschließt. In Analogie zu anderen Phaeophyceen darf angenommen werden, daß auch hier die Reduktionsteilung im unilokulären Sporangium stattfindet; eine zytologische Untersuchung wurde nicht durchgeführt.

### A. Der Diplont

#### 1. Entwicklung und Bau des Thallus

Als Ausgangsmaterial für die Kulturen dienten sowohl vegetative Fadenstücke als auch Schwärmer aus plurilokulären Sporangien des am Strande gesammelten Materials. Die Kulturen wuchsen in flachen Petrischalen am Nordfenster eines Laboratoriums, in dem auch im Sommer die Temperatur nur selten 18° C überschritt. Die Alge gedieh in Erdschreiberlösung sehr üppig; in 4—5 Wochen entwickelte sich aus dem einzelnen Schwärmer eine Pflanze,

welche die Fläche einer 6-cm-Petrischale mit ihren zahlreichen in Schleifen gewundenen Strängen ausfüllte (Abb. 2). Die meisten Schwärmer des Ausgangsmaterials waren unbeweglich, einige schwammen mit langsamen, taumelnd-drehenden Bewegungen und kamen schon bald in der Nähe ihres Sporangiums zur Ruhe. Die abgerundeten Sporen waren im Durchschnitt  $22\ \mu$  dick. Die Keimung erfolgte sehr rasch; bereits 15 Stunden nach dem Ausschwärmen haben die Sporen einen deutlichen Keimschlauch getrieben, der sich zu einem

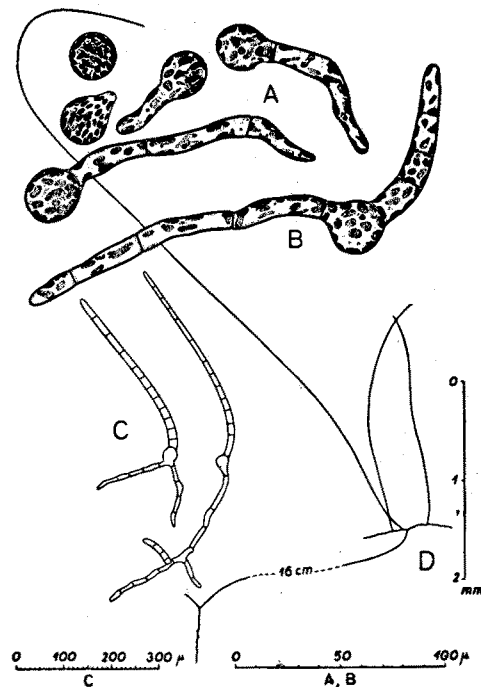


Abb. 4. *Acinetospora crinita*

Keimung und Entwicklung des Diplonten aus Schwärmern der plurilokulären Sporangien. A Abgerundete Sporen und Keimlinge bis zu 2 Tagen alt. B—C Keimlinge im Alter von 4—5 Tagen. D Eine etwa 14 Tage alte Pflanze. Das Ende des 16 cm langen Fadens heftet sich fest und treibt eine Tochterpflanze

Rhizoid entwickelt (Abb. 4, A). Am zweiten Tage kann sich dieses verzweigen; inzwischen wächst aus der Spore ein gerader, aufrechter Faden aus, der sich dem Lichte zuwendet und der nach 5 Tagen bereits 0,5 mm lang sein kann. Auch auf den Zellen des Rhizoids entwickeln sich häufig aufrechte Fäden (Abb. 4, C). Nach 11 Tagen erreichen die Pflänzchen Längen von 6—8 mm, nach 3 Wochen sind die Fäden schon viele Zentimeter lang und zu seilartigen Strängen zusammengedreht (Abb. 3). In diesem Stadium sind die Fäden noch fast unverzweigt, ganz gelegentlich werden — vorzugsweise an stark gekrümmten Fadenabschnitten — die für den Diplonten so bezeichnenden kurzen, senkrecht abstehenden Seitenzweige gebildet. Sie traten in den Kulturen nicht so stark in Erscheinung wie in dem Material vom Standort.

Auf die Basalteile der Alge braucht nur kurz eingegangen zu werden. Sie sind im Verhältnis zu der Größe des fädigen Thallus völlig untergeordnet und treten kaum in Erscheinung. Der „Kriechthallus“ ist lediglich eine kurze Grundachse, die die wenigen aufrechten Fäden trägt. An einer etwa zwei Wochen

alten Pflanze, die aus einem 16 cm langen und einigen kurzen Fäden bestand, war der Basalteil nur etwa 1 mm groß. Das Ende des langen Fadens hatte sich stolonienartig auf der Unterlage angeheftet und ein kurzes Rhizoid gebildet, von dem sich später mehrere aufrechte Fäden erhoben (Abb. 4, D). Im Alter von vier Wochen war die gleiche Pflanze an drei Stellen festgeheftet, die Basalteile waren nur unbedeutend gewachsen, trugen aber jetzt eine größere Anzahl langer, noch unverzweigter, in Schleifen geordneter Fäden.

Die Fäden waren ähnlich wie bei dem Ausgangsmaterial 15—30  $\mu$  dick. Sie zeigten keine Zonen auffallend verstärkter Teilungstätigkeit, die man als interkalare Meristeme hätte ansprechen können. Bis zu einem bestimmten Alter dürften alle Zellen teilungsfähig sein. Ihre Länge beträgt in den rasch wachsenden Fäden meist das 1,5fache ihrer Breite, sie enthalten eine große Zahl rundlich-länglicher Chromatophoren. In älteren Fäden strecken sich die Zellen auf etwa das Sechsfache ihrer Breite, die Chromatophoren werden dann langgestreckt (Abb. 6, Q). In Haarzellen können sie sogar schmal bandförmig werden und sich etwas verzweigen, wie es auch SAUVAGEAU (1895) bei den Chromatophoren von *Ectocarpus pusillus* var. *typica* beschrieb.

## 2. Allgemeines über die Fruktifikation

Im Alter von etwa 5 Wochen werden die Pflanzen fertil, und damit ändert die Alge in wenigen Tagen ihren Habitus. Zugleich mit den Sporangienanlagen sprossen aus den Fäden zahlreiche Haare mit basalem Meristem und kurze Rhizoide (Abb. 5, A); alle diese Seitenorgane sind in einer ruhigstehenden Kultur ausgeprägt positiv phototropisch. Pluri- und unilokuläre Sporangien erscheinen zuerst auf den Fadenzellen; sie sind gestielt oder ungestielt, stehen allein, mit einem Rhizoid oder einem Haar zusammen, gelegentlich auch zu zweien auf einer Fadenzelle. Später trifft man sie auch an der Basis der Haare an (vgl. dazu die Figuren in Abb. 5). Die Haare wachsen durch die Tätigkeit interkalärer Meristeme schnell in die Länge. Unterhalb der Teilungszone werden Sporangien angelegt (Abb. 6, G, H). Schon bald werden die wohlgeordneten Schleifen von den Fäden überwuchert, in denen sekundäre Meristeme entstehen; es bildet sich eine braune Watte, in der die ursprünglichen Stränge nur noch undeutlich zu erkennen sind. In solchen älteren Kulturen findet man die Sporangien vielfach knäuelig am Grunde von Rhizoiden oder Haaren (Abb. 6, A—C), das mehrfache Durchwachsen leerer Sporangienhüllen durch jüngere Sporangien ist häufig. Mit zunehmendem Alter der Kultur werden im allgemeinen kleinere Sporangien gebildet.

