

Zur Morphologie und Entwicklung von *Percursaria percura*¹⁾

Von Peter Kornmann

Aus der Biologischen Anstalt Helgoland, List auf Sylt,
in der Bundesforschungsanstalt für Fischerei
(Mit 7 Abbildungen im Text)

Einleitung

Verworren wie die äußere Erscheinung ihrer Fadenknäuel blieb lange Zeit auch die Nomenklatur und systematische Abgrenzung von *Percursaria*, obwohl bereits REINBOLD (1893) alle Unklarheiten beseitigt hat. Eine ausführliche historische Darstellung erübrigt sich daher. 1817 erkannte C. AGARDH den zweireihigen Thallus als das besondere Merkmal von *Conferva percura* und BORY (1823, 1828) gründete auf diese Art die Gattung *Percursaria*. J. G. AGARDH (1842, 1882/83) nahm in seine *Enteromorpha percura* auch Formen mit vierreihigem Thallus auf, die REINBOLD (1893) als *Enteromorpha torta* (Mert.) Reinb. abtrennte. 1883 hatte KJELLMAN mit seinem neuen Namen *Diplonema* erneut auf das bezeichnende Merkmal der Alge hingewiesen; er lehnte die Benutzung von BORYS Gattungsnamen aus nomenklatorischen Gründen ab, worin ihm auch REINBOLD folgte.

VON PAPENFUSS (1950) wurde *Percursaria* Bory (1823) als beizubehaltender Name gegen *Percursaria* Bonnem. (1822) vorgeschlagen, eine Gattung, die sich auf *Scytonema compactum* C. Ag. (1812) = *Dichothrix compacta* Born. et Flah. (1886) gründet.

Percursaria ist eine weitverbreitete Alge des borealarktischen Florenelements (Zusammenstellung bei LEVRING 1940), die aber nach den vorliegenden Angaben nicht in größeren Mengen auftritt. Sie findet sich sowohl im Meerwasser als auch in dem nur schwach salzhaltigen Wasser der mittleren Ostsee und im Rigaischen Meerbusen. Auch an salzhaltigen Stellen des Binnenlandes kommt die Alge vor (HEERING 1914), wie sie auch hohe Konzentrationen in Salzsümpfen verträgt (HAMEL 1931).

Im Königshafen bei List/Sylt, einer flachen Bucht des Wattenmeeres, findet man *Percursaria* zerstreut im obersten Litoral, meist zusammen mit *Enteromorpha torta*. Mit treibenden Algenwatten, die sich bei bewegtem Wasser von dem Schlickboden loslösen, wird die Alge im ganzen Gebiet verbreitet. In größeren Mengen und oftmals nahezu reinen Beständen kommt *Percursaria* in

¹⁾ Erweiterte Darstellung eines auf dem 8. Intern. Botaniker-Kongreß in Paris gehaltenen Vortrags (KORNMANN 1954).

einem Brackwasserbecken bei Rantum/Sylt vor, das vom Seewasserzufluß abgeschnitten ist und allmählich aussüßt. Der Salzgehalt lag im Herbst 1950, als die Alge dort gesammelt wurde, bei 15 ‰.

Morphologie und Thallusentwicklung

Der Thallus erscheint als ein Band von zwei miteinander verwachsenen Zellreihen oder als einreihiger Faden, je nachdem, ob er sich von der Fläche oder von der Seite darbietet (Abb. 1 A, C). Der Querschnitt zeigt die beiden

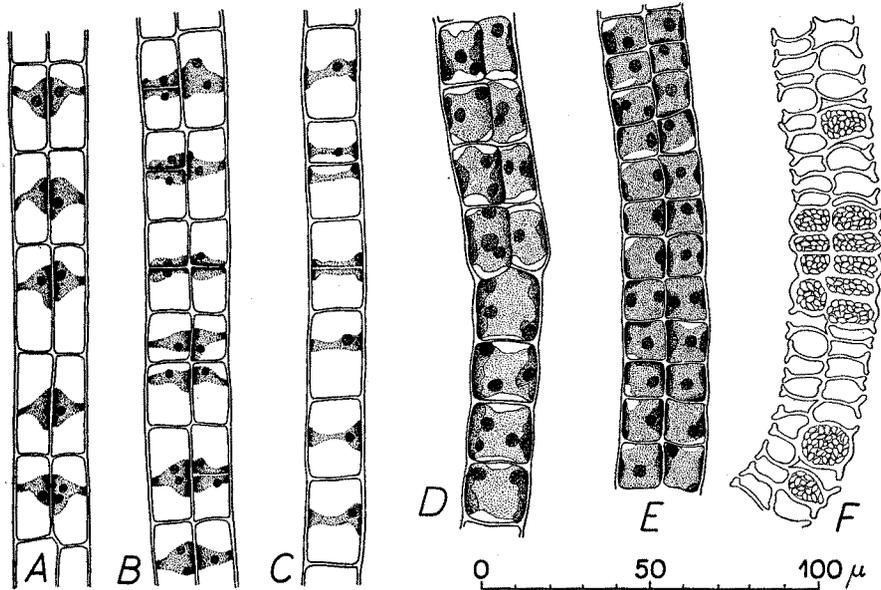
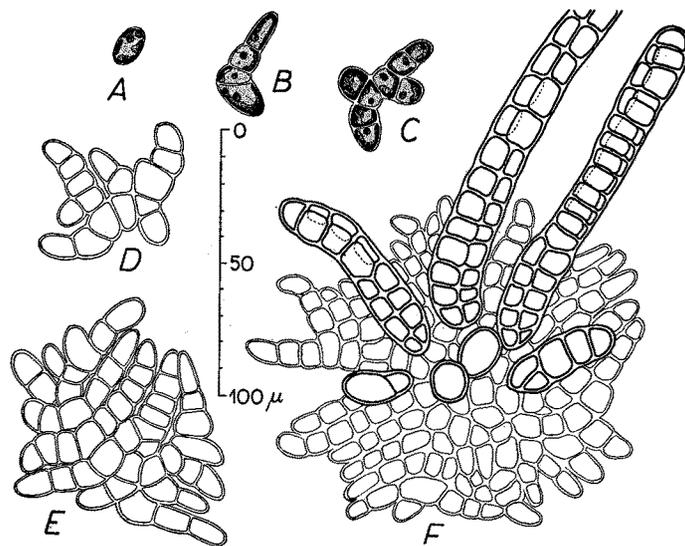


