Ectocarpaceen-Studien VI
Spongonema

Von Paul Kuckuck †
Herausgegeben von Peter Kornmann

Aus der Biologischen Anstalt Helgoland

(Mit 6 Abbildungen im Text)

Vorbemerkung des Herausgebers

Wenn nun auch nahezu 42 Jahre seit dem Tode des Autors vergangen sind, so ist doch in dieser Zeit keine Darstellung über *Spongonema* erschienen, die die Herausgabe von KUCKUCKS ausführlicher Arbeit überflüssig erscheinen ließe. Durch die Untersuchung der Originalproben einiger kleiner Arten, die Anlaß zu mancherlei Verwirrungen gegeben haben, wird die Gattung *Ectocarpus* (im weiteren Sinne) wiederum von einigem Ballast befreit.

Von der inzwischen erschienenen Literatur sei besonders auf die Darstellung bei ROSENVINGE and LUND (1941) hingewiesen, deren Beobachtungen in voller Übereinstimmung mit KUCKUCKS Ergebnissen stehen. Hier wird auch das seltene Vorkommen unilokulärer Sporangien an einer großen, im Juni 1891 gesammelten Pflanze mitgeteilt. Pflanzen von 1—2 cm Höhe mit unilokulären und einzelnen plurilokulären Sporangien wurden in Helgoland am 10. März 1960 auf einem Stein im oberen Litoral gefunden. Die fertilen Fäden entsprechen ganz der Abbildung bei PRINTZ (1926), doch wurden keine plurilokulären Sporangien im gleichen Fadenabschnitt mit den unilokulären beobachtet. Das Vorkommen von *Spongonema* auf Steinen wurde bereits von PRINTZ (1927) und ZINOVA (1953) angegeben. Die von KNIGHT and PARKE als *Ectocarpus terminalis* abgebildete Alge (1931, Abb. 14) möchte ich als ein sehr schönes Beispiel für ein reichlich unilokuläre Sporangien tragendes Jugendstadium von *Spongonema* ansehen.

Über die Entwicklung von *Spongonema* berichten SAUVAGEAU (1928) und KYLIN (1933). Ich werde im Zusammenhang mit einer eigenen, noch nicht abgeschlossenen Untersuchung darauf zurückkommen.

Helgoland, Januar 1960 Peter Kornmann

Spongonema tomentosum (Huds.) Kütz.

Spec. alg. (1849) 461, Tab. phycol. 5 (1855) 25, Taf. 83, Fig. 1, HAMEL, Phéoph. de France (1939) XVIII; *Conferva tomentosa* Huds., Flora anglica, 1. Aufl. (1762) 480, 2. Aufl. (1778) 594, SPRENGEL, Mag. Ges. naturf. Freunde Berlin (1809) Taf. 7, Fig. 12; *Ectocarpus tomentosus* (Huds.) Lyngb., Hydrophyt. Dan. (1819) 132, Taf. 44 A, C. A. AGARDH, Spec. alg. 2 (1828) 44, J. G. AGARDH, Spec. alg. 1 (1848) 23, ARESCHOUG, Phyc. scand. (1847) 172, HARVEY, Phyc. brit. 2 (1849) Taf. 182, SAUVAGEAU, Journ. de Bot. 9 (1895) 153, [SETCHELL-GARDNER, Melanophyc. (1925) 417, PRINTZ, Algenveg. Trondhjemsf. (1926) 156, Fig. 8, KYLIN, Über die Entw. der Phaeoph. (1933) 20, ROSENVINGE and LUND, Mar. algae of Denmark, II. Phaeophyc. (1941) 41, Fig. 15 bis

16. Km.] *Spongomorpha tomentosa* Kütz., Phyc. germ. (1845) 237; *Ectocarpus terminalis* Kütz., Phyc. germ. (1845) 236, Spec. alg. (1849) 458, non KUCKUCK, Bemerk. II (1897) 376, Fig. 3; *Ectocarpus luteolus* Sauv., Journ. de Bot. 6 (1892) 79, Taf. 3, Fig. 14—19; *Ectocarpus minimus* Näg. in herb., SAUVAGEAU l. c. 77, Taf. 2, Fig. 12—13.