Während an der im Freien gesammelten Alge nur plurilokuläre Sporangien gefunden wurden, traten in den Kulturen auch stets reichlich unilokuläre Sporangien auf. Einen „Generationenwechsel“ im Sinne von P. SCHMIDT, in dem sich Generationen mit verschiedenartigen Sporangien ablösen, habe ich nicht beobachtet. In jeder Sporophyten-generation können beide Arten von Sporangien auftreten, wie dies ja auch nicht anders zu erwarten ist. Im allgemeinen treten in einer Kultur zuerst die plurilokulären, später erst die unilokulären Sporangien auf, die dann zeitweise fast ausschließlich vorhanden sein können. Daß in P. SCHMIDTS Kulturen keine unilokulären Sporangien während der Sommermonate auftraten, mag vielleicht an ungünstigen Kulturbedingungen bei zu hohen Temperaturen gelegen haben.

Die Entleerung der Sporangien erfolgt während der Nacht und läßt sich am Tage — etwa durch Wechseln der Kulturflüssigkeit — nur in geringem

Maße erzwingen. Bereits vor Mitternacht treten einzelne Schwärmer aus; zu dieser Zeit löst schon eine schwache Beleuchtung lebhaftes Schwärmen aus, das aber auch spontan bei dunkel gehaltenen Kulturen im Laufe der Nacht eintritt. Die Schwärmer haben keinen Augenfleck und verhalten sich gegen Licht neutral.

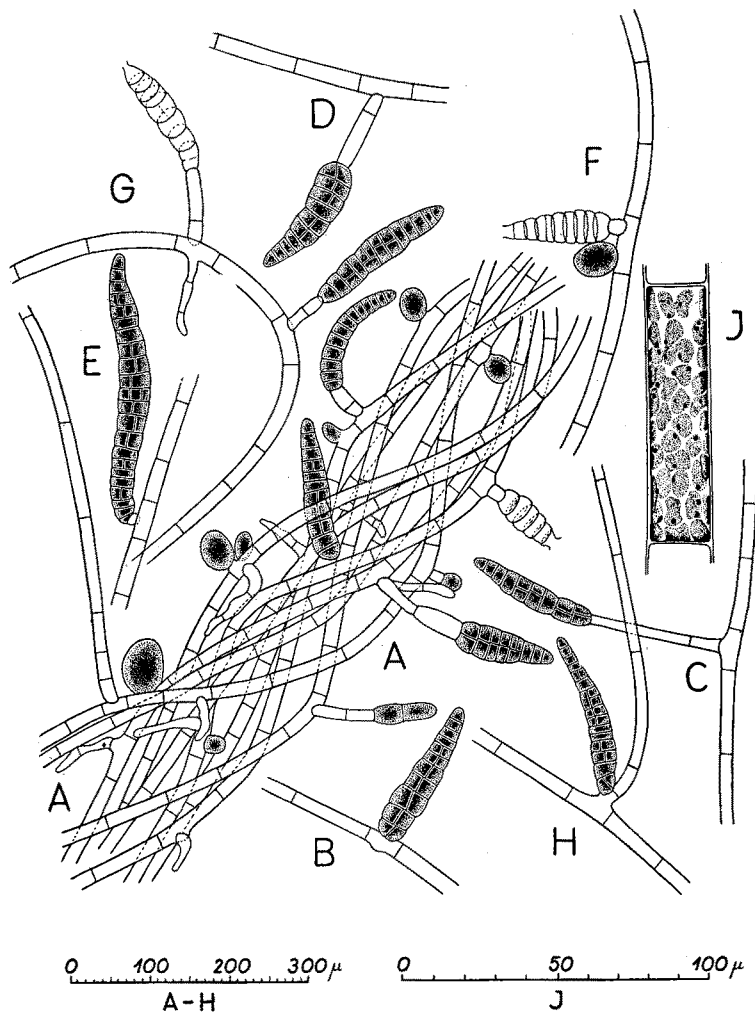
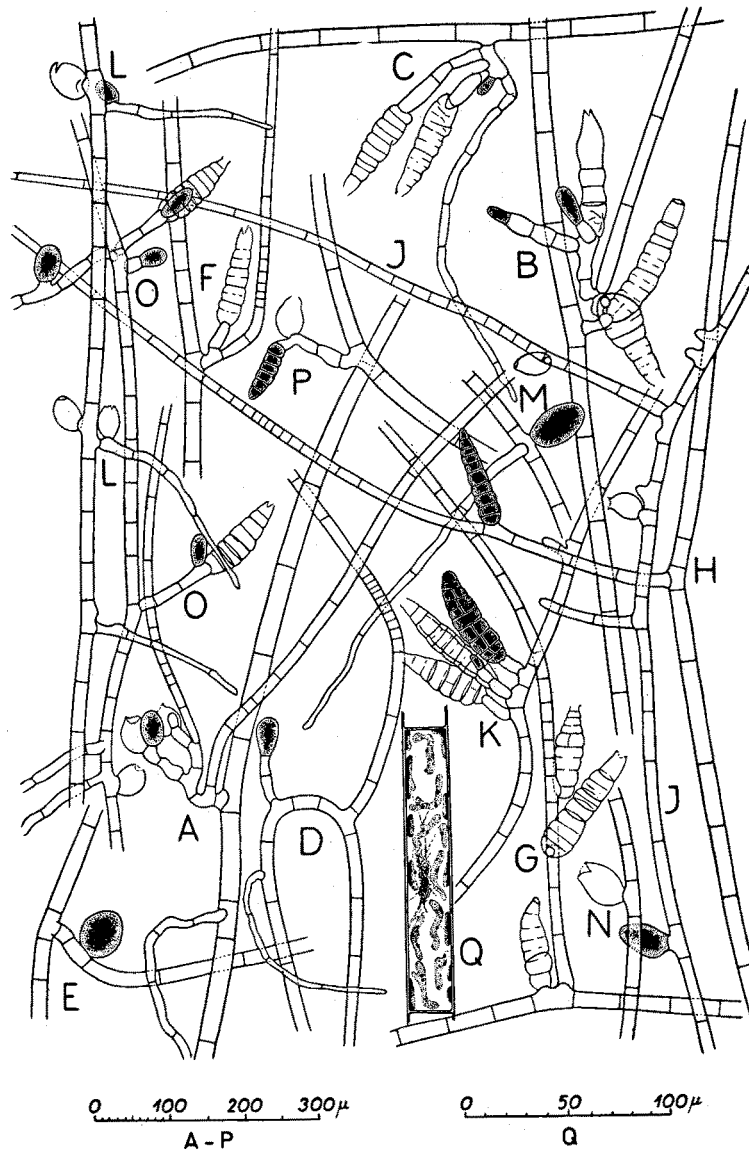


Abb. 5. *Acinetospora crinita*

Sechs Wochen alte Kultur zu Beginn der Fruktifikation

*A* Teil eines Stranges aus seilartig verschlungenen Fäden mit pluri- und unilokulären Sporangien. *B* Sitzendes plurilokuläres Sporangium. *C—D* Plurilokuläre Sporangien auf langzelligen Stielen. *E* Besonders langgestrecktes plurilokuläres Sporangium. *F* Ein uni- und ein plurilokuläres Sporangium auf der gleichen Fadenzelle. *G* Ein plurilokuläres Sporangium und ein Rhizoid auf der gleichen Fadenzelle. *H* Langgestrecktes plurilokuläres Sporangium an der Basis eines Haares. *J* Fadenzelle mit Chromatophoren