Abb. 1. *Percursaria percursa* (Ag.) Bory

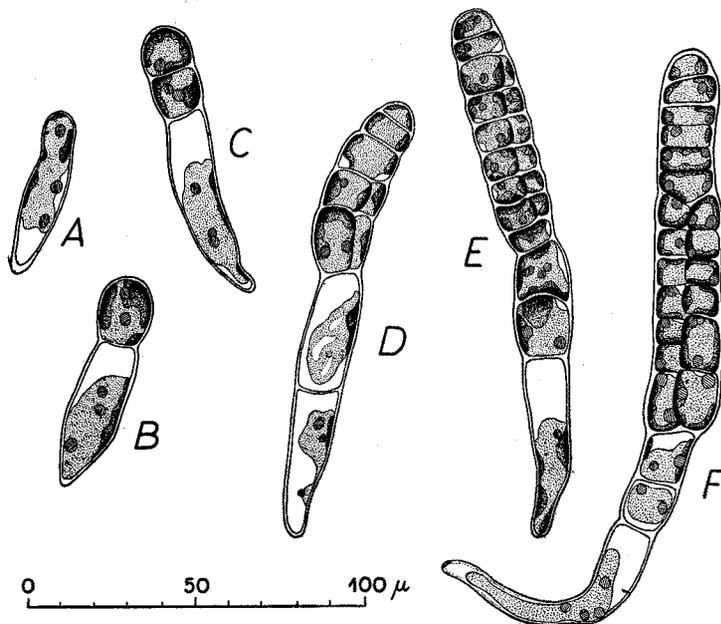
A—C Fäden vom natürlichen Standort. Die langgestreckten Zellen enthalten einen schmalen bandförmigen Chromatophor. A, B von der Fläche, C von der Kante gesehen, in B und C Zellen in Teilung. D—E Fäden aus Kultur. Der Chromatophor füllt die Zellen nahezu aus. D Fadenstück mit Versetzung der Symmetrieebene. F Fertiler Faden, die meisten Sporangien bereits entleert.

abgerundeten Zellen, die in einer mittleren ebenen Wand miteinander verwachsen sind. Die gleiche Probe konnte Fäden zwischen 22 und 31 μ Breite enthalten. Die Länge der Zellen ist sehr unterschiedlich in Abhängigkeit von der Streckung nach der voraufgegangenen Teilung. Sie liegt bei dem im Freien gesammelten Material zwischen dem 1- und 3 $\frac{1}{2}$ fachen der Breite (Abb. 1 B). In den Kulturen bleiben die Zellen im allgemeinen kürzer, hier sind sie oft ebenso oder nur halb so lang wie breit (Abb. 1 E).

Der Chromatophor ist bei dem am natürlichen Standort gewachsenen Material meist nur ein schmaler Ring, der sich an der Innenwand der Zelle etwas verbreitert (Abb. 1 A). Solche Fäden sind infolgedessen nur hellgrün gefärbt. Sie werden aber in Kultur schon nach zwei Tagen kräftig grün; der Chromatophor kleidet dann die kürzeren Zellen nahezu vollständig aus (Abb. 1 D, E). Gewöhnlich sind 2—3 Pyrenoide vorhanden, mitunter auch vier oder nur einer.

Abb. 2. *Percursaria percura* (Ag.) Bory

Entwicklung. Auf der aus verzweigten Fäden zusammengeschlossenen Basalscheibe erheben sich die mit Scheitelzelle wachsenden aufrechten Fäden.

Abb. 3. *Percursaria percura* (Ag.) Bory

Entwicklung ohne Basalscheibenstadium. Der Keimling teilt sich in eine Rhizoid- und eine Fadenzelle.

Bis in die jüngste Literatur finden sich Angaben über das Vorkommen 1—4reihiger Fäden bei *Percursaria* (z. B. KYLIN 1949), ohne daß dafür Belege gebracht werden, sie dürften daher auf der Übernahme älterer Befunde beruhen. Verwechslungen und Irrtümer waren leicht möglich, weil die Alge oftmals mit *Rhizoclonium* und *Enteromorpha torta* vermischt wächst. Einreihige

Zellfäden, die sich später ganz oder nur streckenweise zu Doppelfäden entwickeln sollen (NEWTON 1931), habe ich in meinen Kulturen niemals beobachtet. Die Entstehung des Doppelfadens konnte an der sich entwickelnden Alge leicht und sehr einfach geklärt werden.

Bei der Keimung der zur Ruhe gekommenen Schwärmer — Zoosporen wie auch unverschmolzener Gameten — entsteht im allgemeinen eine Zellscheibe (Abb. 2 A—E), aus deren zentralen Zellen sich bald aufrechte Fäden in wechselnder Anzahl erheben und mittels Scheitelzelle wachsen. In ähnlicher Weise entwickelt sich auch *Enteromorpha minima* (BLIDING 1938). Häufig verläuft die Entwicklung aber auch abweichend, indem bereits nach der ersten Teilung der keimenden Spore eine Differenzierung in einen Faden- und einen Rhizoidteil

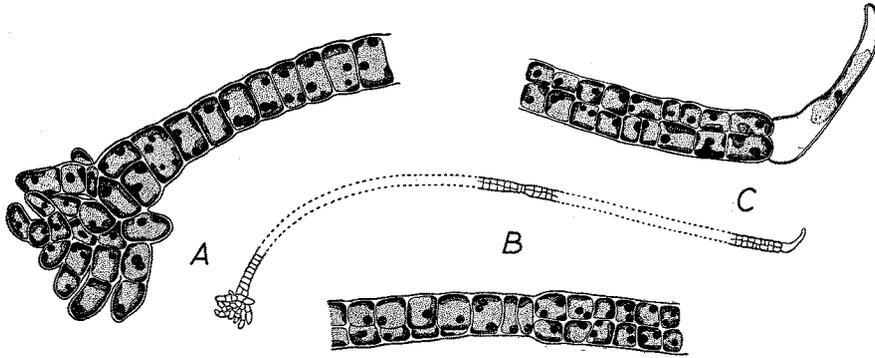


Abb. 4. *Percursaria percursa* (Ag.) Bory

Junger Faden, dessen ehemalige Scheitelzelle zu einem Rhizoid ausgewachsen ist. A Basalteil, B Mittelabschnitt mit Versetzung der Symmetrieebene, C Spitze mit Rhizoid.

erfolgt (Abb. 3 B). Die helle und große Rhizoidzelle unterscheidet sich auffallend von der kleineren Fadenzelle mit ihrem dichteren Chromatophor, die zur Scheitelzelle des Fadens wird. Die abgegliederten Segmente erfahren schon sehr früh eine Längsteilung, so daß es praktisch überhaupt nicht zur Ausbildung eines einreihigen Fadenabschnittes kommt (Abb. 3 D, E). Die Richtung der Längswand wird in dem jüngsten Segment mitunter versetzt, oftmals im Winkel von 90°. Da bei den folgenden interkalaren Teilungen die ursprüngliche Teilungsebene beibehalten wird, trifft man bereits in ganz jungen Fäden nicht selten auf eine sprunghafte Versetzung der Teilungsebene (Abb. 3 F).