Bildet bis 15 cm hohe Büschel von schön brauner Farbe, die aus einfachen oder verzweigten, zottig wolligen Strängen bestehen. Im Inneren verlaufen sparsam verzweigte, chromatophorenarme Hauptachsen, von denen nach außen chromatophorenreichere Zweige abbiegen, die durch Vermittlung eines trichothallischen Meristems in haarähnliche chromatophorenarme oder -freie Spitzen auslaufen. Hakenförmige Kurztriebe besonders an jüngeren Pflanzen. Verzweigung durchweg zerstreut. Chromatophoren 1—2 kurzbandförmige, oft etwas gewundene Platten in jeder Zelle. Plurilokuläre Sporangien an den freien Zweigen, gestielt oder sitzend, lanzettlich bis linear, oft hakig gebogen, in der Quere an den dicksten Stellen mit 3—6 Fächern.

Prostadien sammetartige Überzüge bildend, die aus feinen, oft unverzweigten interkalar wachsenden Fäden bestehen und in besonderen oder im gleichen Rasen neben den plurilokulären auch unilokuläre Sporangien tragen. Plurilokuläre Sporangien terminal oder interkalar, fadenförmig oder seitlich wie bei den erwachsenen Pflanzen. Unilokuläre Sporangien eiförmig, terminal oder seitlich, sitzend oder gestielt, mit einer geringen Anzahl von Zoosporen.

Auf größeren Algen, besonders auf *Fucus vesiculosus, serratus, platycarpus* und *inflatus,* aber auch auf *Himanthalia lorea, Alaria, Laminaria, Gigartina* und anderen. In der Uferzone und selten sublitoral, vom Frühjahr bis zum Spätsommer; die Prostadien während des ganzen Jahres, aber besonders von Ende September bis zum Frühjahr.

Ost- und Westküste des nordatlantischen Ozeans. Von der nordspanischen Küste (San Vicente, SAUVAGEAU) über Frankreich und die britischen Inseln (französische und englische Phycologen) bis zu den Färöer (LYNGBYE, BÖRGESEN), der Süd- und Südwestküste von Island (JÓNSSON). Norwegen (KJELLMAN, FOSLIE), [Küsten des Weißen und Barentsmeeres (ZINOVA) Km.] Bei Helgoland (WOLLNY, REINKE, KUCKUCK), im Skagerrak, Kattegatt und in der westlichen Ostsee (KJELLMAN, REINKE, KYLIN u. a.); an der nordamerikanischen Atlantikküste in der Boston-Bai (HARVEY) und bei Magnolia, Massachusetts (FARLOW). [New Jersey to Prince Edward Island (TAYLOR). Km.] Nach HOOKER und HARVEY auch am Kap Horn. [Pazifische Küste Nordamerikas, Alaska bis südl. Kalifornien (SETCHELL and GARDNER), Alaska bis Mexiko (SCAGEL, 1957). Km.]

a) Die Untersuchungen SAUVAGEAUS

Die Kenntnis dieser Pflanze hat sich durch die Entdeckung der Prostadien, die wir SAUVAGEAU verdanken, erheblich erweitert. Es gelang mir, Prosporie auch bei den Helgoländer Pflanzen festzustellen, und es wird sich empfehlen, mit diesen Entwicklungsstadien zu beginnen.