Während die Schwärmer aus den unilokulären Sporangien stets lebhaft umherschweben, ist die Beweglichkeit der Schwärmer aus den plurilokulären Sporangien des Diplonten offenbar stark von äußeren Bedingungen abhängig. Im allgemeinen findet man morgens die Sporen und Keimlinge bei einer ruhigstehenden Kultur in unmittelbarer Nähe des entleerten Sporangiums gruppen-

Abb. 6. *Acinetospora crinita*

Ältere fruktifizierende Kultur

A—C Gruppen von Sporangien an der Basis von Haaren bzw. Rhizoiden. D Fadenstück mit einem Rhizoid, einem zweizellig gestielten unilokulären Sporangium und einem Haar. E Unilokuläres Sporangium an der Basis eines Haares. F Plurilokuläres Sporangium an der Basis eines Haares. G—J Pluri- bzw. unilokuläre Sporangien auf den Haaren unterhalb der Teilungszone. K Mehrfach durchwachsendes plurilokuläres Sporangium. L Kleine unilokuläre Sporangien an der Basis von Rhizoiden. M—N Große unilokuläre Sporangien an den Fadenzellen. O—P Kurze Zweige mit je einem uni- und plurilokulären Sporangium. Q Gestreckte Zelle mit langen schmalen Chromatophoren

weise beieinanderliegend. Ich war daher sehr überrascht, bei meinen wiederholten Beobachtungen zur Nachtzeit sowohl im Juni als auch im September stets viele gut bewegliche Schwärmer aus plurilokulären Sporangien anzutreffen. Es ist nicht unwahrscheinlich, daß die normalerweise im Dunkeln entleer-



ten Schwärmer unbeweglich oder nur schwach beweglich bleiben, unter dem Einfluß des Lichtes aber durch photochemische Vorgänge beweglich werden.

Monosporangien, die von SAUVAGEAU (1899) nur einmal an der var. *typica* gefunden wurden und die auch in den Kulturen von P. SCHMIDT (1940 b) auftraten, wurden in meinen zahlreichen Kulturen niemals beobachtet.

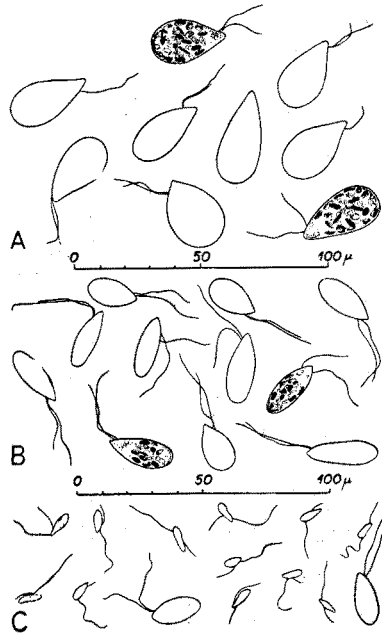


Abb. 7. *Acinetospora crinita*

Schwärmer, 6. Juni 1952

A Diploide Schwärmer aus plurilokulären Sporangien. B Schwärmer aus unilokulären Sporangien. C Spermatozoiden und zwei ungeschlechtliche Schwärmer aus den in Abb. 14 dargestellten männlichen Pflanzen

### 3. Plurilokuläre Sporangien

Die plurilokulären Sporangien sind in den Kulturen viel schlanker als bei den am Standort gesammelten Pflanzen. Während die größten plurilokulären Sporangien dieses Materials bis zu 150  $\mu$  Länge und 65  $\mu$  Breite aufweisen, kommen in den Kulturen solche bis zu 300  $\mu$  Länge vor, die dabei aber nur 30—50  $\mu$  breit sind (Abb. 5).

Die Gestalt und das Verhalten der Schwärmer ist recht unterschiedlich und hängt von mehreren Faktoren ab. Alter und Zustand der Kultur haben einen großen Einfluß auf ihre Durchschnittsgröße. In jungen, gut entwickelten Kulturen sind die Schwärmer größer als in überständigen, wie ja auch die Größe der Sporangien im gleichen Sinne schwankt. Besonders große Schwärmer wurden Anfang Juni beobachtet, ihre Länge schwankte zwischen 30 und 38  $\mu$ , die Breite zwischen 15 und 20  $\mu$  (Abb. 7, A). Bei einer Beobachtung Ende September waren sie durchweg kürzer, meist zwischen 20 und 30  $\mu$  und nur ausnahmsweise bis 33  $\mu$  lang.

Auch die Form der Schwärmer war veränderlich. Schon während einer längeren Beobachtung konnte festgestellt werden, daß sie gedrungener wurden. Die Schwärmer reagierten leicht mit einer Verkürzung, wenn sie mittels

einer Kapillare aus der Kulturschale auf einen Objektträger übertragen wurden. Es gelang jedoch, die Schwärmer so zu fixieren, daß die Darstellung in Abb. 7 ein der Beobachtung gut entsprechendes Bild wiedergibt.

Die langgestreckten oder birnförmigen Schwärmer mit keilförmig zugespitztem farblosem Vorderkörper glitten auf ziemlich gerader Bahn ruhig dahin. Bei den sehr gedrunghenen Schwärmern waren die Bewegungen unregelmäßig, die fast runden Schwärmer führten nur noch taumelnde oder drehende Bewegungen aus.

Im Dunkelfeld sieht man an den lebenden Schwärmern nur die vordere Geißel sehr deutlich. Sie erscheint auffallend kurz und oftmals nicht aktiv. Bei geradlinig schwimmenden Schwärmern führt sie schraubig-drehende Bewegungen aus, die Rotationsfigur ist aber nur ein schmales Band. Die kurze hintere Geißel war nur gelegentlich sichtbar, sie wird meist durch den dicken Körper des Schwärmers verdeckt. An den fixierten Schwärmern sind die Geißeln länger, als man es nach der Beobachtung am lebenden Objekt erwartet.

P. SCHMIDT (1940 b) beschreibt die Morphologie der Schwärmer sehr eingehend an Hand einer Reihe von Figuren. Es war mir nicht möglich, an lebendem oder fixiertem Material eine so genaue Vorstellung über die beschriebenen Einzelheiten zu gewinnen. Auch SAUVAGEAU (1899) beschränkt sich bei der Beschreibung der Schwärmer aus unilokulären Sporangien auf die Angabe, daß die beiden ziemlich kurzen Geißeln in einer «petite dépression près du bec» inseriert sind, ohne diese Einzelheiten durch Abbildungen zu erläutern.

Die zur Ruhe gekommenen Schwärmer beginnen nach wenigen Stunden zu keimen.

