

## Beitrag zur Cytologie und Entwicklung der siphonalen Grünalge *Derbesia marina*

K. NEUMANN

*Botanisches Institut der Universität Marburg, Marburg/Lahn*

**ABSTRACT:** Contribution to cytology and development of the siphonaceous green alga *Derbesia marina*. This paper deals primarily with spore formation of *Derbesia marina*. In an apical zone of the sporangium 15–40 rounded nuclei undergo meiosis. At this stage 8 pairs of chromosomes are observed. After meiosis the cytoplasm of the sporangium is separated from the thallus by the well-known double cell wall. Only one of the daughter nuclei, resulting from each meiotic division, proceeds towards final spore formation. These primary spore nuclei enlarge up to 3 times the diameters of the meiotic prophase nuclei. The remaining nuclei abort. Prior to formation of the spore membranes the ring of the flagellar bases (blepharoplasts) appear on the border of a depression formed on one side of the nucleus. This is followed by a mitotic division, in which long chromosomes are attached with a large spindle. Further mitotic divisions result in multinucleate spores, which are then delimited by the developing spore walls. The details of spore formation in *Derbesia tenuissima* are similar to those outlined for *Derbesia marina*. Investigations on cytology and development of the gametophyte produced results similar to those of previous authors studying *Halicystis ovalis* and *Halicystis parvula*. Unpublished electron micrographes of the male gamete of *Derbesia marina* suggest that the posterior bristle-like process contains remnants of the spindle fibres of the preceding nuclear division. A further cytological investigation on an isolate of *Derbesia marina*, which lacks the *Halicystis* generation (KORNMANN 1966), has shown this sporophyte to be haploid. Spore formation in the isolate does not involve meiosis. The differences in spore formation between *Derbesia marina* and *Derbesia lamourouxii* (DAVIS 1908) are discussed and the formation of the ring of the flagellar bases compared with that of *Oedogonium* (KRETSCHMER 1930).

### EINLEITUNG

*Derbesia marina* ist eine einzellig-vielkernige (coenocytische) Grünalge mit einem fädigen, schein-dichotom verzweigten Thallus, der im Generationswechsel mit der kugelförmigen, ebenfalls coenocytischen *Halicystis ovalis* steht. Dieser Generationswechsel wurde 1938 von KORNMANN entdeckt und später von FELDMANN (1950) auch für *Derbesia tenuissima* und *Halicystis parvula* nachgewiesen. *Derbesia neglecta* steht dagegen nach der Beschreibung HUSTEDES (1964) im Wechsel mit *Bryopsis halymeniae*. Die *Derbesia*-Generation bildet birnförmige Sporangien, die den Schwärmern von *Oedogonium* ähnliche, stephanokonte Zoosporen entlassen. Die Zoosporen keimen unmitttelbar und bilden einen unregelmäßig gewundenen Schlauch, der nach einer längeren Zeit geringen Wachstums (bis zu 8 Monaten) zu einer *Halicystis*-Blase anschwillt

(KORNMANN 1938). In der Natur sitzt die *Halicystis* mit einem rhizoidartigen Rest ihres Keimschlauches tief in kalkinkrustierten Rotalgen wie z. B. *Lithothamnion* und anderen Corallinaceen (KUCKUCK 1907, HOLLENBERG 1935).

Die *Halicystis*-Generation stellt den Gametophyten dar, der diözisch ist und Anisogameten liefert. Die Gameten werden innerhalb des Plasmawandbelages in meist mehreren unregelmäßig-bandförmigen Gametangien gebildet, die nur durch eine Plasmamembran gegen das übrige Plasma abgeschlossen sind. Die reifen Gametangien treten durch ein dunkleres Grün makroskopisch deutlich in Erscheinung (Abb. 8b), die männlichen etwas heller gefärbt als die weiblichen. Schließlich wird unter dem starken osmotischen Druck der Vakuole der Inhalt der Gametangien explosionsartig durch Poren ausgestoßen, die durch Verschleimung der Zellwand vorgebildet sind. Die Poren werden durch die Hülle des entleerten Gametangiums, die sich gegen die Außenwand legt, sofort wieder verschlossen, so daß der Inhalt der Vakuole und das vegetative Cytoplasma nicht austreten können (HOLLENBERG 1935). Der Rückstoß bei der Entleerung der Gametangien ist so heftig, daß die nicht festsitzende *Halicystis* quer durch die Kulturschale schießt.

Die Fertilisierung erfolgt innerhalb einer Population bzw. Kultur synchron und wiederholt in Abständen von zwei Wochen, was ABELARD & FELDMANN (1958) bei *Halicystis parvula* über zwei Jahre lang mit Unterbrechung während der Wintermonate beobachten konnten. ZIEGLER-PAGE & KINGSBURY (1968) erreichten bei derselben Art im Kultorexperiment eine Verkürzung der Abstände bis auf zwei Tage. Die Beobachtungen FELDMANNs (1950) ließen sich an *Halicystis ovalis* bestätigen. Auch die Entlassung der Gameten erfolgt innerhalb einer Kultur am selben Tage mit Lichtbeginn. Aus den Zygoten entsteht unmittelbar ein neuer Sporophyt.

Das Verhalten der Kerne während dieser Entwicklung ist bisher kaum untersucht worden. ZIEGLER-PAGE & KINGSBURY (1968) gehen bei der Gametenentwicklung von *Halicystis parvula* kurz auf die Kerne ein. Ausführlicher beschreibt DAVIS (1908) das Kernverhalten bei der Sporenbildung von *Derbesia lamourouxii*, die anscheinend jedoch keinen Generationswechsel hat (FELDMANN 1952). Wenn auch a priori kaum ein Zweifel daran bestand, daß es sich bei *Derbesia-Halicystis* um einen haplodiplophasischen Generationswechsel handelt, so gab es doch über den Ort der Reduktionsteilung nur Vermutungen. Es kamen einerseits die Sporangien der *Derbesia* dafür in Betracht, andererseits blieb aber auch die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, daß die Meiosis der Gametenbildung vorausgeht (SMITH 1955).

Über die Ergebnisse meiner Untersuchungen habe ich zum Teil bereits in einer kurzen Mitteilung (1967) berichtet. Hier folgt nun die dort angekündigte umfassendere Darstellung.

## MATERIAL UND METHODE

Das Material von *Derbesia marina* stammt aus der Nordsee bei Helgoland und wurde mir von Herrn Dr. KORNMANN (Helgoland) zur Verfügung gestellt. Als Kulturmedium diente modifizierte SCHREIBER-Lösung (auf ein Liter Nordseewasser 42,5 mg  $\text{NaNO}_3$ , 10,75 mg  $\text{Na}_2\text{HPO}_4 \cdot 12 \text{H}_2\text{O}$ , 0,278 mg  $\text{FeSO}_4 \cdot 7 \text{H}_2\text{O}$ , 0,0198 mg

MnCl<sub>2</sub> · 4 H<sub>2</sub>O). Wenige Millimeter große Thallusspitzen wachsen nach dem Überimpfen bei 15° C und ca. 3000 Lux schnell heran und bilden schon nach zwei bis drei Wochen Sporangien (vgl. KORNMANN 1938). Zwei bis drei Wochen später hört die Neubildung von Sporangien langsam auf, und jüngere Sporangien wachsen dann häufig in vegetative Triebe aus (Abb. 1a), was auch ZIEGLER & KINGSBURY (1964) von *Derbesia tenuissima* berichten. Diese Sporulationshemmung kann durch Erneuerung des Mediums zeitweilig behoben werden. Unter 6° C bleibt *Derbesia* vegetativ und ändert ihren Habitus, ebenso wie in überalterten Kulturen und bei Lichtmangel. Sie bildet dann zahlreiche sparrige Kurztriebe (Abb. 1b). Die *Halicystis*-Generation entwickelt

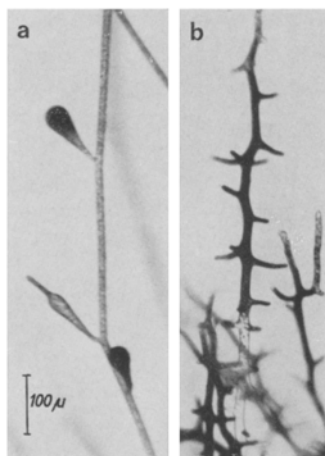


Abb. 1: *Derbesia marina*, Sporophyt, a fertil mit einem vegetativ ausgewachsenen Sporangium, b vegetativ mit sparrigen Kurztrieben, bei niedriger Temperatur (6° C) entstanden

sich im gleichen Medium. Für eine regelmäßige Wiederholung der Fertilisierung empfiehlt es sich, die Kulturlösung nach jedem Ausschwärmen zu erneuern (vgl. ABELARD & FELDMANN 1958).

Für die karyologischen Untersuchungen wurde das Material ca. 30 min in Methanol-Ameisensäure (3:1) fixiert und möglichst gleich weiterverarbeitet oder aber in 75 % Äthanol im Kühlschrank aufbewahrt. Vor der Färbung wurde 5–10 min in 1 n-HCl bei 60° C hydrolysiert, um die cytoplasmatische RNS zu entfernen, die ebenfalls den Kernfarbstoff annimmt und darum besonders in den Sporangien die Beobachtung der Kerne erschwert. Die Färbung mit Eisenkarminessigsäure erfolgte ca. 30 min kalt und anschließend 10 min in einem kochenden Wasserbad. Nach leichter Abkühlung wurde mit 50 % Essigsäure ausgewaschen und über Phenol in Phenolbalsam eingebettet (VON STOSCH 1952).