Die Scheitelzelle stellt ihre Tätigkeit frühzeitig ein und wächst besonders bei Berührung mit dem Substrat zu einem Rhizoid aus (Abb. 4 C). Der nunmehr an beiden Enden angeheftete Thallus verlängert sich durch interkalare Teilungen weiter, so daß die verworrenen Watten doppelreihiger Fäden entstehen. Einzelne Fadenzellen können zu Rhizoiden auswachsen, diese bleiben meist einzellig oder teilen sich mitunter durch einige Querwände. Verzweigungen findet man an ausgewachsenen Pflanzen sehr selten, etwas häufiger dagegen an ganz jungen Pflanzen. Seitliche Verzweigung aus einer Thalluszelle wurde nur bei der Regeneration aus überständigen Fäden beobachtet (Abb. 5 D), bei normal sich entwickelnden Pflanzen dürfte die gelegentliche Längsteilung der Scheitelzelle die Ursache einer Verzweigung sein.

Die bereits bei der Keimlingsentwicklung beschriebene Versetzung der Symmetrieebene wird auch nicht selten in den älteren Thalli beobachtet. HÜLS-

BRUCH (1937) schließt daraus auf das Vorkommen einreihiger Fadenabschnitte, in deren Zellen die Ebene der Längsteilung gegeneinander versetzt wird. Dieser Schluß ist aber nicht zwingend. Wenn in einem älteren Thallus ganz kurze Abschnitte mit versetzter Teilungsebene angetroffen werden, so können sie nur unmittelbar in dem zweireihigen Faden entstanden sein. Als Ursache wurden Unregelmäßigkeiten bei der Zellteilung erkannt, wie sie in Abb. 6 dargestellt sind. Im allgemeinen erfolgen die Zellteilungen in den beiden Reihen sehr gleichmäßig. Es kommen aber auch Anomalien vor, sei es, daß sich die eine Tochterzelle aus unbekanntem Gründen nicht entwickelt oder daß durch

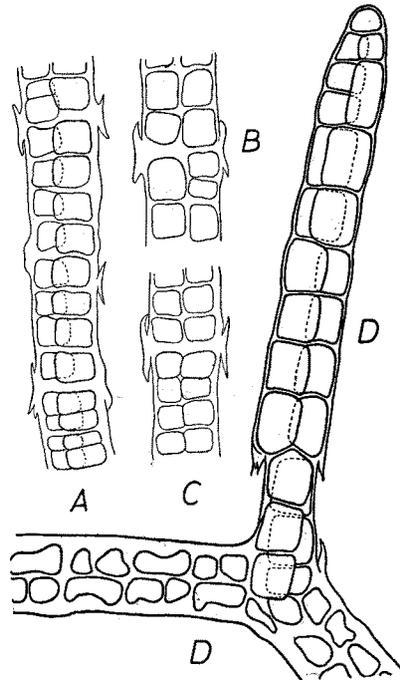


Abb. 5. *Percursaria percursa* (Ag.) Bory

Fadenstücke aus älteren Kulturen. A—C Membranmanschetten auf neu auswachsenden Fäden. D Regeneration eines Fadens aus einer Zelle des sehr überständigen Thallus mit dicken Zellwänden. Die alte Membran ist an der Basis des jungen Fadens auseinandergerissen.

vermehrte Teilungen in der einen Reihe die Zellen der anderen Reihen unter Bildung von Interzellularen auseinanderweichen. In solche Lücken wachsen die Nachbarzellen ein, entweder die beiden seitlich angrenzenden oder die gegenüberliegende Zelle der anderen Reihe. Dadurch wird die Regelmäßigkeit des Thallusaufbaues gestört und es kann eine einzelne Zelle in den Doppelfaden eingeschaltet werden. Sie teilt sich zuerst durch eine Längswand in der Richtung des Fadens, bevor sie die Querteilungen aufnimmt. Dieses Verhalten ist ein eindrucksvolles Beispiel für die Fähigkeit der einzelnen Zelle, sich dem Organisationsprinzip des Thallus einzufügen.

HÜLSBRUCH (1937) untersuchte die eigenartigen Membran-Manschetten, die man gelegentlich an den Fäden antrifft und die auch von KNIGHT and PARKE (1931) und von TAYLOR (1937) abgebildet wurden. Ich fand sie sowohl im Freilandmaterial wie in Kulturen. In Übereinstimmung mit den Beobachtungen

von HÜLSBRUCH treten die Manschetten am reichlichsten auf, wenn die Fäden nach einer Ruhezeit weiterwachsen. Dabei werden die verdickten Membranen auseinandergesprengt und ihre Reste bleiben als Membranringe auf den dünnwandigen jungen Zellen liegen (Abb. 5 A—C). In rasch wachsenden Kulturen kommt es nicht zur Bildung solcher auffälligen Manschetten, wohl kann man auch an solchen Fäden gelegentlich eine schwache ringförmige Membranverdickung beobachten. Wahrscheinlich bildet sie sich an Zellen, deren Teilungsrhythmus aus irgendeinem Grunde verzögert ist. Verdickung der Membran deutet stets auf eine Verlangsamung oder einen Wachstumsstillstand hin, wie er auch der Fertilisierung vorausgeht. Die Zellen der reifen Fäden sind daher oft auffallend dickwandig.