Zunächst die Ergebnisse SAUVAGEAUS (1895), die er bei einem von Ende Februar bis Ende März 1894 währenden Aufenthalt in Biarritz und Guéthary (bei Biarritz) gewann. Um diese Zeit traten auf *Fucus platycarpus* zu beiden Seiten der Mittelrippe kleine, anfangs fleckenförmige, später zusammenflie-

ßende feine wollige, 1—2 mm hohe Überzüge auf, deren Zusammengehörigkeit mit *Ectocarpus tomentosus* erst nach genauem Studium erkannt wurde. Auch auf *Fucus vesiculosus* finden sich diese Überzüge, hier aber meist vermischt mit *Acrochaetium Daviesii, Elachista fucicola* und den älteren typischen Pflanzen von *Ectocarpus tomentosus*. Auf die Ähnlichkeit dieser Überzüge mit *Ectocarpus luteolus* Sauv., der bei Le Croisic auf *Fucus vesiculosus* gefunden wurde, aber auch auf ihre Unterschiede weist der Verfasser selbst hin. Das Vorkommen von Jugendstadien des *Ectocarpus tomentosus* auf *Himanthalia lorea*, die ganz denen von Biarritz und Guéthary entsprechen, wurde, wie die Aufsammlungen im Herbar THURET zeigen, von BORNET für Le Croisic schon am 1. Mai 1877 festgestellt.

Unter den bereits mit Sporangien beiderlei Art beladenen Jugendstadien, die aus einem gemeinsamen, niemals endophytischen Basallager kriechender, mehr oder weniger dicht aneinanderschließender Fäden bestehen, lassen sich zwei Phasen unterscheiden: 1. Die aufrechten Fäden sind noch sehr kurz und endigen oft schon nach 1—3 Zellen mit einem plurilokulären oder unilokulären Sporangium. Pflanzen, die nur die eine Sporangienart tragen, wechseln mit solchen, an denen plurilokuläre und unilokuläre Sporangien gemischt stehen. 2. Die aufrechten Fäden entwickeln sich weiter, wobei die plurilokulären Sporangien gewöhnlich durchwachsen, die unilokulären dagegen meist zur Seite gedrängt werden. Bei einigen 100 μ Höhe tritt Verzweigung ein. Ist eine Höhe von 1—2 mm erreicht, so lassen sich in der Regel zwei Stockwerke unterscheiden: Die untere Hälfte der Fäden ist den unilokulären Sporangien vorbehalten, die später entstehenden plurilokulären Sporangien stehen an der oberen Hälfte seitlich oder terminal und schließen gewöhnlich auch die Seitenäste ab. Die vorher allein bekannte ausgewachsene Pflanze bildet eine dritte Phase und trägt ausschließlich plurilokuläre Sporangien. Ganz ausnahmsweise hat SAUVAGEAU bei einem ARESCHOUGschen Exemplar aus der Ostsee (Bahusia 1860) und bei einem Exemplar von Tatihou an der Basis ganz vereinzelte unilokuläre Sporangien angetroffen.

Die unilokulären Sporangien sind sessil oder 1- bis 2zellig gestielt, kugelig bis eiförmig, 20—45 μ hoch und 15—30 μ breit. Je nach ihrer Größe enthalten sie 6—16 bei der Reife abgerundete Sporen, die durch Verquellen der stark verdickten Sporangienkuppe frei werden und bei 9—12 μ Durchmesser einen großen Chromatophor besitzen. SAUVAGEAU beobachtete an Sporen, die dicht vor der Mündung des Sporangiums liegend angetroffen wurden, hin und wieder sehr geringe amöboide Bewegung, sie drehten sich äußerst langsam um sich selbst. Die Keimung dieser echten Aplanosporen wurde nicht beobachtet, auf die Zoosporen der plurilokulären Sporangien, die um sie herumschwärmten, blieben sie ohne Reaktion. Die plurilokulären Sporangien der Prostadien unterscheiden sich in keinem wesentlichen Zuge von denen der typischen Pflanze. Sie sind bei einer Länge von 25—90 μ und einer Breite von 8—12 μ meist schotenförmig, zuweilen etwas gebogen, besitzen eine bis wenige Reihen von Fächern und entleeren sich durch eine apikale Öffnung. Doch ist bei den jungen Pflanzen das häufige Vorkommen von stark verlängerten interkalaren oder terminalen Sporangien bemerkenswert, bei denen jedes Fach oder eine Gruppe von Fächern durch besondere Öffnungen entleert wird, ohne daß eine scharfe Grenze zwischen beiden Sporangienarten gezogen werden könnte. Die zweiziligen Zoosporen sind verhältnismäßig klein, 7 μ lang und 4 μ breit, besitzen einen etwas gebogenen Chro-