Während des ganzen Arbeitsganges vom Fixieren bis zur Überführung in Phenol bleibt das Material in einer Mikro-Filternutsche der Firma SCHOTT (Best.-Nr. 25 8575, Porosität 3), in der alle Behandlungsmedien durchgesaugt werden können. Jeweils nach dem Durchsaugen, während der Hydrolyse und der Färbung wird über die untere Öffnung der Nutsche ein Schlauchstück gezogen, das durch eine Glasperle verschlossen ist.

Beim Färben im kochenden Wasserbad wird ein nach oben spitz ausgezogenes, kurzes Glasrohr mit Hilfe eines Schlauchstückes auf die Nutsche gesetzt, um ein Eindampfen zu verhindern und durch die Kapillaröffnung aber doch einen Druckausgleich zu ermöglichen (VON STOSCH, unveröffentlicht). Statt einer Nutsche kann man bei dem fädigen Material auch ein Tablettenröhrchen verwenden, aus dem die Flüssigkeit mit einer Pipette abgesaugt wird.

Das Phenol bewirkt eine Aufhellung des Cytoplasmas, so daß die Sporangien vollkommen durchsichtig werden und alle Kernstadien im Totalpräparat gut zu erkennen sind. Nach Bedarf wurde das Material noch gequetscht. Bei der *Halicystis* ließ sich der Plasmawandbelag nach der Behandlung von der Zellwand lösen und stückweise auf dem Objektträger ausbreiten. Zur Überführung in Dauerpräparate wird an zwei gegenüberliegenden Rändern des Deckglases etwas Phenolbalsam gegeben, der allmählich das verdampfende Phenol ersetzt. Damit sich das Deckglas bei diesem Vorgang nicht anhebt, wird es mit einer Klammer aus Stahlfederdraht angedrückt (VON STOSCH 1952).

## ERGEBNISSE

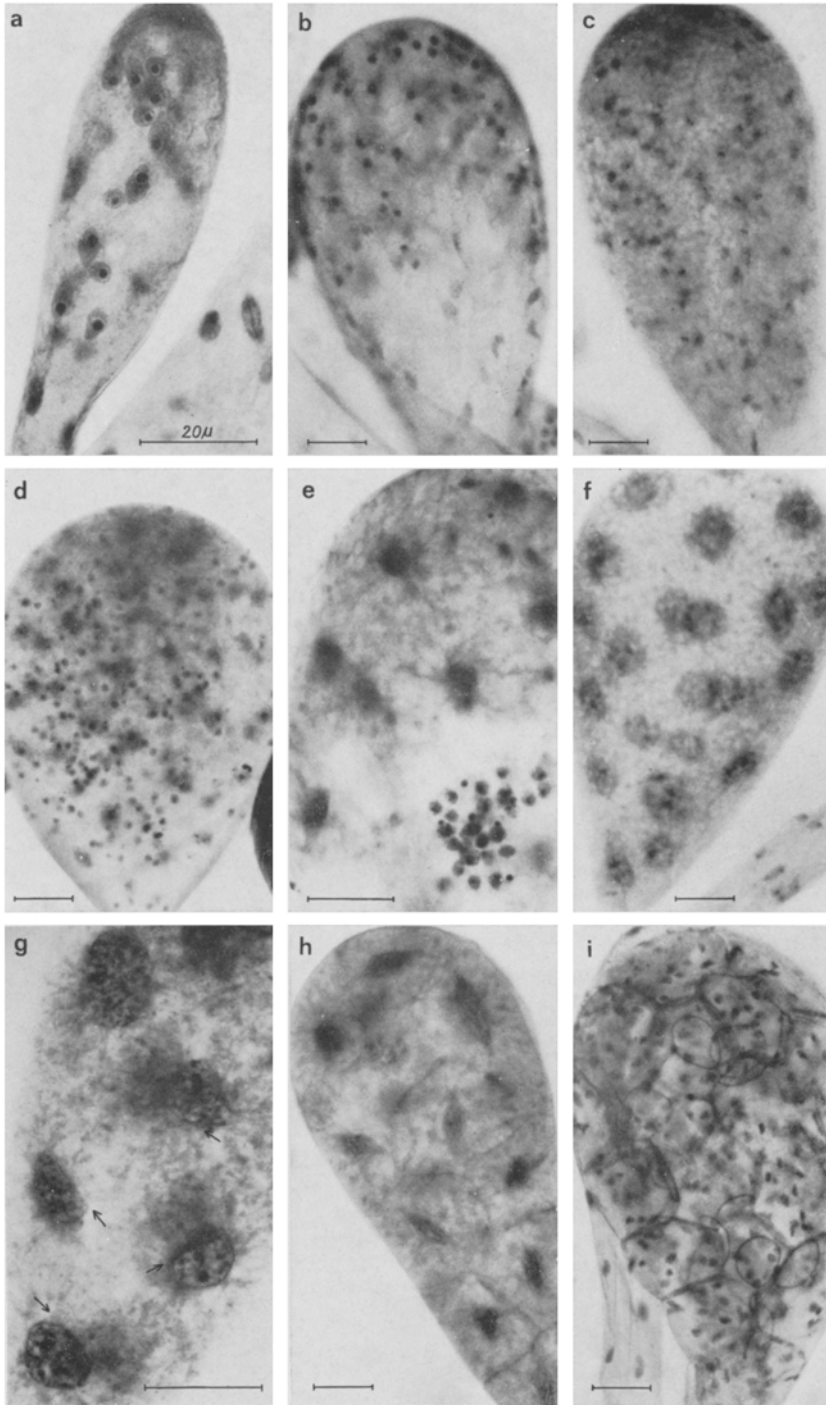
### Die Sporogenese

Die vegetativen Kerne des Sporophyten sind spindelförmig, ca. 6  $\mu\text{m}$  lang und besitzen ein bis zwei Nucleolen, die sich intensiv färben und meist durch einen hellen Hof vom Chromatin absetzen (Abb. 2a, 5a, vgl. DAVIS 1908). Ob dieser Hof natürlich oder ein Fixierungsartefakt ist, bleibt noch ungeklärt. Die Kerne liegen der Zellwand an, während die kleineren Plastiden eine etwas tiefere Ebene erfüllen.

Die Sporangien entstehen lateral an jungen Trieben. Unter der ersten Vorwölbung der Zellwand sammelt sich eine größere Anzahl von Kernen, die in das junge Sporangium einwandern (Abb. 2a) und sich dort noch mitotisch teilen. Die Kerne differenzieren sich, wenn das Sporangium etwa seine Endgröße erreicht hat und bevor es durch eine doppelte Querwand vom Lumen des Thallus getrennt wird: einige Kerne behalten die Spindelform der vegetativen Kerne, andere nehmen eine abgerundete Form an und zeigen eine fädige Struktur, in der sich die Prophasestadien der Meiosis abzeichnen (Abb. 3a, 5d). Diese meiotischen Prophase-Kerne sind apikal auf eine kapfenförmige Zone konzentriert (Abb. 2b), die auch an lebendem Material schon bei schwacher Vergrößerung durch ein intensives Grün hervortritt. Innerhalb eines Sporangiums verläuft die Meiosis synchron. Die Chromosomenpaare sind besonders gut im

---

Abb. 2: Entwicklung der Sporangien von *Derbesia marina*. a junges Sporangium mit vegetativen Kernen. b Stadium der frühen meiotischen Prophase; die dunklen, runden Kerne im apikalen Bereich stehen im Beginn der Meiosis. c läßt einzelne Kerne in Metaphase II bis Anaphase II erkennen. d–e Anschwellung der primären Sporenkerne und Resorption der überzähligen kleinen Kerne. f primäre Sporenkerne differenziert. g napfförmiges Stadium der primären Sporenkerne bei der Geißelringbildung; die Pfeile deuten in die Ebene des Randes, von dem sich der Geißelring abheben wird (vgl. Abb. 5h–k). h Mitosespindeln der ersten Teilung des primären Sporenkerns; Sporenmembran z. T. ausgebildet. i reifes Sporangium mit vielkernigen Sporen und Geißelringen. (Eingezeichneter Maßstab jeweils 20  $\mu\text{m}$ )