#### 4. Unilokuläre Sporangien

Die nur in den Kulturen aufgefundenen unilokulären Sporangien sind eiförmig bis kugelig, 45 bis 75  $\mu$  lang und 30 bis 55  $\mu$  dick (Abb. 5, 6). Sie entlassen immer gut bewegliche Schwärmer, deren Volumen wesentlich geringer ist als das der Schwärmer aus plurilokulären Sporangien. Zwar können auch sie Längen bis zu 33  $\mu$  erreichen, sind dann aber auffallend schlank und spindelförmig (Abb. 7, B). Größenangaben sind auch hier nur von bedingtem Wert, denn man kann beobachten, wie die im Präparat umherschwimmenden Schwärmer ihre Gestalt verändern und dabei kürzer und gedrungener werden. Von 100 gemessenen fixierten Schwärmern lag der häufigste Wert bei 20  $\mu$  Länge und 11  $\mu$  Breite. Die in P. SCHMIDTS (1940 b) Kulturen aufgetretenen 3 Größengruppen und die sehr kleinen Schwärmer aus unilokulären Sporangien konnten nicht beobachtet werden.

Die Schwärmer aus den unilokulären Sporangien schwimmen sehr lebhaft und bleiben länger beweglich als die aus plurilokulären Sporangien. Die Dunkelfeldbeleuchtung gibt ein sehr eindrucksvolles Bild. Beim Schwimmen geht die längere Geißel voran; sie führt sehr rasche, schraubig-drehende Bewegungen aus und läßt eine breite, bandförmige Rotationsfigur erkennen. Die recht lange hintere Geißel wird nachgeschleppt, sie führt nur selten eine schlagende Bewegung aus.

Die Schwärmer setzten sich unter dem Deckglas in ganz unterschiedlicher Weise fest; oftmals schwammen sie lange in kreisförmiger Bahn, bevor sie mit dem Ende der langen Geißel festhafteten, nach längerem Zappeln kam schließlich der Schwärmer zur Ruhe. Andererseits wurde aber auch beobachtet, wie sich ein Schwärmer aus voller Bewegung heraus festsetzte und sofort abkugelte.

Fast unmittelbar nach dem Festsetzen begannen die abgekugelten Schwärmer sich in eigenartiger Weise amöboid fortzubewegen. Ein Präparat bot Gelegenheit, diesen Vorgang zufällig gleichzeitig an zwei Beispielen in Zeitabständen von 5 Minuten mit dem Zeichenapparat darzustellen (Abb. 8). Das

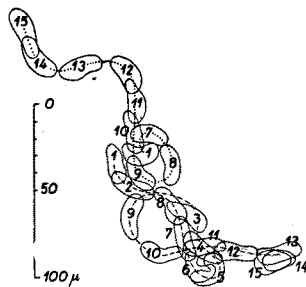


Abb. 8. *Acinetospora crinita*  
Amöboide Bewegung der Schwärmer aus unilokulären Sporangien nach dem Festsetzen  
Mit dem Zeichenapparat in Abständen von 5 Minuten gezeichnet

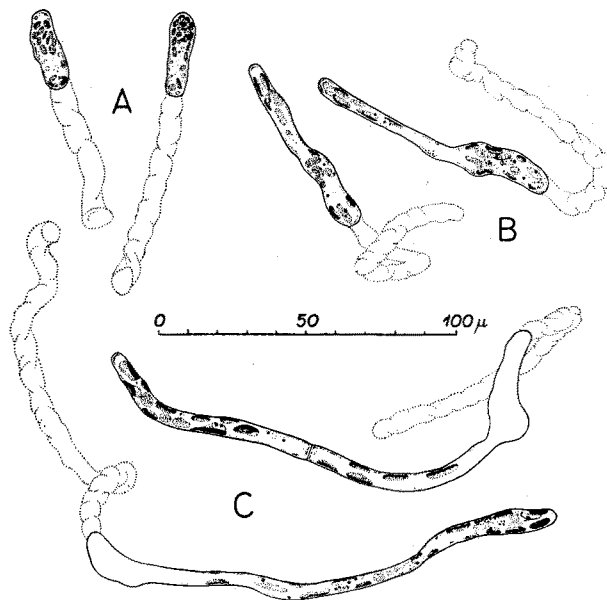


Abb. 9. *Acinetospora crinita*  
Keimung der Schwärmer aus unilokulären Sporangien  
A Beginnende Keimung in einem etwa 3 Stunden alten Präparat. B Keimlinge etwa 15 Stunden alt. C Keimlinge etwa 34 Stunden alt

Fließen des Protoplasmas ist an den mitgeführten Chromatophoren sehr deutlich sichtbar; in das hyaline Plasma des Vorderendes dringt dichteres Plasma eruptionsartig vor. Die Geschwindigkeit der sich bewegenden Spore kann  $6 \mu/\text{Min.}$  erreichen. Zugleich wird von der wandernden Spore ein äußerst zartes, röhrenförmiges Stielchen ausgeschieden, das ihren Weg kennzeichnet (Abb. 9). Der Fuß des Stielchens klebt an der Unterlage fest; auf dem oft frei in die Flüssigkeit ragenden Vorderende sitzt die Spore und pendelt bei leichter Erschütterung der Kulturschale in der Flüssigkeit hin und her. Die kaum wahr-

nehmbaren Stielchen erreichen Längen bis über 300  $\mu$ . Sie waren selten ganz gerade, meistens etwas gekrümmt oder auch stark gewunden und faltig eingeschnürt. Die Bewegung der Sporen dauerte im allgemeinen 1—2 Stunden, es wurden aber auch Sporen beobachtet, die 3 Stunden lang amöboide Veränderungen ohne wesentlichen Ortswechsel zeigten.

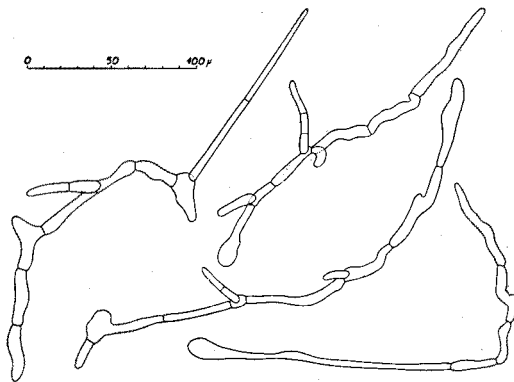


Abb. 10. *Acinetospora crinita*  
Etwa 5 Tage alte Haplonten aus Schwärmern der unilokulären Sporangien

Es wird an anderer Stelle (S. 222) noch darauf zurückzukommen sein, daß SAUVAGEAU (1896/97) solche amöboiden Bewegungen auch bei den zur Ruhe gekommenen Schwärmern von *Ectocarpus Lebelii* beobachtet hat. PASCHER (1930) stellte die wenigen Fälle zusammen, in denen amöboide Entwicklungsstadien bei Algen bekannt sind. Vergleichbar ist aber eigentlich nur eine *Aphanochaete*-artige, fädige Grünalge (PASCHER, 1909), deren viergeißelige vegetative Schwärmer sich nach dem Festsetzen bis zu 2 $\frac{3}{4}$  Stunden lang amöboid bewegen.