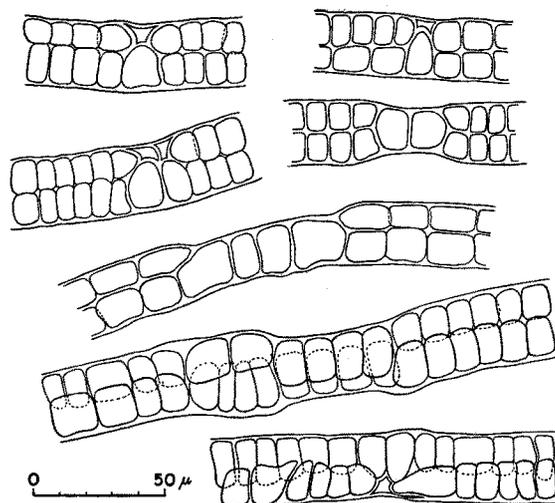


Abb. 6. *Percursaria percura* (Ag.) Bory

Unregelmäßigkeiten bei der Zellteilung, die eine Versetzung der Symmetrieebene verursachen.

Die Selbständigkeit der Gattung *Percursaria* stand für alle Autoren, die den zweireihigen Thallus als Besonderheit der Art erkannt hatten, außer jedem Zweifel. Der röhrlige Thallus von *Enteromorpha* schließt eine Vereinigung mit dieser Gattung aus.

Fortpflanzung

In der Literatur findet man nur vereinzelte Hinweise auf die Fruktifikation von *Percursaria*, dazu meist noch ohne nähere Angaben über die Art der angetroffenen Schwärmer. KNIGHT and PARKE (1931) fanden Zoosporangien zu allen Jahreszeiten. Ich traf die Alge öfters im Freien fruktifizierend an, aber immer nur mit Zoosporangien. Ende August 1950 wurde eine ziemlich reine, gut schwärmende Watte in der Nähe der Station am Strand gefunden, die als Ausgangsmaterial für die Kulturen diente. Im Herbst 1953, 1954 und 1955 wuchs die Alge üppig und fruktifizierte reichlich in einem flachen Tümpel, den das von den Versuchsaquarien der Station abfließende Wasser auf dem Vorstrand bildet. Auch in allen übrigen Fällen, in denen im Freien gesammelte vegetative Fäden in Kultur zur Reife gebracht wurden, ergaben sich immer nur Zoosporen.

In fruktifizierendem Zustand sind die Zellen längerer Fadenabschnitte oft ausnahmslos in Sporangien bzw. Gametangien umgewandelt (Abb. 1 F), es können gelegentlich vereinzelte vegetative Zellen eingeschaltet bleiben. Die spontane Entleerung der reifen Sporangien findet in den Mittagsstunden statt, durch starke Belichtung kann das Schwärmen auch zu anderer Tageszeit ausgelöst werden. Ähnlich wie bei *Ulothrix* oder *Pylaiella* schlüpfen die Schwärmer nacheinander aus dem Sporangium aus und sammeln sich in einer zartwandigen Blase vor der Sporangienöffnung, bevor sie sich nach wenigen Sekunden zerstreuen und positiv phototaktisch davonschwimmen. Die Austrittsöffnungen liegen immer nur in der Mitte der in reifem Zustand nach außen gewölbten Seitenwände.

Die viergeißeligen Zoosporen sind von birnförmiger Gestalt, meist 7—8 μ lang und 4—5 μ dick, sie haben einen Chromatophor mit Pyrenoid und einen Augenfleck.

Die Keimung und Entwicklung wurde bereits beschrieben und in den Abb. 2—4 dargestellt. In etwa 4 Wochen entwickelt sich aus den Zoosporen eine neue Generation, die sich morphologisch nicht von der Ausgangspflanze unterscheidet. Sie erweist sich durch ihre zweigeißeligen geschlechtlichen Schwärmer als Gametophytengeneration.

Die Gametophyten sind diözisch. Die Geschlechtsbestimmung erfolgt genotypisch. In den Nachkommenschaften aus unverschmolzenen Gameten wird auch nach mehreren Generationen das gleiche Geschlecht beibehalten.

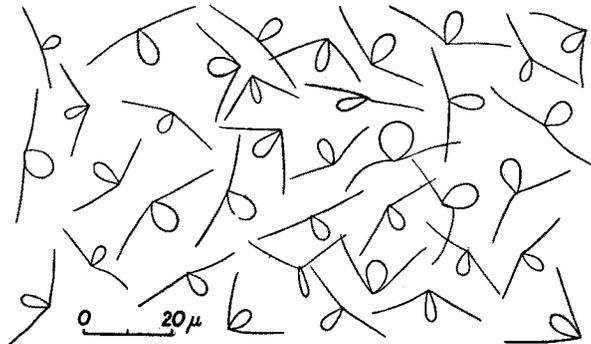


Abb. 7. *Percursaria percursa* (Ag.) Bory

Schwärmergemisch eines einzelnen, aus einer Zoospore hervorgegangenen Gametophyten. Einige Gameten lebend, die meisten nach Fixierung mit Jodseewasser gezeichnet. Die extremen Formen sind nur in geringem Anteil vorhanden.

Über die Größe und Gestalt der Gameten sowie die Entwicklung unverschmolzener Gameten lassen sich keine allgemeingültigen Angaben machen. Die mit verschiedenem Ausgangsmaterial wiederholten Versuche führten zu abweichenden Ergebnissen. Es gibt Stämme von *Percursaria* mit deutlicher Anisogamie. Bei diesen sind schon subjektiv die Geschlechter leicht an der unterschiedlichen Beweglichkeit der Gameten zu unterscheiden, auch ist ihre ungleiche Größe nicht zu übersehen. Die männlichen Gameten sind auffallend schlank, meist 6—7 μ lang und knapp 2 μ dick. Die weiblichen Gameten erreichen bei gleicher Länge eine Dicke von 3,5—4 μ . Bei anderen Stämmen sind die Gameten beider Geschlechter Gemische von schlanken und dicken Formen (Abb. 7), so daß eine morphologische Unterscheidung nicht möglich ist. Die Kopulationen

erfolgen aber auch hier im allgemeinen zwischen ungleich großen Partnern; die Befruchtung ist also auch in diesem Falle anisogam, wobei es aber offen bleibt, ob immer nur die kleineren Partner der Kopulanten dem einen, die größeren dem anderen Geschlecht entsprechen.