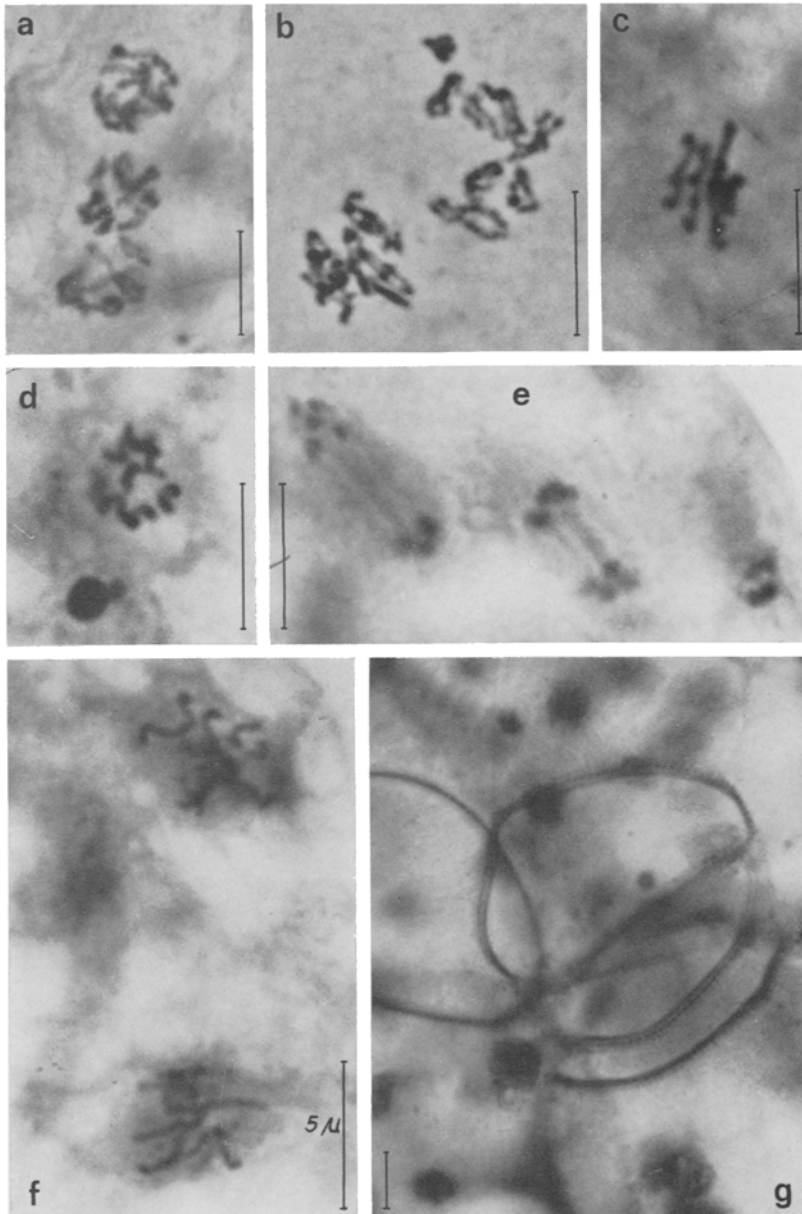


Abb. 3: a–e Meiosestadien (vgl. Abb. 4). a Pachytän, b Diplotän (stark gequetscht) mit 8 Chromosomenpaaren, c Metaphase I (Seitenansicht), d Metaphase II (Polansicht,  $n = 8$ ), e Anaphase II. – f sekundäre Mitosen in einer Spore. g Geißelringe (vgl. Abb. 6). (Eingezeichneter Maßstab jeweils  $5 \mu$ )

Diplotän und in der Diakinese zu erkennen (Abb. 3b, 4a, b). In diesen Stadien läßt sich die Zahl  $n = 8$  leicht bestimmen. In der Metaphase liegen die Chromosomen dichter, werden bereits stark zu den Polen hin gestreckt und bleiben nur an den Chiasmen noch verbunden (Abb. 3c, 4c). Dieses Stadium dauert anscheinend verhältnismäßig lange, denn es ist häufig zu finden. In der Folge treten dann plötzlich Telophasen auf, ohne daß man mit nur annähernd entsprechender Häufigkeit Anaphasen entdecken könnte. Aus diesem Sachverhalt ist zu schließen, daß die Chiasma-Verbindungen unter dem anwachsenden Zug beim Übergang zur Anaphase so plötzlich reißen, daß die Chromosomenpaare katapultartig auseinanderschnellen. Sie entfernen sich dabei so weit voneinander, daß der gemeinsame Ursprung zweier Telophasekerne meist nur schwer zu erkennen ist. Durch die starke Bindung der Chiasmen lassen sich die häufigen Anoma-

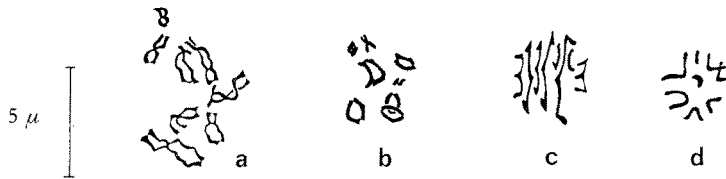


Abb. 4: Meiosestadien: a Diplophase, b Diakinese, c Metaphase I (Seitenansicht, alle 8 Chromosomenpaare in eine Ebene gezeichnet), d Metaphase II (Polansicht; vgl. Abb. 3a-d) jeweils mit Umgrenzung der Zygote. (2350 : 1)

lien erklären wie Laggings, ungleiche Verteilung der Chromosomen und demzufolge oft erhebliche Größenunterschiede der Sporen.

Die Teilungsfiguren der zweiten Teilung liegen fast über den ganzen Raum des Sporangiums zerstreut (Abb. 2c). Die Metaphase läßt in Polansicht deutlich den reduzierten Chromosomensatz  $n = 8$  erkennen (Abb. 3d, 4d). Die Trennung der Chromatiden ist schon in der frühen Anaphase vollzogen (Abb. 3e).

Nach Abschluß der Meiosis wird das Plasma des Sporangiums durch eine doppelte Querwand vom Lumen des Thallus abgetrennt. Die aus einer Reduktionsteilung hervorgehenden Tochterkerne sind nicht alle zu Sporenkernen determiniert. Da die Anzahl der Sporen eines Sporangiums etwa in der gleichen Größenordnung liegt wie die Zahl der meiotischen Prophasekerne, scheint jeweils nur ein reduzierter Kern für eine Spore bestimmt zu sein. Zu diesem Ergebnis führte die Auszählung der meiotischen Prophasekerne jüngerer und der primären Sporenkerne älterer Sporangien in mehreren Präparaten (Tab. 1). Die künftigen Sporenkerne schwellen im Anschluß an die Meiosis auf den 2-3fachen Durchmesser der Prophasekerne an und verteilen sich in gleichen Abständen an der Peripherie des Sporangiums (Abb. 2d-f). Sie besitzen ein lockeres, netzartiges Chromatin mit vielen chromozentrenartigen Verdichtungen (Abb. 5g). Die übrigen Kerne nehmen an Größe ab und sammeln sich in der Mitte oder an der Basis des Sporangiums (Abb. 2d-e), wo sie im weiteren Verlauf resorbiert werden (vgl. DAVIS 1908). Das gleiche Schicksal erfahren die vegetativen Kerne im Sporangium. Zuletzt sind bei diesem Einschmelzungsprozeß Reste der Nucleolen als stark gefärbte Globuli zu erkennen (Abb. 2e), wie auch DAVIS für *Derbesia lamourouxii* feststellt.

Die Basalringe (Blepharoplasten) der Geißelkränze entstehen in unmittel-

barem Kontakt mit dem Kern, und zwar noch bevor die Sporen durch Zerklüftung des Plasmas gegeneinander abgegrenzt werden. Der Kern bildet dazu eine napfförmige Eindellung. Der Rand dieses Napfes zeichnet sich als eine scharfe Kontur ab (Abb. 5h, 2g), von der sich ein zarter Ring ablöst (Abb. 5i). Dieser erweitert sich noch (Abb. 5k) und läßt, dank seiner Färbbarkeit mit Eisenkarminessigsäure, in der weiteren Entwicklung eine Differenzierung in feinere Strukturen erkennen (Abb. 3g, 6). Bereits bei mittlerer Vergrößerung (400×) erscheint er bald als ein Doppelring (vgl. DAVIS 1908). Im reifen Sporangium läuft der obere der beiden Ringe kontinuierlich durch, während sich der untere in zwei alternierende Reihen von Punkten auflöst. Die Punkte der unteren Reihe sind meist etwas kleiner. In ihnen sind die Geißeln inseriert, die rückwärts gerichtet der Spore anliegen (Abb. 6). In elektronenoptischen Querschnittsbildern von Sporangien erscheinen daher zwischen zwei Sporen zwei parallele Geißelreihen. Die Interpretation der Geißelringstruktur muß einer elektronenmikroskopischen Untersuchung vorbehalten bleiben, die bereits begonnen wurde. Dabei ließ sich bestätigen, daß der Blepharoplast mit den Anlagen der Geißelwurzeln unmittelbar am Kern gebildet wird (KOWALLIK & NEUMANN, unveröffentlicht).