## B. Der Haplont

### 1. Thallusaufbau

Die auf dem Ende des Stielchens sitzende Spore beginnt rasch zu keimen, jedoch in einer völlig anderen Weise als die Spore aus einem plurilokulären Sporangium des Diplonten (Abb. 9). SAUVAGEAU (1899) hat diese Unterschiede bereits beobachtet und abgebildet, seine Keimlinge entwickelten sich jedoch nur während der ersten 4 Tage. Die zur Ruhe gekommene Spore wächst sofort zu einem dünnen, oft etwas gekrümmten Faden aus, an dessen Spitze sich die Hauptmasse des Protoplasten ansammelt (Abb. 9, C). Nach einigen Zellteilungen können die hinteren Zellen ganz inhaltsarm oder leer sein, sie gehen bei der weiteren Entwicklung häufig zugrunde. Das vordere Ende des Fädchens verdickt sich, die Zellen schwellen oft knotig oder tonnenförmig an. Schon nach wenigen Tagen beginnen sich einzelne Zellen vorzuwölben und zu einem Haar auszuwachsen (Abb. 10). Nach 3 Wochen sind die Pflänzchen bereits 3—5 mm hoch. Auf einem Kriechthallus erhebt sich eine größere Anzahl aufrechter Fäden mit einem scharf ausgeprägten interkalaren Meristem, das mit fortschreitender Differenzierung der basalen Zellen höher auf den Faden hinaufrückt (Abb. 11, A, B). Sporangien können auf den Zellen des Kriechthallus und an den aufrechten Fäden unterhalb der Teilungszone entstehen, erstere sind kurz gestielt (Abb. 11, A), letztere meist sitzend (Abb. 11, B).

Dieser anfänglich so klare Aufbau der jungen Pflanzen verändert sich bald. Ein Teil der Fäden wird zu Stolonen, deren Endzellen sich auf der Unterlage festheften, einen Kriechthallus und eine Tochterpflanze bilden (vgl. Abb. 11, C). Die aufrechten Fäden verlängern sich stark; an ihnen entstehen Sporangien und Haare, die wiederum zu einem Faden auswachsen (Abb. 12, A).

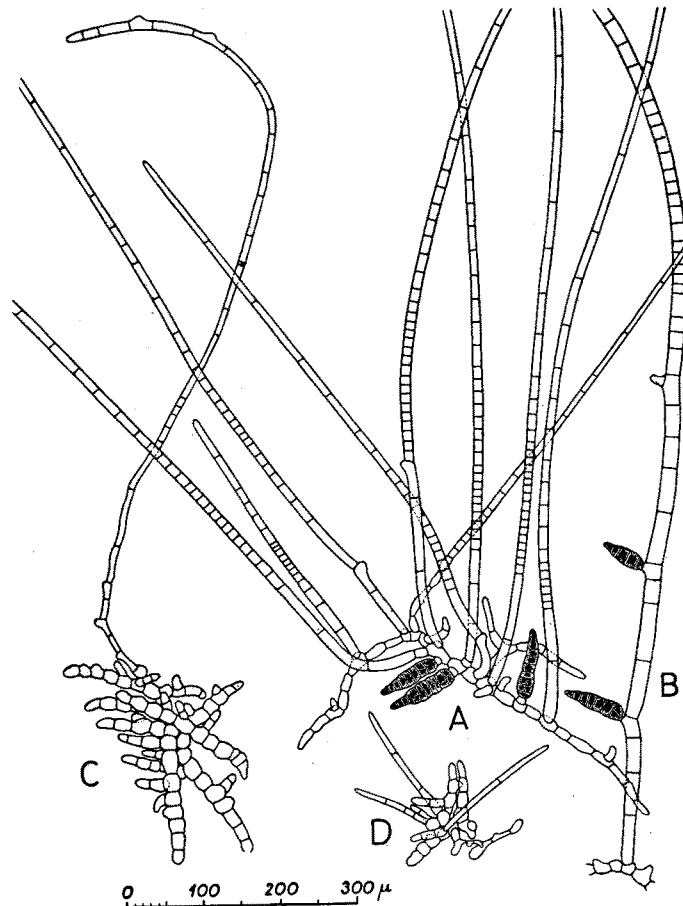


Abb. 11. *Acinetospora crinita*

Haplonten aus einer 3 Wochen alten Kultur

A Langfädig wachsende Pflanze mit gestielten Sporangien auf dem Kriechthallus. B Aufrechter Faden mit sitzenden Sporangien. C Zwergpflanze mit einem Ausläufer. D Zwergpflanze mit wenigen kurzen Haaren

Bei der starken Wüchsigkeit der Alge war nach 5 Wochen der Boden einer 8-cm-Petrischale von einer schön goldbraunen Watte bedeckt.

So rasch entwickelte sich aber nur ein Teil der aus einem Schwärmergemisch heranwachsenden haploiden Generation, selbst wenn die Pflanzen unter völlig gleichen Bedingungen nebeneinander in derselben Kulturschale aufwuchsen. Abb. 11 zeigt gleichalte Pflanzen von ganz verschiedenem Aussehen: A ist langfädig und fruktifiziert bereits, C hat sich zu einem Lager kurzer, etwas tonnenförmiger Zellen entwickelt, von dem sich ein Ausläufer erhebt, bei D trägt das schwach entwickelte Basallager nur ein paar kurze,

dünne Haare. Die Wachstumsunterschiede, die man schon an ganz jungen Pflanzen beobachtet, werden beibehalten. Außer den büscheligen, langfädigen Pflanzen entwickelt sich stets ein Teil der Nachkommenschaft zu kümmerlich wachsenden Zwergpflanzen. Diese bilden mehr oder weniger stark mit Haaren besetzte Flöckchen von 1 bis wenigen mm Durchmesser, von denen oft viele durch Ausläufer miteinander verbunden sind. Die auch von P. SCHMIDT (1940 b) in seinen Kulturen gefundenen Zwergkeimlinge sind also durchaus nicht als abnorm anzusehen.

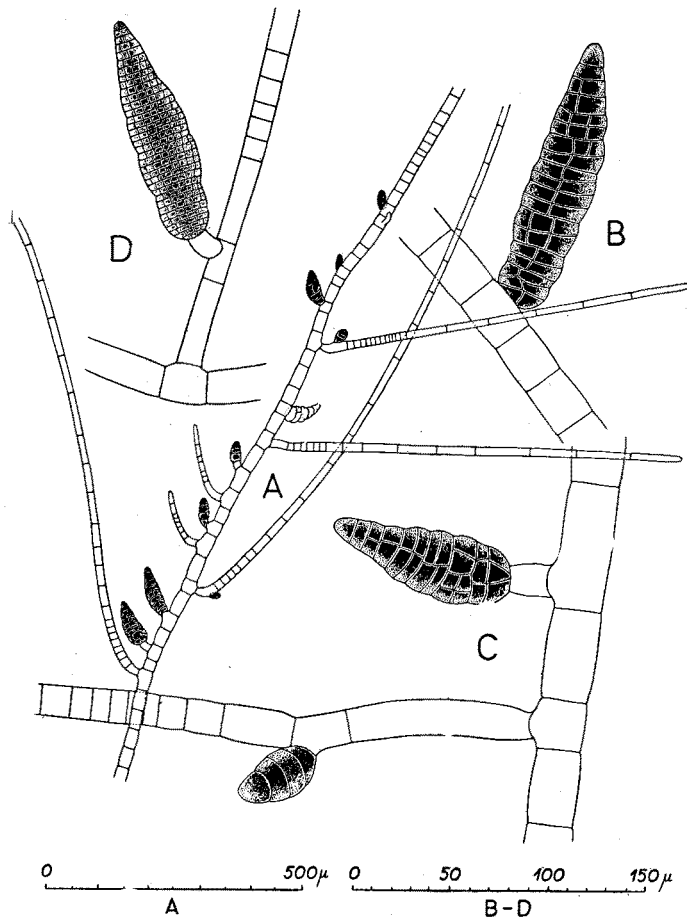


Abb. 12. *Acinetospora crinita*  
Fadenstücke eines älteren Haplonten  
A Mit Haarzweigen und Sporangien besetzter Faden. B Sitzendes plurilokuläres Sporangium.  
C Gestieltes plurilokuläres Sporangium an einer Fadenzelle und junges Sporangium unterhalb  
der Meristemzone eines Haarzweiges. D Antheridium