Monströse Schwärmer mit 2—3 Geißelpaaren wurden zwischen den Gameten nicht selten angetroffen. Sie bewegten sich stark taumelnd zum Lichtrand. Kopulationen mit solchen Riesenschwärmern wurden nicht beobachtet.

Eine ausgesprochene Umstimmung der phototaktischen Reaktion findet nach der Vereinigung der Gameten nicht statt. Man sieht die Pärchen im Tropfen umherschwimmen und sich an beliebiger Stelle festsetzen. Bei der Keimung und Entwicklung kann man die jungen Sporophyten nicht mit Sicherheit von den aus unverschmolzenen Gameten sich entwickelnden Pflänzchen unterscheiden.

Die Schwärmer beider Geschlechtspflanzen können sich auch ohne Verschmelzung entwickeln, jedoch scheint immer nur ein geringer Anteil keimungs- und entwicklungsfähig zu sein. Die aus unverschmolzenen Gameten entstandenen Generationen verhielten sich bei ihrer Fruktifikation unterschiedlich. Pflanzen, die auf das im Herbst 1953 gesammelte Material zurückgingen, schwärmten in 2 aufeinanderfolgenden Generationen wieder mit zweigeißeligen Schwärmern, die in ihrem Verhalten den Gameten ihrer Mutterpflanzen entsprachen. In diesem Falle liegt also eine apomiktische Entwicklung im Sinne WINKLERS (1942) vor. Bei den auf das Material vom August 1950 zurückgehenden Pflanzen verhielten sich die Nachkommenschaften der einzelnen Gametophyten nicht einheitlich: ein Teil entwickelte sich apomiktisch und entließ zweigeißelige Schwärmer, andere entwickelten sich parthenogenetisch und lieferten viergeißelige Schwärmer, wieder andere Nachkommenschaften fruktifizierten mit einem Gemisch von beiden Schwärmersorten.

In der Entwicklung von *Percursaria* zeigen sich also Besonderheiten, wie sie in ähnlicher Art bereits bei *Enteromorpha compressa* (MOEWUS 1938) bekannt sind. Es wurde versucht, durch Aufzucht einer Reihe von aufeinanderfolgenden Generationen verschiedener Gametophytenstämme zu einer Analyse der beobachteten Erscheinungen zu gelangen. Diesen Versuchen stellten sich jedoch technische Schwierigkeiten entgegen. Ganz normal verlief im allgemeinen die Aufzucht der Gametophyten aus Zoosporen, während in der Entwicklung aus unverschmolzenen Gameten häufig Störungen auftraten. In vielen Fällen wuchsen die Fäden zunächst sehr üppig, dann aber degenerierten die Zellen in ganz gesund aussehenden Kulturen ohne erkennbare Ursache. Es kam auch oft zu einer körnigen Aufteilung des Zellinhaltes; in diesem Zustand konnten die Fäden lange Zeit verharren und schließlich bei einem Wechsel der Nährlösung wieder zu normalen Fäden auswachsen. Mitunter entwickelten sich die Pflänzchen nur langsam und gelangten schon als Fädchen von 0,5—2 mm Länge zur Fruktifikation. Durch solche Unregelmäßigkeiten, die sich bisher noch nicht ausschalten ließen, wurde die Durchführung planmäßiger Versuchsreihen sehr erschwert und oftmals unmöglich gemacht. Immerhin gelang es in einigen Fällen, bis zu fünf aufeinanderfolgende Generationen einzelner Gametophytenstämme zu kultivieren.

Das Ergebnis dieser Versuchsreihen war nicht einheitlich. Bei einzelnen Stämmen zeigte sich ein ziemlich klarer Wechsel von zwei- und viergeißeligen Schwärmern in den aufeinanderfolgenden Generationen, wenn man eine geringfügige Beimischung der jeweils anderen Schwärmersorte außer Betracht

läßt. Es konnten auch zwei oder mehrere Generationen mit überwiegend gleichartigen Schwärmern aufeinander folgen oder solche mit einem Gemisch beider Schwärmertypen in etwa gleichem Anteil. Niemals folgten sich jedoch mehrere Generationen, in denen ausschließlich viergeißelige Schwärmer aufgetreten wären.

Eine Unsicherheit haftet dem Ergebnis dadurch an, daß die gleiche Kultur bei wiederholten Prüfungen sich unterschiedlich verhalten konnte. So enthielt zum Beispiel eine Kultur zuerst nur zweigeißelige, eine Woche später dagegen vorwiegend viergeißelige Schwärmer.

Wie an mehreren Einzelpflanzen festgestellt wurde, können beiderlei Schwärmer auf demselben Faden gebildet werden. Die äußere Gestalt der Schwärmer eines Gemisches war von der Begeißelung ganz unabhängig: beide Schwärmertypen waren in allen Abstufungen von schlanker bis zu fast runderlicher Form vertreten.

In einer ganzen Reihe von Kombinationsversuchen stellte sich heraus, daß die zweigeißeligen Schwärmer solcher Gemische als Gameten fungierten und das Geschlecht ihrer Ursprungspflanze beibehalten hatten. Die viergeißeligen Schwärmer kopulierten nicht.

Besprechung der Ergebnisse

Der diplohaplontische Lebenszyklus von *Percursaria* mit einem Wechsel zweier gleichgestalteter Generationen erhält seine besondere Eigenart durch die verschiedenen Entwicklungsmöglichkeiten der auf dem Gametophyten gebildeten Schwärmer. Sie fungieren als Gameten, können sich aber auch ohne Verschmelzung entwickeln. Dabei entstehen aus ihnen entweder Gametophyten (Apomiktose) oder Sporophyten (Parthenogenese) oder — in den meisten Fällen — Mischformen, auf denen zwei- und viergeißelige Schwärmer gebildet werden. Von den Folgegenerationen werden im allgemeinen wieder Gemische beider Schwärmertypen erzeugt.