Tabelle 1

Vergleich der Anzahl meiotischer Prophasekerne und primärer Sporenkerne verschiedener Sporangien in mehreren Präparaten

Präparat Nr.	Sporangienlänge in $\mu$	Anzahl meiotischer Prophasekerne	Anzahl primärer Sporenkerne
D 5	160	—	24
	120	14	—
	150	—	13
	150	—	15
	150	18	—
D 6	150	—	16
D 16	150	17	—
	170	24	—
	170	26	—
	140	19	—
D 17	150	18	—
D 18	150	—	12
	150	—	18
	150	19	—
	150	20	—
	130	—	16
	150	—	18
	150	—	21
D 19	180	—	35
	170	32	—
	160	24	—
	150	—	31
D 28	140	15	—
	150	16	—
	180	31	—
	150	—	30
	170	—	35
D 74	180	—	32
Durchschnittliche Anzahl:		21	22,6



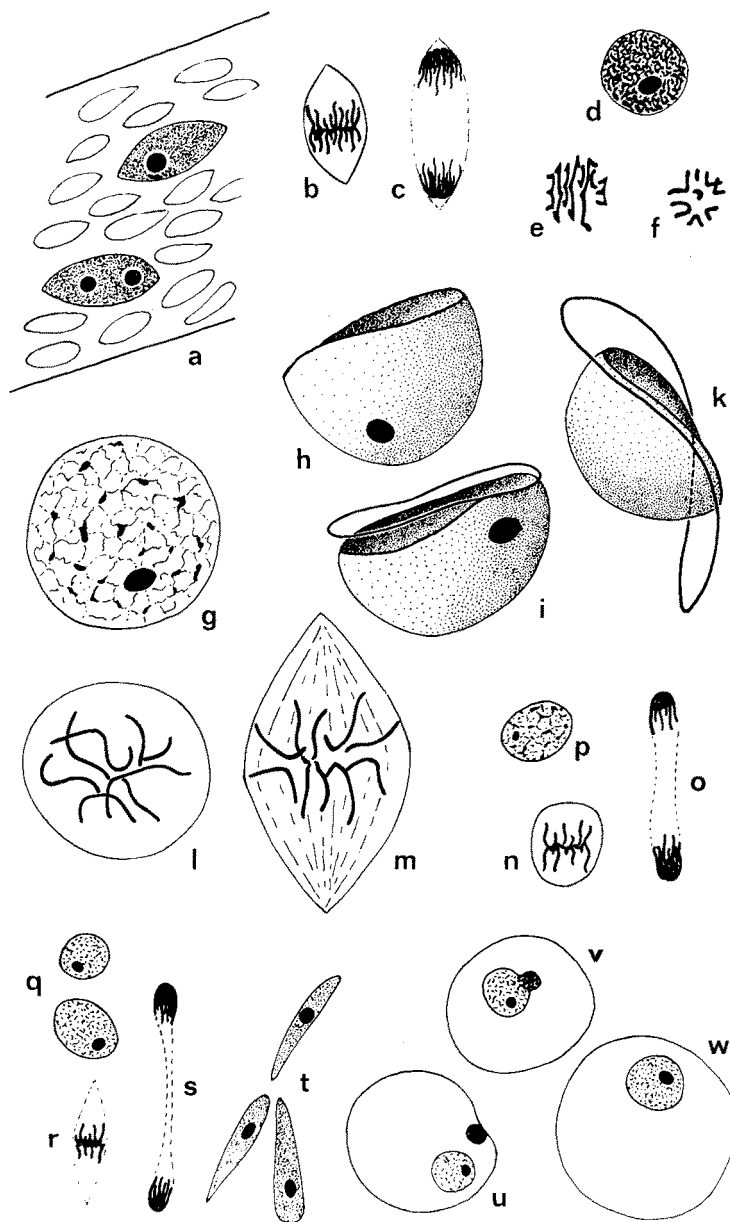


Abb. 5: Vergleich der Kernstadien in der Entwicklung von *Derbesia marina*, im gleichen Maßstab. a-c vegetative Kerne des Sporophyten: a in Arbeitsphase mit ein bis zwei Nucleolen, daneben einige Plastiden und die Begrenzung des Schlauchthallus; b Metaphase, c Anaphase. d-f Meiosestadien im Sporangium: d frühe Prophase (Leptotän), e Metaphase (Seitenansicht), f Metaphase II (Polansicht). g-m primärer Sporenkern: g nach vollendeter Differenzierung, h-k bei der Bildung des Blepharoplasten, l in Prometaphase (Polansicht), m in früher Anaphase. n-p sekundäre Sporenkern: n-o in Teilung, p in definitiver Größe. q-t vegetative Kerne des Gametophyten: q in Arbeitsphase, r-s in Teilung, t in Wanderphase bei der Fertilisierung (vgl. Abb. 8d-e). u-w Gamie: u Zweikernstadium, v Kernverschmelzung, w Zygotenkern, jeweils mit Umgrenzung der Zygote. (2600 : 1)

Die reifen Sporen bleiben nicht einkernig, wie das nach der Beschreibung von DAVIS für *Derbesia lamourouxii* zutreffen mag. Nach der Differenzierung der Geißelringe beginnt zunächst die Zerklüftung des Plasmas in die einzelnen Sporenkörper. Noch bevor diese vollendet ist, teilt sich der primäre Sporenkern in einer gewaltigen Spindel, die nahezu das ganze Sporenlumen durchmißt (Abb. 2h, 5m). Die Chromosomen dieser ersten postmeiotischen Mitose sind größer als die der praemeiotischen

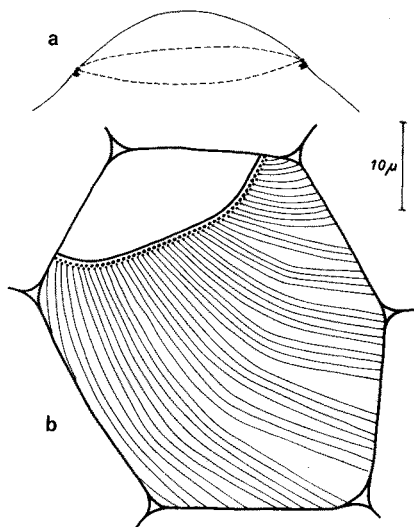


Abb. 6: Zoospore im reifen Sporangium mit Struktur des Blepharoplasten. b Oberflächenansicht, Geißeln rückwärts gerichtet der Spore anliegend, a optischer Schnitt

beziehungsweise der Mitosen im vegetativen Thallus (vgl. Abb. 5l, m und 5b, c). Man könnte daher Polytänie vermuten. Es folgen nun weitere Mitosen mit zunehmend kleineren Spindeln (Abb. 3f, 5n, o), bis eine Spore schließlich ca. 10–12 Kerne enthält, die etwas kleiner sind als die diploiden Kerne des Sporophyten (vgl. Abb. 5a, p), ein lockeres Chromatin mit zahlreichen chromozentrenartigen Verdichtungen und nur einen kleinen Nucleolus besitzen.

### Der Gametophyt

Die bereits vielkernigen Zoosporen werden mit Beginn der Lichtperiode entlassen. Sie schwärmen wenige Stunden und setzen sich mit der plastidenfreien Stelle innerhalb des Geißelringes fest, und zwar vorwiegend an der Oberfläche des Mediums bzw. am Rande der Kulturschale. Sie keimen unmittelbar, aber langsam in einen gewundenen und ungleichmäßig dicken Keimschlauch (Abb. 7a; vgl. KORNMAN 1938). Die Kerne verteilen sich gleichmäßig in dem Keimling und vermehren sich alsbald mitotisch.

Die *Halicystis*-Blase entsteht erst nach einigen Monaten sehr langsam durch Anschwellen des Keimschlauches an einer Stelle (vgl. KORNMAN 1938). Ein Rest des

Keimschlauches bleibt meist wie eine Nabelschnur an der Blase bestehen. Es handelt sich hier um den basalen Teil, der am natürlichen Standort im Substrat verankert ist und bei Degeneration oder Zerstörung der Blase eine neue zu regenerieren vermag (HOLLENBERG 1935).

Ebenso wie KORNMANN (persönliche Mitteilung) erhielt ich in der Kultur öfter innerhalb des ganzen Gametophyten eine Regeneration des Plasmawandbelages, wenn dieser sich von der Wand abgelöst hatte. Das gleiche beobachteten ZIEGLER & KINGSBURY 1964 bei *Halicystis parvula*. Dies geschieht oftmals nach dem Schwärmen, wenn

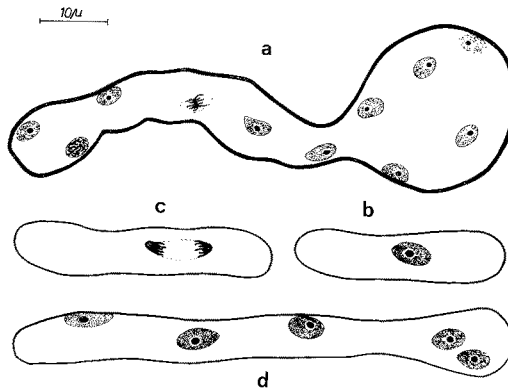


Abb. 7: Keimlinge: a der Zoospore, b–d der Zygote

der Druck in der Vakuole zu stark erschlafft ist. In einer Blase können zahlreiche kleine und größere Tochterblasen entstehen, die heranwachsen und die Mutterhülle sprengen oder auch innerhalb derselben bereits fertil werden und ausschwärmen. Auf diese Weise ist also eine vegetative Vermehrung der *Halicystis* zu erreichen, bei der gleichzeitig eine Infektion beseitigt werden kann.

Die Blasen wachsen auch nach mehrmaliger Fertilisierung noch weiter, wenn sie reichlich mit Nährstoffen versorgt sind (häufige Erneuerung des Mediums unter Zugabe von Erddekot). Einige erreichten auf diese Weise einen Durchmesser von 15 mm. HOLLENBERG (1935) gibt für Exemplare aus der Natur 16 mm an.

Die Zellwand besitzt eine hohe Festigkeit und Elastizität, die eine Voraussetzung für den hohen Turgor bilden. Eine *Halicystis*, die man auf eine glatte Fläche fallen läßt, springt mehrmals wie ein Tischtennisball, beim erstenmal auf zwei Drittel der Fallhöhe, bis zu 50 cm hoch. Eine vegetative Blase von ca. 10 mm Durchmesser erträgt eine Belastung mit Gewichten bis zu 1,5 kg, bevor sie platzt.