## 2. Fruktifikationsorgane

Im Laufe der Untersuchung wurden 28 Haplonten verschiedener Wuchsform einzeln aufgezogen. Im Oktober 1951 angelegte Kulturen entwickelten sich in den Wintermonaten nur langsam und fruktifizierten nur sehr spärlich. Einige der Zwergpflanzen wurden erst im Juni fertil. Man hatte den Eindruck, daß während der Wintermonate zwar Sporangien angelegt wurden, die sich

aber nicht normal entwickelten, sondern zu stark verzweigten, hexenbesenartigen Gebilden auswuchsen. Die wenigen plurilokulären Sporangien, die gelegentlich zur Entwicklung gelangten, entließen keine beweglichen Schwärmer, oftmals keimten die Aplanosporen bereits im Sporangium.

Anfang April 1952 wurden nochmals Einzelpflanzenkulturen angelegt, die Ende April fruktifizierten. Aus den plurilokulären Sporangien wurden zunächst noch Aplanosporen entleert, Anfang Mai jedoch bewegliche Schwärmer, die ganz den Schwärmern aus den unilokulären Sporangien glichen und sich auch vor und bei ihrer Keimung wie diese verhielten (vgl. S. 215). Nur eine einzige Pflanze machte eine Ausnahme; bei ihr sind in den vielen Folgegenerationen, die ich im Laufe von 11 Monaten aufzog, niemals bewegliche Schwärmer aufgetreten. Ab September wurden ganz allgemein wieder Aplanosporen gebildet<sup>3)</sup>.

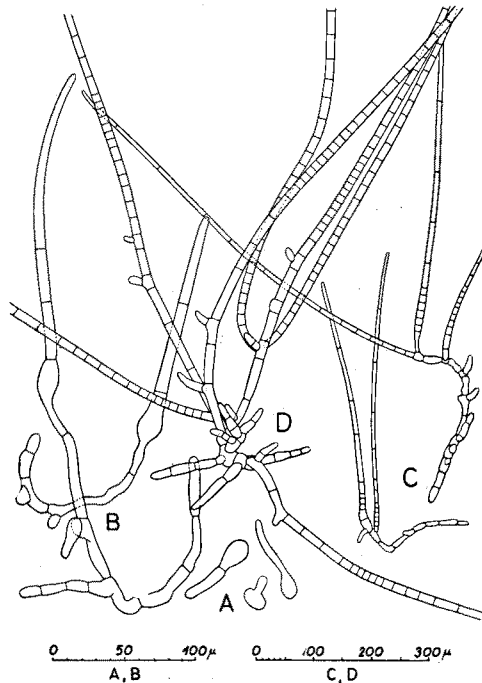


Abb. 13. *Acinetospora crinita*

Entwicklung einer haploiden Tochtergeneration aus Aplanosporen

A Aplanosporen-Keimlinge etwa 1 Tag alt. B—D Pflanzen nach 6, 9 bzw. 17 Tagen

Die Sporangien sind 90—140  $\mu$ , ausnahmsweise bis 210  $\mu$  lang und 35 bis 45  $\mu$  breit, ungestielt oder einzellig gestielt. Die Höhe der Fächer beträgt im allgemeinen 8  $\mu$  (Abb. 12, B, C). Aus ihren ungeschlechtlichen Schwärmern bzw. Aplanosporen geht eine Generation hervor, die sich ebenso entwickelt wie die Elterngeneration aus den Schwärmern der unilokulären Sporangien (Abb. 13). Sie wurde wiederum nach etwa vier Wochen fertil. Eine Aufspaltung der Nachkommenschaft eines Stammes in Pflanzen mit langfädigem bzw. Zwergwuchs trat nicht mehr ein, die Nachkommenschaft entsprach jeweils der Ausgangsform.

<sup>3)</sup> Dies trifft jedoch nicht für die Schwärmer aus den unilokulären Sporangien zu, sie waren immer — auch im Dezember — beweglich.

Während der Frühjahrsmonate traten nur die bisher beschriebenen großfächerigen Sporangien auf. Im Juni 1952 fruktifizierte die erste Nachkommenschaft einer Zwergpflanze, die im allgemeinen nur aus mikroskopisch kleinen Pflänzchen bestand (Abb. 14). Diese trugen auf einem kriechenden Faden außer wenigen Haaren verschiedenartige plurilokuläre Behälter jeweils allein oder gemischt: großgefächerte mit dunkelbraun gefärbtem Inhalt, die denen auf den langfädigen Pflanzen ähnlich, aber kleiner waren und kleingefächerte, hellgrau gefärbte. Vielfach saßen diese Organe an einer nur aus wenigen Zellen bestehenden Achse (Abb. 14, B).

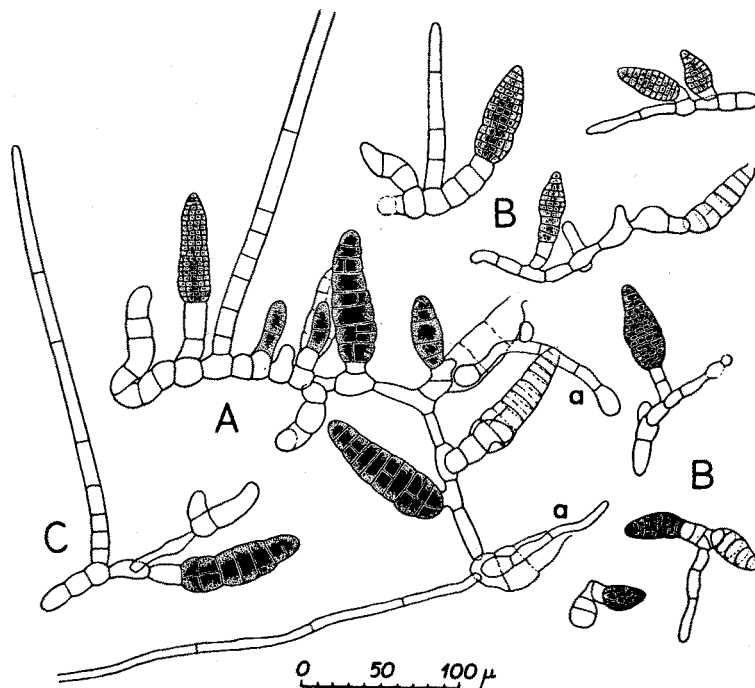


Abb. 14. *Acinetospora crinita*

Zwerggeneration mit Antheridien und großfächerigen Sporangien.