Es bestand bisher im allgemeinen kein Anlaß, die auf einem Gametophyten gebildeten Schwärmer nicht für physiologisch einheitlich zu halten. Mehrere Beobachtungen können jedoch zu Zweifeln an der Berechtigung dieser Annahme führen:

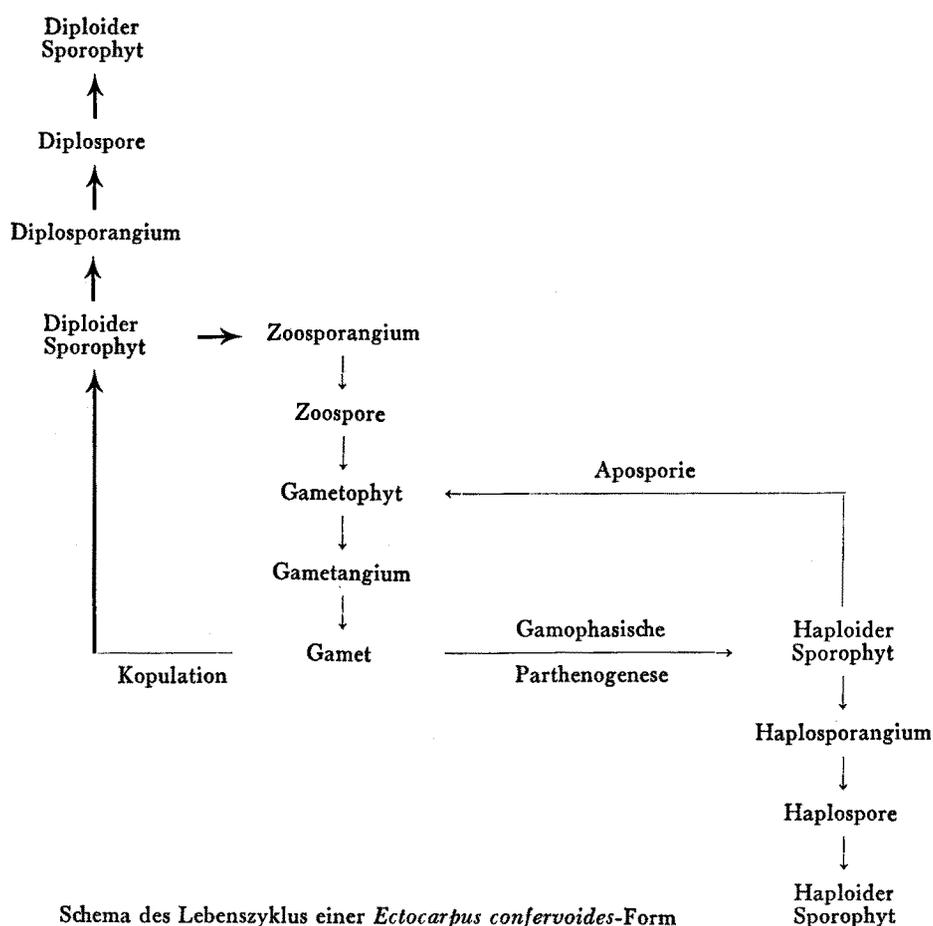
1. Bei Kombinationsversuchen stellt man immer wieder fest, daß sehr viel weniger Zygoten gebildet werden, als man bei der Zahl der Gameten erwartet hätte. Dies war nicht nur bei *Percursaria*, sondern auch in Versuchen mit *Ectocarpus confervoides* auffällig.
2. Bei den *Percursaria*-Stämmen, deren Gametophyten ein Gemisch verschieden gestalteter Schwärmer liefern, läßt die anisogame Befruchtung darauf schließen, daß nur ein Teil der Gameten kopulationsfähig ist, oder anders ausgedrückt: daß nur ein Teil der Schwärmer wirkliche Gameten sind.
3. Der Anteil der Schwärmer, der sich ohne Verschmelzung zu entwickeln vermag, ist bei *Percursaria* nur gering. Auch bei verschiedenen anderen Objekten wurde die gleiche Feststellung gemacht, z. B. bei *Cladophora Suhriana* (FÖYN 1934) oder bei *Ectocarpus siliculosus* (PAPENFUSS 1935), und ich konnte sie bei *Ectocarpus confervoides* bestätigen (KORNMAN 1956).

Machen diese Beobachtungen schon die Annahme wahrscheinlich, daß die auf einem Gametophyten erzeugten Schwärmer physiologisch verschieden sein können, so gibt es auch Beispiele, wo ganz offensichtlich zweierlei Fortpflanzungszellen gebildet werden. Auf den männlichen Geschlechtspflanzen von *Acinetospora* werden neben den Antheridien noch Sporangien erzeugt, deren ungeschlechtliche Schwärmer stets wieder gleichartige Generationen ergeben (KORNMANN 1953). Hier sind die verschiedenen Organe morphologisch ohne weiteres als Gametangien und Sporangien zu erkennen. Wäre es nicht denkbar, daß auch bei morphologischer Gleichheit der Fortpflanzungsorgane verschiedenartige Schwärmer — Gameten und Zoosporen — auf der gleichen Geschlechts-pflanze gebildet werden? Damit ließen sich die oben angeführten Beobachtungen leicht erklären. Man könnte sich auch vorstellen, daß in der Haplophase — vielleicht nur unter den Bedingungen der Laboratoriumskultur — überhaupt keine Gametangien, sondern nur Sporangien gebildet werden. Dies ist, zumindest zeitweilig, bei den männlichen Gametophyten von *Acinetospora* der Fall. Diese Annahme könnte es auch verständlich machen, daß an den für weiblich gehaltenen *Acinetospora*-Pflanzen bisher niemals Gametangien gefunden wurden. Auch die vielen Beispiele in den Lebenszyklen der Braunalgen, in denen keine Kopulationsbereitschaft der Schwärmer festgestellt werden konnte, wo man sie eigentlich erwartet hätte, könnten hierin ihre Erklärung finden.

Für eine physiologische Verschiedenheit der Gameten sprechen auch die von HARTMANN (1929) an *Chaetomorpha linum* und *Ch. aerea* gemachten Beobachtungen, daß nur Gameten einzelner Individuen in geringem Prozentsatz parthenogenetisch entwicklungsfähig waren.

SCHILLER (1907) schloß bereits aus der unterschiedlichen Gestalt der Gameten von *Ulva lactuca* auf ihre physiologische Verschiedenheit. Er unterschied „Makrogameten“, die nicht entwicklungsfähig sind, „Parthenogameten“, die nur zur parthenogenetischen Keimung befähigt sind und „Mikrogameten“ als die eigentlichen Gameten. Wenn auch FÖYN (1929) diese Angaben nicht bestätigen konnte — die Gameten aller Größen erwiesen sich in seinen Versuchen als kopulations- und parthenogenetisch entwicklungsfähig — so stimme ich mit SCHILLERS Ansicht überein, daß die auf einem Gametophyten gebildeten Schwärmer physiologisch verschiedenartig sein können.