Die Fertilisierung erfolgt ebenso, wie ABELARD & FELDMANN (1958) bei *Halicystis parvula* beschrieben haben, in Abständen von 14–15 Tagen, wenn die Nährlösung jeweils nach dem Ausschwärmen der Gameten erneuert wird. Bei 15° C ist unter gleichbleibenden Bedingungen ebenfalls eine Unterbrechung während der Wintermonate zu verzeichnen, während bei 18° C die periodische Fertilisierung fortgesetzt wird. Bei Temperaturen um 6° C und tiefer bleiben die Gametophyten vegetativ. Stickstoff- und Phosphor-Mangel haben keinen Einfluß auf die Fertilisierung. Eine Abhängigkeit der

Gametangienbildung von der Größe der *Halicystis* besteht nicht. Neben den größeren Blasen werden gleichzeitig auch die kleineren von nur 2 mm Durchmesser fertil.

Die Kerne im Plasmawandbelag der *Halicystis* sind, wie zu erwarten, kleiner als die diploiden Kerne des Sporophyten und besitzen einen kleineren, seltener auch zwei Nucleolen (vgl. Abb. 5q-s und a-c). Sie liegen in einer Ebene zwischen der Zellwand und den kleineren, spindelförmigen Plastiden, die eine an die Vakuole grenzende Schicht einnehmen. Im vegetativen Zustand sind die Kerne in ihrer Ebene mehr oder weniger gleichmäßig verteilt (Abb. 8c).

An der Bildung der Gametangien beteiligt sich der ganze cytoplasmatische Wandbelag. Die große Menge der Gametenkerne entsteht nämlich in erster Linie nicht durch Mitosen in den begrenzten Zonen der späteren Gametangien, sondern durch Konzentration von Kernen aus dem ganzen Wandbelag. Dabei wandern die Kerne, von Plastiden begleitet, in zunächst unregelmäßigen (Abb. 8d) und schließlich nahezu geradlinigen Bahnen (Abb. 8e) beziehungsweise Plasmaströmen, die, makroskopisch sichtbar, parallel oder strahlenförmig auf die Bildungszentren von Gametangien ausgerichtet sind (Abb. 8a; vgl. ZIEGLER-PAGE & KINGSBURY 1968, HOLLENERG 1935). Bis zum Beginn der Wanderphase sind noch zahlreiche Mitosen zu finden; dann strecken sich die Kerne zunehmend in der Bewegungsrichtung (Abb. 5t, 8d, e).

Die Gametangienentwicklung kann in quantitativer Hinsicht sehr unterschiedlich sein, je nachdem wie stark der Plasmawandbelag vorher entwickelt ist. Dies hängt vom Nährstoffangebot ab. In verdünnter Nährlösung sind schon die vegetativen Blasen wesentlich blasser und durchsichtiger und bilden nur spärliche Gametangien, während in normaler, häufig gewechselter Nährlösung, besonders nach langer vegetativer Entwicklung, größere und stärkere Gametangien entstehen. Im letzteren Falle kräuselt beziehungsweise faltet sich der Plasmawandbelag in den Gametangienbereichen makroskopisch sichtbar (vgl. HOLLENERG 1935). Durch diese Kräuselung zieht sich das fertile Plasma noch weiter zusammen und erscheint schließlich als eine homogene dunklere Masse, in der die vorgebildeten Poren als helle Punkte hervortreten (Abb. 8b).

Die Gametangien sind um ein Vielfaches dicker als der Plasmawandbelag. In den weiblichen wurden vor der zellulären Aufgliederung in die Gameten keine Kernteilungen mehr beobachtet, während in den männlichen noch zahlreiche Mitosen vorausgehen. Man findet dann alle Mitosestadien zugleich in einem Bild ohne eine bestimmte Orientierung der Spindeln (vgl. ZIEGLER-PAGE & KINGSBURY 1968 bei *Halicystis parvula*). In den Gametenzellen des differenzierten Gametangiums liegen die Kerne exzentrisch, ebenso wie in den ausgeschwärmten Gameten. Der männliche Kern, der im freien Schwärmer am Geißelpol sitzt, ist kondensiert und im Durchmesser nur halb so groß wie der weibliche, der dem Geißelpol entfernt liegt.

Unter den Porenanlagen reicht die Vakuole durch eine Aussparung in den Gametangien näher an die Außenwand (Abb. 8g). An dieser Stelle befinden sich auch im reifen Gametangium keine Gameten. Um den Porus herum sind zahlreiche vegetative Kerne zu erkennen, die auf eine erhöhte Aktivität des Plasmas bei der Verquellung der Zellulosewand für die Porenbildung hinweisen. Im einzelnen sei hier auf die ausführliche Darstellung HOLLENERGS (1935) verwiesen, dessen Beobachtungen ich auch an Querschnittsbildern bestätigen konnte.

Der vegetativ verbleibende größere Teil des Plasmawandbelages ist nach der

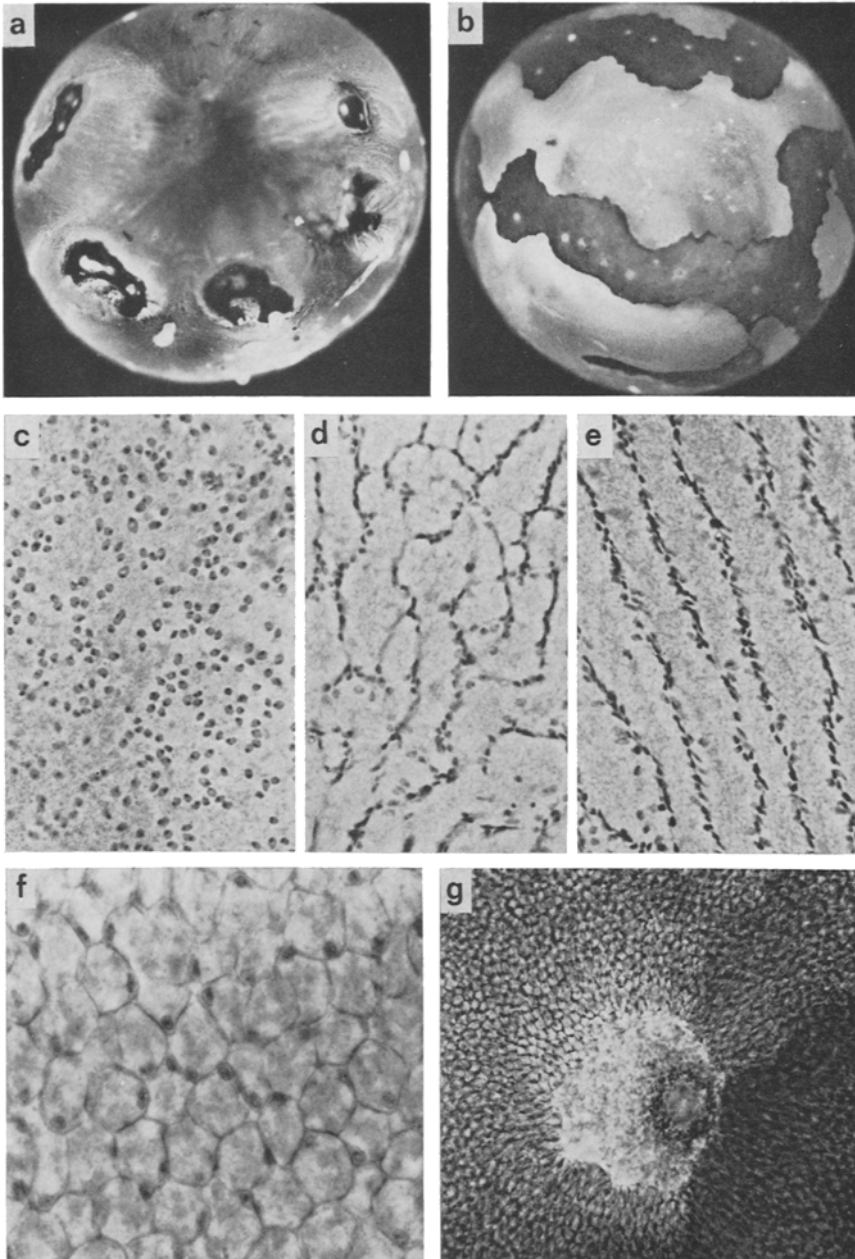


Abb. 8: *Halicystis ovalis*, der Gametophyt von *Derbesia marina*: a im Stadium der Gametenbildung mit makroskopisch sichtbaren Spuren, in denen Kerne und Plasma zu den Bildungszentren wandern. b reifes Stadium mit unregelmäßig-bandförmigen Gametangien, auf denen die Porenanlagen als helle Flecke zu erkennen sind. c–e Ausschnitte aus dem Plasmawandbelag mit Kernen: c im vegetativen Stadium, d–e in Wanderphase (vgl. a). f–g Ausschnitte aus einem reifen weiblichen Gametangium, g mit Aussparung unterhalb einer Porenanlage. (a–b 4 : 1, c–d 300 : 1, f 900 : 1, g 150 : 1)

Gametangienbildung sehr dünn und durchsichtig und enthält nur eine stark verminderte Zahl an Kernen und Plastiden. Nach der explosionsartigen Entlassung der Gameten, die schon in der Einleitung geschildert wurde, erscheint die *Halicystis* im Bereich der entleerten Gametangien nahezu klar durchsichtig. Nach dem Umsetzen in frische Nährlösung vermehren sich die wenigen verbleibenden Kerne sowie die Plastiden und das Plasma sehr schnell, so daß schon vor Ablauf von zwei Wochen wieder neue Gametangien angelegt werden können.