A Pflänzchen mit beiderlei Organen. Bei a Keimlinge aus den Schwärmern der Sporangien. B Stark reduzierte Pflänzchen mit Antheridien. C Pflänzchen mit einem großfächerigen Sporangium

Es lag nahe, in den kleingefächerten Sporangien Antheridien zu vermuten. Die Höhe der Fächer betrug  $4\ \mu$ . Der Austritt der sehr schlanken, lebhaft beweglichen Schwärmer wurde öfter beobachtet. Die frisch entleerten Spermatozoiden waren meist  $10\ \mu$  lang und  $2-3\ \mu$  breit (Abb. 7, C). Sie wurden aber schon bald gedrängener und setzten sich nach kurzer Zeit fest. Ein Augenfleck fehlt. In den abgekugelten Schwärmern, die einen Durchmesser von  $6\ \mu$  hatten, waren manchmal zwei etwas dichtere Körperchen schwach zu erkennen. Bei Dunkelfeldbeobachtung zeigte die vordere Geißel eine breit-bandförmige Rotationsfigur, während die hintere ruhig nachgeschleppt wurde.

Solche ausgeprägt männlichen Pflanzen, wie sie in Abb. 14 dargestellt sind, wurden nur in den Nachkommenschaften von drei Zwergpflanzen gefunden. Vereinzelt traten aber Antheridien auch in den Nachkommenschaften fast aller



übrigen Haplonten auf. Sie hatten dort die Größe und Form der großgefächerten Sporangien (Abb. 12, D).

Die Spermatozoiden verhielten sich in Kombinationsversuchen den Schwärmen der großgefächerten Sporangien gegenüber stets neutral, so daß diese als ungeschlechtlich anzusehen und das Vorkommen besonderer weiblicher Organe noch zu erwarten war. Trotz vielen Suchens konnten jedoch keine Organe gefunden werden, die man etwa der Größe ihrer Fächer wegen als weibliche Gametangien hätte ansprechen können. Auch die Keimlinge, die sich massenhaft in allen Kulturen fanden, waren stets einheitlich. Aus ihnen entwickelten sich immer wieder Generationen, die den Elternpflanzen glichen.

Wenn es dennoch gelang, im Kulturversuch wieder eine Diplonten-Generation zu erhalten, so ist dies ein Zufall, und es bleibt eine Beobachtungslücke in der Entwicklungsgeschichte der Alge offen. Am 19. August wurden fruktifizierende langfädige Pflanzen von fünf verschiedenen Haplontenstämmen mit einem Stamm ausgeprägt männlicher Pflanzen kombiniert. Sie blieben bis zum 1. September zusammen in der Kulturschale, dann wurden die Ausgangspflanzen entfernt, um den sich entwickelnden Aufwuchs besser beobachten zu können. Am 10. September waren schon makroskopisch in zwei Schalen lange, unverzweigte, dunkel gefärbte Fäden zu erkennen, die sich auffällig von den übrigen Pflanzen unterschieden. Mehrere bis zu 6 cm lange Fäden wurden isoliert und getrennt weiter kultiviert. Ihre Diplonten-Natur bestätigte sich schon bald durch ihre eigenartige Wuchsform und schließlich an den fertilen Pflanzen durch ihre plurilokulären und unilokulären Sporangien.

Es erscheint mir überflüssig, Vermutungen über die Vorgänge anzustellen, die zur Entstehung der Diplonten führten. Vielleicht gelingt es mir im Laufe des nächsten Sommers, die Lücke in der Beobachtung zu schließen.

### III. Besprechung der Ergebnisse

Während man *Acinetospora* im allgemeinen in die Ordnung der Tilopteridales eingliederte, stellte HAMEL (1931—39) die Familie der Acinetosporaceen auf, die — mehr aus äußeren Gründen als ihrer näheren Verwandtschaft wegen — auch *Tilopteris* und *Haplospora* enthält. Nach den vorliegenden Ergebnissen kann kein Zweifel daran bestehen, daß *Acinetospora* eine echte Ectocarpacee ist und von den Tilopterideen-Gattungen getrennt werden muß. Das gelegentliche Vorkommen von Monosporangien rechtfertigt nicht die Aufstellung einer eigenen Familie. Es hat auch seit langem nicht an Stimmen gefehlt, die diesen Organen keine systematische Bedeutung zuerkennen (KYLIN, SCHUSSNIG). Sie sind überdies nur selten gefunden worden (SAUVAGEAU 1899, P. SCHMIDT 1940). In den Entwicklungsgang der Alge sind die Monosporangien nicht zwangsläufig eingeschaltet; sie kommen als zusätzliche Organe der vegetativen Vermehrung immer nur auf der Sporophytengeneration allein oder zusammen mit pluri- oder unilokulären Sporangien vor.

Wenn schon ihre äußere Erscheinung und das Vorkommen uni- und plurilokulärer Sporangien *Acinetospora* genügend als Ectocarpacee kennzeichnen, so schließt die Erscheinungsform der Haplontengeneration jeden Zweifel aus. Die jungen, noch unverzweigten Pflanzen stimmen in ihrem Aufbau ganz mit *Ectocarpus padinae* oder *Ect. Lebelii* überein (vgl. Abb. 11).

Auf die Möglichkeit, daß seine *Giffordia padinae* vielleicht die geschlechtliche Form von *Ectocarpus pusillus* sein könnte, hat schon BUFFHAM (1893) hingewiesen. Er gründete seine Vermutung auf die Ähnlichkeit der großfächerigen Sporangien beider Arten. SAUVAGEAU (1920) konnte diesen Zusammenhang durch Kulturversuche sehr wahrscheinlich machen. In Kulturen aus (vermutlich unbefruchteten) Megasporen von *Ect. padinae*, die jedoch nur 3 Wochen alt wurden, erhielt er Keimungsstadien und Pflänzchen mit den Merkmalen von *Acinetospora pusilla*.

Die morphologische Ähnlichkeit ließ *Ectocarpus crinitus* als eine Wuchstform von *Acinetospora pusilla* erscheinen. Kulturversuche ergaben die Zusammengehörigkeit mit Formen der *Ectocarpi caespituli*. Es kann daher als erwiesen gelten, daß die genannten Arten Glieder eines Formenkreises sind. Durch ihre ausgeprägte Fähigkeit zur vegetativen Vermehrung verhalten sich diese wie selbständige Arten.

Zahlreiche Angaben aus der Literatur über die betreffenden Formen stehen mit meinen Beobachtungen in Einklang. Freilich sollen auch die Tatsachen nicht unerwähnt bleiben, die zunächst noch nicht damit vereinbar sind.

*Ectocarpus Lebelii* und *E. padinae* unterscheiden sich von allen anderen Arten der *Ectocarpi caespituli* durch das Fehlen unilokulärer Sporangien. Sie tragen aber Antheridien oder auch Megasporangien. Diese beiden Tatsachen rechtfertigen es, sie als Haplonten anzusehen.