matophor und einen Augenpunkt, der nach SAUVAGEAUS Angabe isoliert vom Chromatophor liegt, was auffallend und der Nachprüfung wert ist. Ein Geschlechtsakt findet bei den Zoosporen, die sich zu rundlichen Flecken ansammeln, nicht statt. Die Keimung erfolgt leicht und schon am folgenden Morgen. Solche in Keimung befindliche Flecken mit ihren zahlreichen, nach oben gerichteten Schläuchen erinnern dann sehr an ein junges *Myrionema.*

b) Prostadien von Helgoland

Soweit SAUVAGEAU. Da er seine wie immer sehr sorgfältigen Untersuchungen ausnahmsweise ohne Figuren publiziert hat, werden einige Abbildungen sowie ergänzende Bemerkungen nach Helgoländer Material willkommen sein. *Ectocarpus tomentosus* liefert ein neues und lehrreiches Beispiel für die Prosporie, auf die ich 1899 aufmerksam gemacht habe. Die ersten Prostadien wurden bei Helgoland auf *Fucus serratus* bereits Anfang September beobachtet (7. Sept. 1911). Die kleinen Räschen zeigten nur plurilokuläre Sporangien, die z. T. nahe der Basis zwischen den aufrechten Fäden stecken, z. T. auf diese hinaufgehen und ihnen mit oder ohne Stiel angeheftet sind (Abb. 1 *A, B*). Zuweilen werden die Fäden im oberen Teil direkt fertilisiert, folgen dann noch langgestreckte vegetative Zellen, so ist das Sporangium fadenförmig interkalar. Dasselbe kann auch bei längeren Fäden, die schon seitliche Sporangien tragen, der Fall sein, auch können die Tragzellen seitlicher Sporangien mit fertilisiert werden. Endlich kann die äußerste Spitze fertilisiert werden, so daß ein terminales Sporangium entsteht. Es ist nun bemerkenswert, daß sich in einem solchen Räschen auch ein Büschel kräftig herangewachsener Fäden befindet, das zwar zahlreiche plurilokuläre Sporangien trägt, aber doch eine Entwicklung beginnt, wie sie für die im Juni zur Reife gelangende typische Pflanze charakteristisch ist. Die Fäden haben nämlich zahlreiche seitliche Langtriebe gebildet und neben diesen die sehr in die Augen fallenden hakenförmigen Kurztriebe, deren Aufgabe es ist, die Langtriebe zu greifen und zu einem festen Bündel zusammenzuschließen (Abb. 2 *A*). Wir haben hier also den lehrreichen Fall stark abgekürzter Prostadien. Die Bildung von unilokulären Sporangien wird hier ganz übersprungen. Die jungen, vegetativ noch nicht voll entwickelten Pflanzen beginnen sogleich plurilokuläre Sporangien zu bilden. Die noch günstige Jahreszeit ermöglicht eine Entwicklung, die zu einer schwächlich entwickelten Herbstgeneration führt. Die schon deutlich auf den Haupttypus hinweisenden Büschelchen tragen aber dessen ungeachtet zahlreiche plurilokuläre Sporangien. Die Räschen wachsen immer oberflächlich, ein Eindringen in das Gewebe von *Fucus serratus* findet nicht statt.