Bei der Entlassung der Gameten gibt es zuweilen „Unfälle“: Die Gametangien werden häufig verletzt, so daß Schwärmer in die Vakuole eindringen und dort einige Zeit aktiv herumschwimmen. Oftmals werden einzelne Gametangien gar nicht entleert und wieder zurückgebildet, oder sie lösen sich, wie auch KORNMANN (1938) beobachtete, als Ganzes ab und sinken an die tiefste Stelle der Vakuole, wo sie nur sehr langsam zurückgebildet werden oder auch zur Degeneration der Zelle führen.

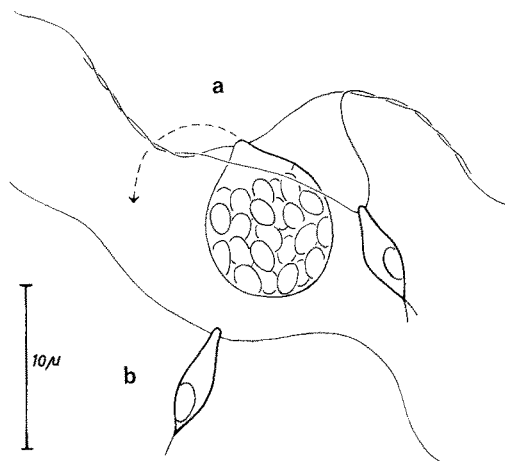


Abb. 9: Gameten a bei der Kopulation, Bewegung des Weibchens rotierend in Pfeilrichtung, das Männchen neben sich herziehend. b männlicher Gamet mit einer einfachen Schwanzborste, die bei demjenigen in a gegabelt ist. Als Zellinhalt sind nur die Plastiden dargestellt. (Nach Lebendbeobachtungen und anschließender Jod-Seewasser-Fixierung)

Die G a m e t e n wurden schon mehrfach beschrieben (KUCKUCK 1907, HOLLENBERG 1935, KORNMANN 1938). Die männlichen Gameten besitzen bei meinem Material fast alle einen borstenförmigen Fortsatz, der auch gespalten sein kann (Abb. 9). Solche „geschwänzten Schwärmer“ sind bei Grünalgen keine Seltenheit (KORNMANN 1961 u. 1962, NEUMANN 1969). Eine Erklärung scheint es dafür bisher noch nicht zu geben. In einem halb ausgetrockneten Präparat von lebenden Schwärmern fiel mir auf, daß sich diese Borsten durch den Zellkörper bis zum Geißelpol wie eine Skelettachse fortsetzen, an der das geschrumpfte Plasma der Zelle hing. Da bei den männlichen Gameten der Kern am Geißelpol liegt, könnte man an einen überdauernden Spindelrest der letzten Mitose denken. In elektronenoptischen Schnittbildern von männlichen Gameten (KOWALLIK & NEUMANN, unveröffentlicht) sind durch die Zelle verlaufende Bündel von

Microtubuli zu sehen, die diese Vermutung stützen (vgl. dazu BAJER 1968). Die gleiche Struktur zeigt eine Spindelbrücke zwischen geteilten Erythroblasten, die von FAWCETT (1966) dargestellt wurde.

Kopulierende Gameten treffen nach der Beschreibung HOLLENBERGS (1935) an den Geißelpolen zusammen; das Männchen legt sich dann zur Verschmelzung seitlich an das Weibchen. Meine Beobachtungen weichen etwas davon ab (Abb. 9a): Die Gameten gelangen durchaus nicht immer an den Geißelpolen zuerst in Kontakt. Das Wesentliche scheint zunächst vielmehr der Kontakt mit den Geißeln zu sein. Das rotierende Weibchen verfängt seine Geißeln mit denen des herannahenden Männchens und schleppt dieses dann hinter sich oder neben sich her, ohne einen Augenblick in seiner Bewegung einzuhalten. Dabei verwickeln sich die Geißeln immer stärker umeinander, so daß das Männchen näher an das Weibchen heranrückt, bis es diesem seitlich anliegt und schließlich mit ihm verschmilzt. Die zweikernige Zygote, die Karyogamie und die einkernige Zygote sind nach fixiertem Material in Abbildung 5u–w dargestellt.

Die Zygoten schwellen etwas an und keimen unmittelbar unter fortgesetzter Kernteilung (Abb. 7b–d). Eine Zellulosewand wird erst allmählich erkennbar. Aus dem Keimling entwickelt sich ein Sporophyt, der bereits nach drei Wochen die ersten Sporangien bilden kann (vgl. KORNMANN 1938).

*Derbesia tenuissima* – aus den Zygoten von *Halicystis parvula* entstanden, die ich im Herbst 1967 in Ischia gesammelt habe – zeigt cytologisch keine Abweichungen von *Derbesia marina*. Sie besitzt die gleiche Chromosomenzahl, und die Sporen entwickeln sich in gleicher Weise. Auch äußerlich unterscheiden sich die beiden Arten nur in der Form der Sporangien, die bei *Derbesia marina* birnförmig, bei *Derbesia tenuissima* dagegen eiförmig, d. h. an der Basis breiter sind. (Zur weiteren Unterscheidung der beiden Arten s. FELDMANN 1952.) *Halicystis parvula* trägt ihren Namen zu Unrecht, denn sie erreicht in der Kultur die gleiche Form und Größe wie *Halicystis ovalis*, nämlich bis zu 15 mm im Durchmesser (nach FELDMANN 1937: 5 mm; ZIEGLER-PAGE & KINGSBURY 1968: 10 mm). Sie unterscheidet sich jedoch in der Form ihrer Gametangien, die nicht bandförmig, sondern auch bei großen Exemplaren flächig gelappt sind und eine lineare Anordnung der Poren zeigen.

KORNMANN (1966) berichtete über eine erbliche Variante von *Derbesia marina*, die als einzelne Pflanze zwischen Hunderten von Gametophyten aufgetreten war. Aus ihren Sporen entstand keine *Halicystis*-Generation, sondern gleich wieder ein Sporophyt. Der Autor stellte mir freundlicherweise etwas Material dieser Variante für eine karyologische Untersuchung zur Verfügung. Dabei zeigte sich, daß die vegetativen Kerne dieses Sporophyten kleiner sind als die der normalen *Derbesia marina* und nur die halbe Chromosomenzahl besitzen. In den Sporangien erfolgt keine Reduktionsteilung. An eine Mitose, die der zweiten meiotischen Teilung entsprechen dürfte, schließt die normale Entwicklung der Zoosporen an, wie sie in dieser Arbeit beschrieben wurde. Es handelt sich hier also um einen haploiden Sporophyten.

KÖHLER (1957) und ZIEGLER & KINGSBURY (1964) erhielten in Einzelkulturen weiblicher *Halicystis parvula* ebenfalls Sporophyten, aus deren Sporen sich jedoch nach den Aussagen letzterer Autoren wieder eine *Halicystis*-Generation entwickelte.

## DISKUSSION

Die Literatur über *Derbesia* und *Halicystis* wurde jeweils schon im Zusammenhang mit den Ergebnissen erwähnt und zum Teil auch erörtert. Hier scheint es mir zunächst angebracht, die Unterschiede der Sporenentwicklung bei *Derbesia marina* und *Derbesia lamourouxii* nach den Ergebnissen von DAVIS (1908) herauszustellen. Es sei daran erinnert, daß die *Derbesia lamourouxii* wahrscheinlich nicht mit einem Gametophyten im Generationswechsel steht. Dieser Unterschied wird unerheblich angesichts der Tatsache, daß auch *Derbesia marina* eine Variante ohne *Halicystis*-Generation bilden kann (KORNMANN 1966). *Derbesia lamourouxii* könnte ihre Entwicklung ebenso von einem unbekanntem Gametophyten gelöst haben (FELDMANN 1952). Da hiermit die geschlechtliche Phase ausfällt, ist es verständlich, daß DAVIS in den Sporangien dieser *Derbesia* keine Meiosis gefunden hat, ebenso wie auch bei der *Derbesia marina* „Variante KORNMANN“ keine Meiosis zu finden ist.

Abgesehen von der fehlenden Meiosis bei *Derbesia lamourouxii* bestehen noch weitere Unterschiede in der Sporenentwicklung der beiden Arten. DAVIS schreibt, daß mehrere tausend Kerne in das sich entwickelnde Sporangium eindringen. Bei *Derbesia marina* sind es zunächst nur einige Dutzend, die sich allerdings noch im Sporangium vermehren. Ihre Anzahl liegt schließlich aber kaum über hundert.

Die Abtrennung des Sporangiums vom Plasma des Thallus geschieht bei beiden Arten vor der Differenzierung der Sporenkerne, bei *Derbesia lamourouxii* durch eine einfache, bei *Derbesia marina* durch eine doppelte Querwand (vgl. MIRANDE 1913).