Im allgemeinen setzt man bei Formen mit diplohaplophasischem Zyklus den Haplonten ganz gewohnheitsmäßig mit dem Gametophyten gleich, eine Vorstellung, die sich auf eine große Zahl von Erfahrungen stützen kann. Unverschmolzene Gameten entwickeln sich im allgemeinen apomiktotisch zu Gametophyten, nur in wenigen Fällen parthenogenetisch unter Aufregulierung der Chromosomenzahl zu diploiden Sporophyten, z. B. bei *Cladophora Suhriana* (FÖYN 1934) oder bei einzelnen Rassen von *Enteromorpha compressa* und *E. linza* (MOEWUS 1938). Nur ausnahmsweise gehen haploide Sporophyten aus unverschmolzenen Gameten hervor, z. B. aus den Eiern von *Cutleria*. Ein solcher Entwicklungsverlauf ist aber bei einer von mir untersuchten Form von *Ectocarpus confervoides* die Regel (KORNMANN 1956, im Druck). Der Lebenszyklus dieser Form ist in dem folgenden Schema dargestellt. Ein besonders günstiger Umstand für seine Deutung ist die Heteromorphie der Generationen, die sich ganz klar in der Gestalt ihrer Fortpflanzungsorgane äußert. Die Sporophyten — sowohl der diploide als auch der haploide — haben „confervoides“-Sporangien, während der Gametophyt „siliculosus“-Sporangien trägt.

Schema des Lebenszyklus einer *Ectocarpus confervoides*-Form

Wie das obige Schema zeigt, entwickeln sich aus den unverschmolzenen Schwärmen des Gametophyten stets Sporophyten. Auf diesen parthenogenetisch entstandenen Sporophyten und ihren aus ungeschlechtlichen Schwärmen erzeugten gleichartigen Nachkommen entstehen häufig durch Aposporie Gametophyten. Ein Sporophytenfaden geht in einen Gametophyten über und kann schließlich wieder in einem Sporophyten endigen.

Es liegt nahe, diese an *Ectocarpus* gemachten Beobachtungen mit denen bei *Percursaria* zu vergleichen. Gametophyten und Sporophyten sind zwar nicht an äußeren morphologischen Merkmalen zu unterscheiden, sondern nur an der Begeißelung ihrer Schwärmer zu erkennen. Wenn sich aus den unverschmolzenen Schwärmen des Gametophyten Pflanzen mit Zoosporen oder solche mit einem Gemisch von Zoosporen und Gameten entwickeln, so wird man auf die gleichen Verhältnisse wie bei *Ectocarpus* schließen dürfen. Darüber hinaus können sich bei *Percursaria* auch reine Gametophyten entwickeln, eine Möglichkeit, die in dem Entwicklungsgang der untersuchten *Ectocarpus*-Art nicht beobachtet wurde.

Meiner Deutung der Lebenszyklen von *Percursaria* und der untersuchten Form von *Ectocarpus confervoides* lege ich die Annahme zugrunde, daß sich die unverschmolzenen Gameten zu Haplonten entwickeln. Leider konnte ich den zytologischen Nachweis dafür nicht erbringen; *Percursaria* erwies sich wegen ihrer kleinen Kerne als wenig geeignet. Wenn auch die bekannten Fälle

einer Aufregulierung der Chromosomenzahl zu einer vorsichtigen Deutung der in den Kulturversuchen erzielten Ergebnisse mahnen, so lassen sich doch einige Tatsachen anführen, die meine Annahme stützen können: Auf den parthenogenetisch entstandenen *Ectocarpus*-Sporophyten traten niemals unilokuläre Sporangien auf, Organe, die für die Diplophase bei den Braunalgen bezeichnend sind. Auch läßt der vegetative Übergang des Sporophyten in einen Gametophyten und umgekehrt darauf schließen, daß die Kernphase unverändert bleibt.

Bei *Percursaria* ergaben sich aus den parthenogenetischen Gameten niemals Rassen, die sich konstant durch Zoosporen fortpflanzten, wie dies in MOEWUS' (1938) Untersuchungen bei *Enteromorpha compressa* und *E. linza* der Fall war. Hier war der gesamte Thallus der Pflanze diploid und es wurden diploide Zoosporen gebildet. Die von FÖYN (1943) untersuchte Parthenogenese bei *Cladophora Suhriana* ergibt zwar auch eine diploide Generation, jedoch werden bei der Zoosporenbildung nach einer Reduktionsteilung ausschließlich haploide Zoosporen erzeugt. Bei *Percursaria* wiesen aber die aufeinanderfolgenden Generationen stets auch einen wechselnden Anteil von Gameten auf. Man könnte wohl ein teilweises Diploidwerden des Thallus annehmen, wie es FÖYN (1934) bei *Ulva lactuca* nachgewiesen hat. Dort trat diese Veränderung erst an 6 Monate alten Kulturpflanzen auf. Bei *Percursaria* entwickelten sich die Mischformen im allgemeinen nicht langsamer als die Gametophyten und die aus Zygoten hervorgehenden Sporophyten. Schließlich muß noch darauf hingewiesen werden, daß ein geringer Prozentsatz von Zoosporen auch bei einzelnen Gametophyten auftrat, die aus Zoosporen des Sporophyten stammten. Endlich weise ich auf die parallele Erscheinung bei *Ulothrix zonata* hin, wo Zoosporen und Gameten nebeneinander auf demselben Haplontenfaden gebildet werden können (GROSS 1931). Ich glaube daher annehmen zu dürfen, daß bei den Formen, die keinem strengen antithetischen Generationswechsel unterliegen, die Gametophyten physiologisch verschiedene Schwärmer erzeugen können, auch wenn morphologische Unterschiede nicht erkennbar sind.