Am 25. September desselben Jahres sammelte ich Stadien, die denen vom 7. September entsprachen. Es wurden nur plurilokuläre Sporangien beobachtet, die aufrechten Fäden waren zum Teil wie dort kräftig herangewachsen und reichlich mit seitlichen plurilokulären Sporangien bedeckt, doch fand sich jetzt keine Andeutung, daß ein gemeinsamer Strang gebildet werden sollte. Vom Oktober und November liegt kein Material vor, wohl aber sammelte ich die Prostadien im Dezember (17. u. 18. Dez. 1907). Die aufrechten Fäden, von sehr ungleicher Höhe, waren jetzt viel kürzer als im September und ohne Langtriebzweige. Auch die charakteristischen hakenförmigen Kurztriebe fanden sich nur ganz ausnahmsweise. Die niedrigen Räschen zeigten ziemlich

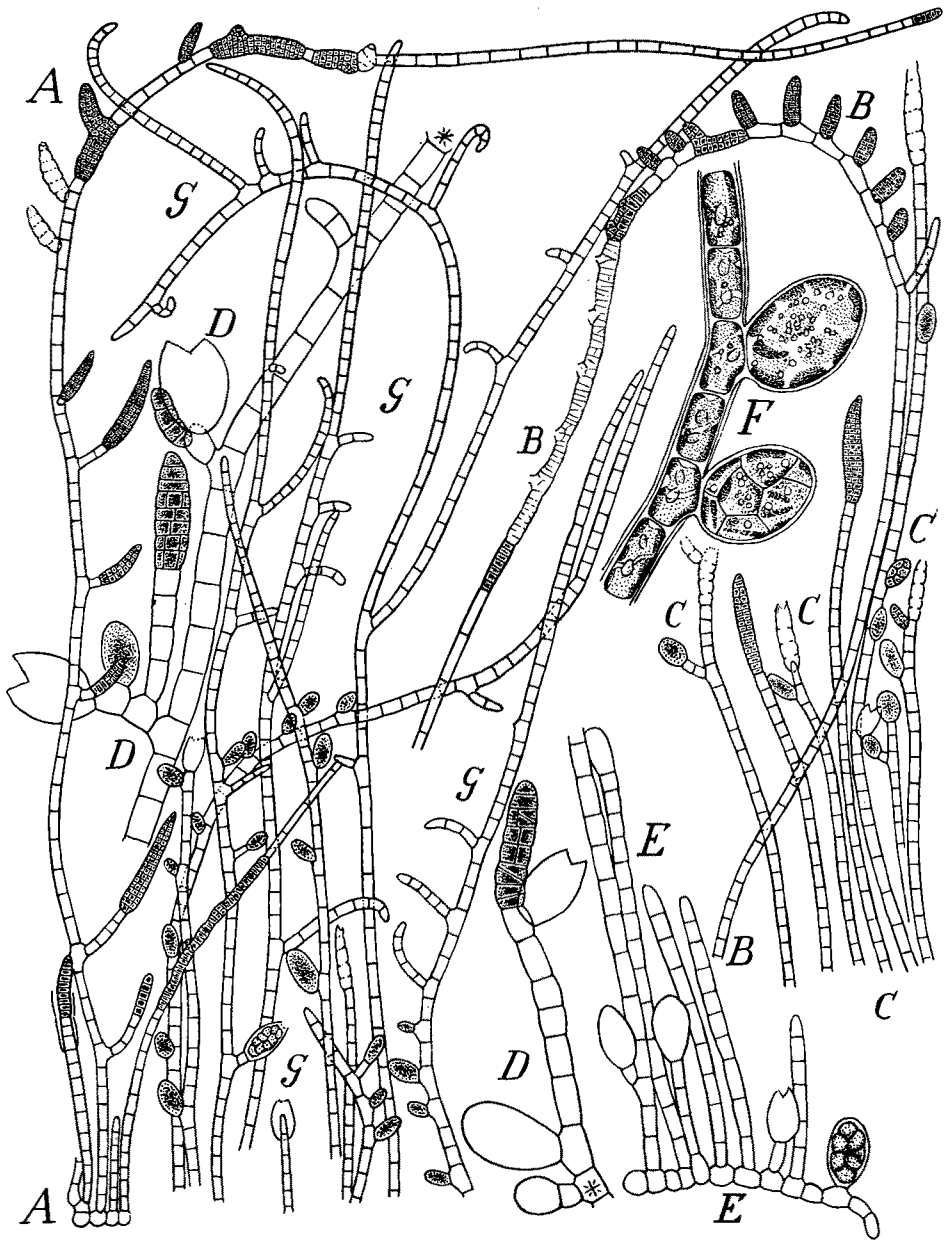
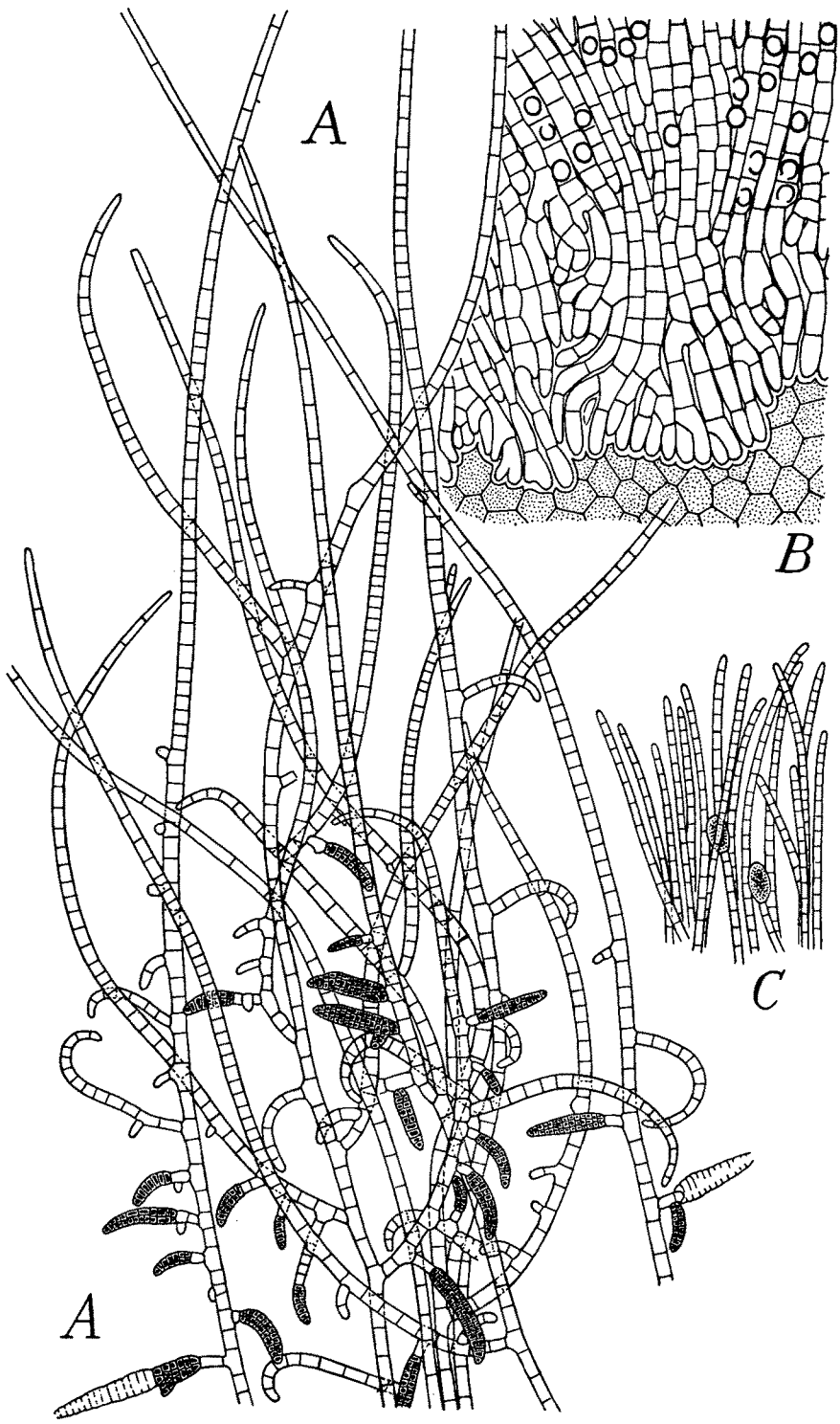