Die Differenzierung der Sporenkerne ist, wie DAVIS schreibt, schwierig zu verstehen. BERTHOLDS Erklärung (BERTHOLD 1881, zitiert nach DAVIS 1908), nach der diese großen Kerne durch Verschmelzung zahlreicher Kerne des Sporangiums entstehen sollen, wurde bereits durch DAVIS widerlegt. Naheliegender Vergleich mit der Oogenese bei *Saprolegnia*, *Peronospora* und *Vaucheria*, wo die Oogonien zu Beginn ihrer Entwicklung ebenfalls mit Kernen überladen sind, die bis auf einen oder wenige degenerieren. Diese Kerne kann man, wie DAVIS meint, als phylogenetisches Relikt aus einer Zeit auffassen, als diese Organe viel mehr reproduktive Zellen entwickelten als gegenwärtig. Das Material der resorbierten Kerne wird bei *Derbesia* offensichtlich bei der Sporenbildung verwertet, denn es bleibt kein Restkörper neben den Sporen zurück. Damit käme den überzähligen Kernen eine wichtige Funktion zu. Es sei daran erinnert, daß die Sporangien in diesem Stadium schon vom Cytoplasma des Mutterthallus isoliert sind (vgl. p. 362).

Die Basalringe entstehen bei *Derbesia lamourouxii* erst nach der Furchung des Plasmas, jeweils unter der Sporenmembran und angeblich nicht unmittelbar am Kern wie bei *Derbesia marina* (Abb. 5h, i). Wie DAVIS beschreibt, nähert sich der Kern der Sporenmembran und bildet eine trichterförmige Anordnung von Plasmasträngen, in denen Granulae vom Kern an die Sporenmembran wandern, wo der Geißelring entsteht. Dieses Bild würde dem napfförmigen Stadium des primären Sporenkerns bei *Derbesia marina* entsprechen, wo sich der Geißelring vom Kern ablöst und dann ebenfalls noch einige Zeit durch Plasmastränge mit dem Kern in Verbindung bleibt. Es könnte allerdings auch sein, daß DAVIS dieses napfförmige Stadium mit der Loslösung des Geißelringes unmittelbar vom Kern nicht gesehen hat, da er mit Schnittpräparaten



vermutlich keine so umfangreiche Ausbeute erzielen konnte, wie sie für eine lückenlose Darstellung der Entwicklung notwendig ist. Denn auch bei den Schwärmern von *Oedogonium* wird der Geißelring nach der Beschreibung KRETSCHMERS (1930) ebenso wie bei *Derbesia marina* am Rande einer „kraterförmigen Einbuchtung“ des Kernes gebildet, wo er sich schließlich abhebt und nach Erweiterung seines Umfanges ebenfalls in einen Doppelring spaltet. Weitere Übereinstimmungen in der Struktur des Geißelringes der äußerlich so sehr ähnlichen Schwärmstadien von *Derbesia* und *Oedogonium* müssen durch eine elektronenoptische Untersuchung geklärt werden, wie sie HOFFMANN & MANTON (1962, 1963) bei *Oedogonium* bereits durchgeführt haben.

Bei *Derbesia lamourouxii* entsteht der Blepharoplast ebenso wie bei *Oedogonium* an der Sporenmembran. Der Kern rückt im Sporangium von *Oedogonium* ganz an die Wand heran und berührt mit seinem Kraterrand die Plasmamembran. Dagegen liegen die Geißelringe bei *Derbesia marina* nach ihrer Loslösung vom Kern zunächst frei im Plasma, bis die Sporenmembran gebildet wird. Man kann hier also keineswegs wie ältere Autoren von einer „plasmodermalen“ Bildung des Blepharoplasten sprechen (STRASBURGER 1900, p. 185 ff.; SHARP 1943, p. 157). Aber auch für einen „centrosomalen“ Ursprung des Blepharoplasten gibt es keinen Hinweis. DAVIS hat zwar an den Polen der Mitosespindeln ein Centrosom beobachtet, für dessen Zusammenhang mit der Geißelringbildung sieht aber auch er keinen Anhaltspunkt; es sei denn, man könnte nachweisen, daß es sich bei den Granulae, die, wie auch KRETSCHMER (1930) bei *Oedogonium* beschreibt, an der Oberfläche des Kernes erscheinen und den Blepharoplasten aufbauen, um Abkömmlinge des Centrosoms handelt. Meine Methode (Methanol-Ameisensäure-Fixierung und Totalpräparate) ist für den Nachweis von Centrosomen nicht geeignet. Angesichts der Tatsache, daß sich der primäre Sporenkern von *Derbesia marina* in Gegenwart eines voll ausgebildeten Blepharoplasten mehrmals teilt, kann man annehmen, daß zumindest im vielkernigen Stadium der Sporen kein Zusammenhang mehr zwischen dem Bewegungsapparat und den Kernen bzw. einem Centrosom besteht. Die reifen Sporen der *Derbesia lamourouxii* bleiben im Gegensatz zu denen von *Derbesia marina* einkernig, d. h. sie behalten den großen primären Kern. Die Teilung dieses Kernes, die sich bei *Derbesia marina* bereits in den Zoosporen innerhalb der Sporangien mehrfach vollzieht, beginnt bei *Derbesia lamourouxii* wahrscheinlich erst mit der Keimung.

Über die *Halicystis*-Generation bringen die Ergebnisse dieser Arbeit größtenteils eine Übereinstimmung mit vorangegangenen Untersuchungen von KUCKUCK (1907), HOLLENBERG (1935 und 1936), KORNEMANN (1938), ABELARD & FELDMANN (1958) und ZIEGLER-PAGE & KINGSBURY (1964, 1968). Die drei jüngsten Arbeiten haben allerdings *Halicystis parvula* zum Gegenstand. Hier wäre also die annähernde Übereinstimmung der beiden *Halicystis*-Arten bemerkenswert, vor allem in der periodischen Wiederholung der Fertilisierung. Die Befunde von ABELARD & FELDMANN an *Halicystis parvula*, die sich mit meinen an *Halicystis ovalis* decken, zeigen eine Übereinstimmung der Perioden mit dem lunarperiodischen beziehungsweise Gezeiten-Zyklus, was schon HOLLENBERG (1936) am natürlichen Standort und in Kultur nachgewiesen hat. Eine Abhängigkeit von derartigen Außenbedingungen scheint jedoch nicht zu bestehen, da sie im Kultorexperiment ausgeschaltet sind. Es müßte sich folglich um einen endogenen

Rhythmus handeln, der allenfalls, phylogenetisch gesehen, unter dem Einfluß der Außenbedingungen durch Selektion entstanden ist (vgl. HOLLENBERG 1936).

ZIEGLER-PAGE & KINGSBURY (1968) haben die periodische Gametangienbildung an *Halicystis parvula* eingehend untersucht. Sie erhielten bei ihrem Material eine erhebliche Verkürzung der Intervalle (bis auf zwei Tage, durchschnittlich vier bis fünf). Dies bedeutet jedoch lediglich eine Beschleunigung desselben Prozesses und läßt ebenso wenig auf einen ursächlichen Zusammenhang mit Umweltfaktoren schließen. Der Wechsel des Mediums scheint nach den Erfahrungen aller Autoren – ebenso wie ein tagesperiodischer oder auch nur vorübergehender Temperaturwechsel, nach ZIEGLER-PAGE & KINGSBURY – als Zeitgeber für den Start einer neuen Fertilisierungsphase zu wirken. Durch diese Faktoren kann nach ZIEGLER-PAGE & KINGSBURY die Synchronisation der Gametangienentwicklung innerhalb einer Population in der nächstfolgenden Phase verschoben werden. Die verschiedenen Individuen spielen sich jedoch anschließend wieder auf einen einheitlichen Rhythmus ein. Daraus könnte man auf eine gegenseitige Beeinflussung durch Ausscheidung irgendwelcher Substanzen schließen. Dagegen spricht allerdings die Tatsache, daß die Individuen einer Population unter gleichen Bedingungen auch in verschiedenen Kulturschalen völlig synchron ihre Gametangien entwickeln. Die Zusammensetzung des Mediums beeinflusst die Gametangienentwicklung nur quantitativ (vgl. p. 366). Ein älteres, erschöpftes Medium wirkt hemmend, ebenso niedrige Temperaturen. Die synchrone Entlassung der Gameten zu Beginn der Lichtperiode wird im Dauerlicht asynchron (ZIEGLER-PAGE & KINGSBURY 1968). Hier hat also der Licht-Dunkel-Wechsel eine steuernde Funktion. Diese Befunde weisen auf eine komplexe Natur des Fertilisierungsprozesses von *Halicystis* hin und lassen noch keine eindeutigen Schlüsse zu<sup>1</sup>.

Die Polarität der *Halicystis* ist am natürlichen Standort durch Einsenken des Rhizoids in das Substrat fixiert. HOLLENBERG (1935), der nur Material aus der Natur untersucht hat, berichtet, daß die Gametangien am substratfernen Pol gebildet werden und daß dabei die Plasmaströme vom Rhizoid bis zum oberen Pol verlaufen. In der Kultur ist an großen Exemplaren oft nicht einmal mehr ein Rest des Rhizoids als Hinweis auf eine morphologische Polarität zu erkennen. Da die Blasen in der flachen Kulturschale keine fixierte Lage haben, entstehen auch die Gametangien nicht an einem sichtbar bevorzugten Pol.