In ihrer reichen Verzweigung stimmen die älteren Pflanzen von *Ect. Lebelii* mit den in meinen Kulturen erhaltenen Haplonten gut überein (vgl. Abb. 12). Das Vorkommen von 2 Sorten plurilokulärer Sporangien, die getrennt oder zusammen auf einer Pflanze vorkommen können, hat die Art ebenso mit meinen Pflanzen gemeinsam wie die Größe ihrer verschiedenartigen Schwärmer. Sie unterscheiden sich jedoch durch die Form der Sporangien (zylindrisch-eiförmig und abgestumpft bei *Ect. Lebelii*) und durch den Augenfleck, der bei den Schwärmern von *Ect. Lebelii* vorhanden ist, bei denen meiner Kulturpflanzen wie auch bei denen von *Ect. padinae* fehlt. Gemeinsame Merkmale mit *Ect. padinae* sind die Sporangienformen, die gestielten Sporangien auf dem Basalfaden und die oftmals sitzenden Sporangien auf den Fäden. *Ectocarpus padinae* ist hingegen unverzweigt und bildet reichlich Megasporangien, die ich nicht beobachten konnte. Über die Größe der Spermatozoiden macht SAUVAGEAU (1896/97) keine ausreichenden Angaben, die der Zoosporen von *Ect. Lebelii* und der Meiosporen von *Ect. padinae* stimmen mit den Schwärmern meiner haploiden Generation gut überein.

Ein gleichartiges Verhalten, das mir für den Zusammenhang der verschiedenen Vertreter dieses Formenkreises wichtig erscheint, betrifft die eigenartigen amöboiden Bewegungen der zur Ruhe gekommenen Schwärmer. Sie sind den Schwärmern aus den unilokulären Sporangien von *Acinetospora crinata* sowie den ungeschlechtlichen Schwärmern der erhaltenen Haploidgeneration eigen und sind außerdem von SAUVAGEAU (1896/97) auch bei den Schwärmern von *Ect. Lebelii* beobachtet worden.

In Abb. 9 der gerade zitierten Arbeit bildet SAUVAGEAU Veränderungen an den Sporangien von *Ect. padinae* ab, nachdem er die Pflanzen vier Tage lang in einer feuchten Kammer kultiviert hatte. Nur die reifsten Sporangien entleerten sich; in den fast reifen keimten die Sporen im Inneren, jüngere Sporangien gingen in den vegetativen Zustand über und wuchsen zu Fäden aus.

Ganz entsprechende Beobachtungen konnte auch ich an meinen unter gleichen Bedingungen gehaltenen Pflanzen der Haploidgeneration machen.

Außer der Vermutung BUFFHAMS (1893) und dem von SAUVAGEAU (1920) erzielten Ergebnis deuten also mannigfache Übereinstimmungen darauf hin, daß die besprochenen Formen in engen Beziehungen zueinander stehen. Unterschieden im Thallusaufbau möchte ich nur eine geringe Bedeutung zubilligen, da mehrere Wuchsformen von *Acinetospora* bekannt sind und der Habitus meiner Haploidgeneration durch die Kulturbedingungen beeinträchtigt sein kann. Dagegen fallen die Form der Sporangien von *Ect. Lebelii* und das Vorhandensein eines Augenflecks bei dessen Zoosporen und Spermatozoiden ganz aus dem Rahmen.

Es muß in diesem Zusammenhang noch kurz auf *Acinetospora Vidovichii* (Menegh.) Sauvageau eingegangen werden. Ihre dickeren Fäden und die fast regelmäßig auf ihr anzutreffenden Monosporangien sind im Laufe der Zeit noch als einzige Merkmale übriggeblieben, in denen sie sich von *Acinetospora crinita* unterscheidet. Eine bemerkenswerte Parallele findet sich in der Wuchsform: An exponierten Standorten wird die Alge nur etwa 2 cm hoch, während sie an ruhigen Plätzen Stränge von 20—30 cm Länge bildet. Ob auch *Acinetospora Vidovichii* dem Formenkreis von *A. crinita* angehört, möchte ich nicht entscheiden. Es wäre vielleicht nicht ausgeschlossen, daß *Ect. Lebelii* als Haplont zu *Acinetospora Vidovichii* gehören könnte. Kulturversuche und zytologische Untersuchungen ließen wohl eine Klärung dieser noch offenen Fragen erwarten. Wenn die von SCHUSSNIG (1928) abgebildeten Keimpflänzchen wirklich zu *Acinetospora Vidovichii* gehören — der nur in Einzahl in den Zellen vorhandene Chromatophor läßt mir dies zweifelhaft erscheinen —, so weichen sie in ihrem Bau sehr von denen der hier untersuchten Art ab.

Was schließlich eine Alge anlangt, die SAUVAGEAU (1931) als *Ectocarpus crinitus* Carm.? beschrieb und abbildete, so unterscheidet sich diese durch die geringe Größe ihrer unilokulären Sporangien, die kleinen darin gebildeten Schwärmer und einige Eigenheiten ihres morphologischen Aufbaues so wesentlich von meinem Untersuchungsmaterial, daß ich sie nicht zu den Formen des hier behandelten Kreises stellen möchte.

Die Abbildungen dieser Arbeit fertigte der technische Assistent Herr PAUL HEINZ SAHLING, wofür ich ihm bestens danke.

#### IV. Zusammenfassung

Auf Grund von Kulturversuchen wurde festgestellt, daß der Entwicklungszyklus von *Acinetospora crinita* (Carm.) nov. comb. (= *Ectocarpus crinitus* Carm. = *Ect. pusillus* Griff.) eine Generation mit den Merkmalen der *Ectocarpi caespituli* einschließt. Die in Kultur erhaltene Haploidgeneration stimmt in vielen morphologischen und physiologischen Merkmalen mit *Ectocarpus Lebelii* und *Ect. padinae* überein. Das Fehlen unilokulärer Sporangien bei diesen Arten ist eine wichtige Stütze für die Folgerung, daß die genannten Arten Glieder eines Formenkreises sind. Sie können sich auf vegetative Weise selbständig vermehren.

## Literatur

- Bornet, E. 1891. Note sur quelques Ectocarpus. Bull. Soc. bot. **33**.  
Buffham, T. H. 1893. Algological Notes. Grevilla **21**.  
Kornmann, P. 1952. Die Algenvegetation von List auf Sylt. Helgol. Wiss. Meeresunters **4**.  
Newton, L. 1931. A Handbook of the British Seaweeds. London 1931.  
Pascher, A. 1909. Über merkwürdige amöboide Stadien bei einer höheren Grünalge. Ber. D. Bot. Ges. **27**.  
— 1930. Amöboide, animalisch sich ernährende Entwicklungsstadien bei einer Alge (Heterokonte). Jb. wiss. Bot. **73**.  
Sauvageau, C. 1895. Note sur l'Ectocarpus pusillus. Journ. de Bot. **9**.  
— 1896/97. Observations relatives à la sexualité des Phéosporées. Ebenda **10, 11**.  
— 1899. Les Acinetospora et la sexualité des Tiloptéridacées. Ebenda **13**.  
— 1920. Nouvelles observations sur l'Ectocarpus Padinae. C. R. Acad. Sc. **171**.  
— 1931. Sur quelques algues phéosporées de la rade de Villefranche. Bull. Station biol. d'Arcachon **23**.  
Schmidt, P. 1940 a. Über Acinetospora pusilla (Bornet), Sauvageau, ihr Vorkommen bei Helgoland und Kulturergebnisse. Ber. D. Bot. Ges. **58**.  
— 1940 b. Über Acinetospora pusilla (Bornet) Sauvageau, ihr Vorkommen in der Helgoländer Algenflora und neue Kulturergebnisse. Ztschr. f. Bot. **35**.  
Schussnig, B. 1928. Phykologische Beiträge. Österr. Bot. Ztschr. **77**.