Abb. 1. *Spongonema tomentosum* (Huds.) Kütz. — Prostadien, Material von Helgoland *A*, *B* — 7. Sept. 1911, *C*—*F* — 17. und 18. Dez. 1907, *G* — 5. März 1908

A, *B* Aufrechte Fäden mit seitlichen und langfadenförmigen plurilokulären Sporangien. *C* Aufrechte Fäden mit seitlichen unilokulären und terminalen plurilokulären Sporangien. *D* Etwas längerer Faden, bei * aneinandergefügt zu denken, mit unilokulären und plurilokulären Sporangien. *E* Stolon mit einem sitzenden, einem einzellig und einem dreizellig gestielten, einem terminalen und einem seitlichen unilokulären Sporangium. *F* Stück eines aufrechten Fadens mit zwei seitlichen unilokulären Sporangien, das untere davon reif; die Fadenzellen mit dem Chromatophorenapparat und den hellglänzenden Körpern. *G* Aufrechte Fäden mit seitlichen sitzenden oder ein- bis zweizellig gestielten unilokulären Sporangien und hakenförmigen Kurztrieben. Ein Faden mit einem leeren terminalen plurilokulären Sporangium. — *A*—*C*, *G* × 200; *D* × 400; *E* × 330; *F* × 600


A
B
C
A

reichliche Entwicklung von unilokulären Sporangien neben weniger reichlichen plurilokulären Sporangien Abb 1 *C—F*). Die eiförmigen unilokulären Sporangien, bis 35 μ hoch und 24 μ breit, sitzen den Zellen des Basallagers zuweilen unmittelbar auf. Dieser Fall stellt das Extrem von Prosporie dar: die vom Basallager nach oben entsandte Protuberanz hat, in der Streckung begriffen, ihre vegetative Tendenz verloren, die Streckung wurde eingestellt, statt dessen entwickelt sich die Protuberanz, ohne sich zu teilen, und wird zum Sporangium. Derartige Fälle von früher Prosporie lernte ich zuerst bei *Pogotrichum filiforme* kennen, wo sie noch auffälliger ist, da hier das vegetative Stadium, das unterdrückt und übersprungen wird, nicht ein einfach organisierter verzweigter Faden, sondern ein parenchymatischer Sproß ist. Setzt die Prosporie etwas später ein, so sitzt das Sporangium mit einem einzelligen Stiel auf dem Basallager. Weitere Abstufungen, ein Sporangium mit 3zelligem Stiel, ein solches, das terminal auf einem 14zelligen aufrechten Sproß sitzt und schließlich ein seitlich angeheftetes Sporangium zeigt Abb. 1 *E*. Die seitlichen Sporangien, die nicht selten sind, sitzen bald dem Faden unmittelbar auf, bald sind sie mit ein- bis wenigzelligem Stiel angeheftet. Die plurilokulären Sporangien stecken, wie die unilokulären, nicht selten am Grunde zwischen den aufrechten Fäden, häufig sind sie langgestielt, oft terminal, hin und wieder auch seitlich angeheftet. Beiderlei Sporangien finden sich häufig am selben Faden, meist steht dann das plurilokuläre terminal und ein oder mehrere unilokuläre Sporangien sitzen dem Faden seitlich auf. Öfters trägt dieselbe Endzelle an der Spitze ein plurilokuläres und an der Seite ein unilokuläres Sporangium. Selten sind die Sporangien zu einem kurzen seitlichen Fruchtast zusammengedrängt, wie es der basale Teil des in Abb. 1 *D* dargestellten Fadens zeigt.