Die Kopulation der Gameten scheint im Prinzip ähnlich zu verlaufen wie bei *Bryopsis hypnoides* (NEUMANN 1969), nämlich durch seitliche Verschmelzung. Bei beiden ist die Zygote schließlich zweigeißelig. Während ich bei *Bryopsis* den Eindruck hatte, daß das Männchen die Geißeln verliert, wie SMITH (1955) von *Codium* berichtet (desgl. OLTMANN 1922), kann ich von den *Halicystis*-Gameten mit Sicherheit sagen, daß sich ihre Geißeln paarweise umwickeln (Abb. 9a) und schließlich nur noch als ein Paar an der Zygote sichtbar sind, wie KÖHLER (1956) und KORNMAN (persönliche Mitteilung) bei *Chaetomorpha* beobachteten. Die Geißeln der Zygote von *Halicystis* zeigen deutliche Knoten, die durch die paarweise Verwicklung der Gametengeißeln

<sup>1</sup> ZIEGLER-PAGE & SWEENEY (1968) haben inzwischen für *Halicystis parvula* den experimentellen Nachweis erbracht, daß die Gametangienbildung tatsächlich einem endogenen Rhythmus unterliegt.

entstanden sind. Einen derartigen Hinweis geben die Zygoten-Geißeln von *Bryopsis* nicht.

#### ZUSAMMENFASSUNG

1. Im Vordergrund vorliegender Untersuchungen steht die Klärung der Sporenentwicklung von *Derbesia marina*.
2. In die Sporangienanlagen treten aus dem Thallus zahlreiche Kerne ein, die sich noch teilen, schließlich aber die Anzahl von hundert nicht überschreiten.
3. Wenn ein Sporangium etwa seine Endgröße erreicht hat, durchläuft ein Teil der Kerne (15–40) synchron die Meiosis, in der  $2n = 16$  Chromosomen zu erkennen sind.
4. Erst nach der Meiosis wird das Sporangium durch eine Doppelwand vom Plasma des Thallus getrennt.
5. Die zur Sporenbildung determinierten Kerne schwellen stark an und verteilen sich in gleichen Abständen an der Peripherie des Sporangiums. Ihre Zahl liegt in der Größenordnung der meiotischen Prophasekerne. Die übrigen Kerne sowie die vegetativen Kerne werden resorbiert.
6. Noch vor Bildung der Sporenmembran entstehen die ringförmigen Blepharoplasten, und zwar unmittelbar am Rande einer napfförmigen Eindellung des Sporenkerns. Sie lösen sich vom Kern, nehmen an Umfang zu und erscheinen schließlich als Doppelringe, deren Struktur sich lichtoptisch noch weiter auflösen läßt.
7. Der primäre Sporenkern teilt sich anschließend in einer großen Spindel. Nach weiteren Mitosen besitzt jede Spore schon innerhalb des Sporangiums etwa 10 bis 12 kleinere Kerne.
8. Die Untersuchungen an der *Halicystis*-Generation bestätigten weitgehend die Angaben in der Literatur, insbesondere auch über *Halicystis parvula*.
9. Die männlichen Gameten besitzen einen borstenförmigen Fortsatz, der nach unpublizierten elektronenoptischen Befunden wahrscheinlich aus einem überdauernden Spindelrest besteht.
10. Die Lebendbeobachtung der Kopulation brachte ein von älteren Darstellungen abweichendes Ergebnis.
11. *Derbesia tenuissima* zeigt cytologisch keine Abweichungen von *Derbesia marina* und besitzt die gleiche Chromosomenzahl.
12. Eine von KORNMANN (1966) isolierte Variante von *Derbesia marina* ohne *Halicystis*-Generation erwies sich als haploid. Bei ihrer Sporenentwicklung erfolgt keine Meiosis.
13. Die Unterschiede der Sporenentwicklung bei *Derbesia marina* und *Derbesia lamourouxii* nach den Ergebnissen von DAVIS (1908) werden diskutiert und die Entstehung des Basalringes der Geißeln mit der bei *Oedogonium* verglichen.

*Danksagungen.* Herrn Dr. KORNMANN, Helgoland, der mir das Untersuchungsmaterial zur Verfügung stellte, sowie Herrn Professor VON STOSCH danke ich für die Anregung zu dieser Arbeit und für hilfreiche Diskussionen. Fräulein G. THEIL danke ich für Ihre Unterstützung bei der praktischen Arbeit mit den Kulturen.

## ZITIERTE LITERATUR

- ABELARD, C. & FELDMANN, J., 1958. Influence de la température sur la formation des gamètes d'*Halicystis parvula* SCHMITZ. *Bull. Soc. phycol. Fr.* **4**, 10–11.
- BAJER, A., 1968. Behavior and fine structure of spindle fibers during mitosis in endosperm. *Chromosoma* **25**, 249–281.
- DAVIS, B. M., 1908. Spore formation in *Derbesia*. *Ann. Bot.* **22**, 1–20.
- FAWCETT, DON W., 1966. An atlas of fine structure. The cell, its organelles and inclusions. W. B. Saunders & Co., Philadelphia, Pa.
- FELDMANN, J., 1950. Sur l'existence d'une alternance de génération entre l'*Halicystis parvula* SCHMITZ et le *Derbesia tenuissima* (DE NOT.) CRN. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris* **230**, 322–323.
- 1952. Les cycles de reproduction des algues et leurs rapports avec la phylogénie. *Revue Cytol. Biol. vég.* **13**, 1–49.
- HOFFMAN, L. & MANTON, I., 1962. Observations on the fine structure of the zoospore of *Oedogonium cardiacum* with special reference to the flagellar apparatus. *J. exp. Bot.* **13**, 443–449.
- — 1963. Observations on the fine structure of *Oedogonium*. II. The spermatozoid of *Oedogonium cardiacum*. *Am. J. Bot.* **50**, 455–463.
- HOLLENBERG, G. J., 1935. A study of *Halicystis ovalis*. I. Morphology and reproduction. *Am. J. Bot.* **22**, 782–812.
- 1936. A study of *Halicystis ovalis*. II. Periodicity in the formation of gametes. *Am. J. Bot.* **23**, 1–3.
- HUSTEDE, H., 1964. Entwicklungsphysiologische Untersuchungen über den Generationswechsel zwischen *Derbesia neglecta* BERTH. und *Bryopsis balymeniae* BERTH. *Botanica mar.* **6**, 134–142.
- KÖHLER, K., 1957. Über den Generationswechsel *Halicystis-Derbesia* im Golf von Neapel. *Pubbl. Staz. zool. Napoli* **30**, 342–346.
- KORNMANN, P., 1938. Zur Entwicklungsgeschichte von *Derbesia* und *Halicystis*. *Planta* **28**, 464–470.
- 1961. Über *Codiolum* und *Urospora*. *Helgoländer wiss. Meeresunters.* **8**, 42–57.
- 1966. Eine erbliche Variante von *Derbesia marina*. *Naturwissenschaften* **53**, 161.
- & SAHLING, P. H., 1962. Zur Taxonomie und Entwicklung der *Monostroma*-Arten von Helgoland. *Helgoländer wiss. Meeresunters.* **8**, 302–320.
- KRETSCHMER, H., 1930. Beiträge zur Cytologie von *Oedogonium*. *Archiv Protistenk.* **71**, 101–138.
- KUCKUCK, P., 1907. Über den Bau und die Fortpflanzung von *Halicystis* ARESCHONG und *Valonia* GINNANI. *Bot. Ztg* **65**, 139–185.
- MIRANDE, R., 1913. Recherches sur la composition chimique de la membrane et le morcellement du thalle chez les *Siphonales*. *Annls Sci. nat. (Bot.) Sér. 9*, **18**, 147–264.
- NEUMANN, K., 1967. Der Ort der Meiosis und die Sporenbildung bei der siphonalen Grünalge *Derbesia marina*. *Naturwissenschaften* **54**, 121.
- 1969. Protonema mit Riesenkern bei der siphonalen Grünalge *Bryopsis hypnoides* und weitere cytologische Befunde. *Helgoländer wiss. Meeresunters.* **19**, 45–57.
- OLTMANN, F., 1922. Morphologie und Biologie der Algen. G. Fischer, Jena, **1**, 1–459.
- SHARP, L. W., 1943. Fundamentals of cytology. McGraw-Hill, New York, 270 pp.
- SMITH, G. M., 1955. Cryptogamic botany. 2nd ed. Vol. 1. Algae and fungi. McGraw-Hill, New York, 564 pp.
- STOSCH, H. A. VON, 1952. Die Verwendung von Chloralhydrat oder Phenol zur Aufhellung und von Phenol-Balsam als Einschlußmittel für Essigkarminpräparate. *Züchter* **22**, 269–272.
- STRASBURGER, E., 1900. Über Reduktionsteilung, Spindelbildung, Centrosomen und Cilienbildner im Pflanzenreich. Histologische Beiträge. VI. G. Fischer, Jena.
- ZIEGLER, J. R. & KINGSBURY, J. M., 1964. Cultural studies on the marine green alga *Halicystis parvula* – *Derbesia tenuissima*. I. Normal and abnormal sexual and asexual reproduction. *Phycologia* **4**, 105–116.

- ZIEGLER-PAGE, J. & KINGSBURY, J. M., 1968. Culture studies on the marine green alga *Halicystis parvula* – *Derbesia tenuissima*. II. Synchrony and periodicity in gamete formation and release. *Am. J. Bot.* **55**, 1–11.
- & SWEENEY, J. B. M., 1968. Culture studies on the marine green alga *Halicystis parvula* – *Derbesia tenuissima*. III. Control formation by an endogenous rhythm. *J. phycol.* **4**, 253–260.

Anschrift des Autors: Dr. K. NEUMANN  
282 Bremen-Lesum  
Hesterkamp 5