Die Lebenszyklen der Chloro- und Phaeophyceen, die keinen strengen Wechsel von Gametophyten und Sporophyten aufweisen, haben in den letzten Jahren durch die Frage nach der Urform des Entwicklungsganges ein besonderes Interesse gewonnen. Es ist eine verbreitete Anschauung, den haplophasischen Lebenszyklus mit Reduktionsteilung bei der Keimung der Zygote für den ursprünglichen zu halten. Aus diesem soll sich der antithetische Generationswechsel durch eine vegetative Entwicklung der Zygote zum Sporophyten und eine entsprechende Verzögerung des Zeitpunktes der Reduktionsteilung ableiten. Nach der von CHADEFAUD (1952) vertretenen Ansicht umfaßte dagegen der primitive Zyklus bereits beide Phasen; beide sollten sich durch geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung unabhängig voneinander erhalten können. Die Mannigfaltigkeit der Entwicklungsmöglichkeiten soll also die Urform des Lebenszyklus auszeichnen. Alle jetzt bekannten Typen der Entwicklung sind durch eine Reduktion der entsprechenden Fortpflanzungsmöglichkeiten entstanden zu denken.

Eine ganz ähnliche Ansicht vertritt auch FELDMANN (1952). Er hält eine Folge isomorpher Generationen für den ursprünglichen Typus des Lebenszyklus. Beide Phasen sollen sich als Sporophyten selbständig vermehren können und nur gelegentlich miteinander verknüpft werden, indem durch besondere

ökologische Bedingungen in der Haplophase die Entstehung von Gametophyten und in der Diplophase die Reduktionsteilung ausgelöst werden.

Die Entwicklungsmöglichkeiten, die durch die Kulturversuche an *Percursaria* und *Ectocarpus confervoides* aufgezeigt werden, entsprechen weitgehend der von FELDMANN vertretenen Anschauung.

Zusammenfassung

Der zweireihige Thallus von *Percursaria* entsteht durch einmalige Längsteilung der von der Scheitelzelle des Keimlings abgegliederten Segmente. Die Scheitelzelle stellt ihre Tätigkeit frühzeitig ein, und der Doppelfaden verlängert sich durch interkalare Teilungen.

Percursaria ist ein Diplohaplont mit gleichgestalteten Generationen.

Die unverschmolzenen Gameten können sich zu Gametophyten oder zu Sporophyten oder zu Mischformen entwickeln.

Es werden Tatsachen erörtert, welche die Annahme einer physiologischen Verschiedenheit der auf einem Gametophyten gebildeten Schwärmer berechtigt erscheinen lassen.

Literaturverzeichnis

- Agardh, C. A., 1817: Synopsis algarum Scandinaviae.
- Agardh, J. G., 1842: Algae maris mediterranei et adriatici.
- 1882-83: Till algernas systematik: VI. *Ulvaceae*. Lunds Univ. Årsskrift. **19**.
- Bliding, C., 1938: Studien über Entwicklung und Systematik in der Gattung *Enteromorpha*.
1. Botaniska Notiser.
- Bory de St.-Vincent, J. B., 1823: in Dictionnaire classique d'Hist. nat. **4**.
— 1828: Ebenda. **13**.
- Chadefaud, M., 1952: Sur le cycle sexuel des organismes eucaryotes et son évolution. Revue scientifique. **90**.
- Feldmann, J., 1952: Les cycles de reproduction des Algues et leurs rapports avec la phylogénie. Revue de Cytol. et de Biol. Végétales. **13**.
- Föyn, B., 1929: Vorläufige Mitteilung über die Sexualität und den Generationswechsel von *Cladophora* und *Ulva*. Ber. D. Bot. Ges. **47**.
— 1934: Lebenszyklus, Cytologie und Sexualität der Chlorophyceen *Cladophora Suhriana* Kützing. Arch. f. Protistenkde. **83**.
— 1934: Lebenszyklus und Sexualität der Chlorophyceen *Ulva lactuca* L. Ebenda. **83**.
- Gross, Ilse, 1931: Entwicklungsgeschichte, Phasenwechsel und Sexualität bei der Gattung *Ulothrix*. Arch. f. Protistenkde. **73**.
- Hamel, G., 1931: Chlorophycées des côtes françaises. Revue algol. **6**.
- Hartmann, M., 1929: Über die Sexualität und den Generationswechsel von *Chaetomorpha* und *Enteromorpha*. Ber. D. Bot. Ges. **47**.
- Heering, W., 1914: In Pascher: Süßwasserflora, Heft 6.
- Hülsbruch, W., 1937: Der Thallusbau von *Enteromorpha percursa* Ag. (= *Diplonema percursum* Kjellm.) Planta **27**.
- Kjellman, F. R., 1883: The algae of the Arctic Sea. Svenska Vet.-Akad. Handl. **20**.
- Knight, Margery and Parke, Mary, 1931: Manx algae. L.M.B.C. Memoirs. **30**.
- Kornmann, P., 1953: Der Formenkreis von *Acinetospora crinita* (Carm.) nov. comb. Helgol. Wiss. Meeresunters. **4**.
— 1954: Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an *Percursaria percursa*. Rapp. Communic. 8me Congrès Int. Bot. 17: 101.
— 1956: Über die Entwicklung einer *Ectocarpus confervoides*-Form. Pubbl. Staz. Zool. Napoli. **28**. Festschrift R. DOHRN. (Im Druck.)

- Kylin, H., 1949: Die Chlorophyceen der schwedischen Westküste. Lunds Univ. Årsskr., N.F. Avd. 2. **45**.
- Levring, T., 1940: Studien über die Algenvegetation von Blekinge, Südschweden. Akad. Abhandl., Lund.
- Moewus, F., 1938: Die Sexualität und der Generationswechsel der Ulvaceen und Untersuchungen über die Parthenogenese der Gameten. Arch. f. Protistenkde. **91**.
- Newton, Lily, 1931: A handbook of the British seaweeds. London.
- Papenfuss, G. F., 1935: Alternation of generations in *Ectocarpus siliculosus*. Bot. Gazette. **96**.
— 1950: Generic names of Algae proposed for conservation. Madroño. **10**.
- Reinbold, Th., 1893: Revision von JÜRGENS' Algae aquaticae. I. Die Algen des Meeres- und des Brackwassers. Nuova Notarisa, Ser. IV.
- Schiller, J., 1907: Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung der Gattung *Ulva*. Sitzber. K. Akad. Wiss. Wien. Abt. I. **116**.
- Taylor, W. R., 1937: Marine algae of the northeastern coast of North America. Univ. Michigan Stud., Scientific Ser. **13**.
- Winkler, H., 1942: Über den Biontenwechsel und die Abweichungen von seinem normalen Verlauf. Planta. **33**.