Vom Januar habe ich keine Notizen. Im Februar sammelte ich Prostadien bei Helgoland zweimal, 1908 und 1914. Beide Male waren die Fäden in der Regel noch unverzweigt, doch fanden sich zuweilen etwas vorgeschrittene Stadien, bei denen bereits die hakenartigen Kurztriebe, zuweilen in Menge, entwickelt waren. An diesem Material überwiegen unilokuläre Sporangien. Bilder wie das in Abb. 2 *C* wiedergegebene waren besonders häufig. Außerdem stand mir vom Februar Material von Mandal an der Südküste Norwegens zur Verfügung. Die Prostadien fanden sich hier wie bei Helgoland auf *Fucus serratus*, waren im gleichen Entwicklungsstadium und trugen unilokuläre Sporangien. An dem Helgoländer Material war der *Myrionema*-artige Wuchs besonders schön zu sehen. Das Basallager stellt eine mit etwas lappigem Rande und gestreckten Scheitelzellen wachsende, völlig geschlossene Scheibe dar. Etwas einwärts vom Rande heben sich in der Aufsicht die ersten Aussprossungen kugelförmig ab (Abb. 2 *B*), weiter nach der Mitte ist das ganze Lager mit dicht gedrängten Fäden besetzt, auf oder zwischen denen die unilokulären Sporangien als rundliche oder ovale Körper in die Augen fallen (Abb. 2 *C*).

Abb. 2. *Spongonema tomentosum* (Huds.) Kütz. — Prostadien, Material von Helgoland *A* — 7. Sept. 1911, *B*, *C* — Februar 1908

A Vorgeschrittenes, dem Typus sich näherndes Fadenbüschel mit zahlreichen plurilokulären Sporangien und hakenförmigen Kurztrieben. *B* Aufsicht auf das Basallager aus geschlossenen Zellen, in einiger Entfernung vom Rande erheben sich die ersten vertikalen Aussprossungen. Das *Fucus*-Gewebe ist durch Punktierung abgesetzt. *C* Aufrechte Fäden meist steril, da zwischen solche mit unilokulären Sporangien. — *A*, *C* × 200; *B* × 400

Material vom 5. März 1908 trägt fast nur unilokuläre Sporangien (Abb. 1 *G*). Neben kurzen Fäden, die ihr terminales Sporangium tragen und auch zwischen sich noch Sporangien dicht über dem Basallager zeigen, finden sich Partien, wo die vegetative Entwicklung schon kräftig vorgeschritten ist, immerhin nicht so weit, wie im September (vgl. Abb. 2 *A*). Langtriebe sind auch jetzt noch nicht gerade häufig, dagegen hat an den zu erheblicher Länge herangewachsenen Fäden die Bildung von Haken begonnen. Die Sporangien sind auf die Fäden heraufgerückt, oft findet man 6 und mehr an einem Faden. Bald sind sie 1- bis 2zellig gestielt, bald — und das ist die Regel — sitzen sie dem Faden ohne Stiel auf. Plurilokuläre Sporangien, die auf besonderen kurzen Fäden terminal zu stehen pflegen, sind selten.

Im allgemeinen verhalten sich also die Pflanzen von Helgoland ebenso wie die von Biarritz. Nur habe ich bei den weiter entwickelten Pflanzen vom September, die nur plurilokuläre Sporangien trugen, und vom März, die fast ausschließlich unilokuläre Sporangien aufwiesen, die von SAUVAGEAU geschilderte Etagenbildung nicht beobachtet, sie ist jedoch bei den Pflanzen vom 17. Dezember trotz ihrer geringen vegetativen Entwicklung angedeutet, insofern die plurilokulären Sporangien hier an der Spitze, die unilokulären Sporangien seitlich aufzutreten pflegen (Abb. 1 *C*). Die Helgoländer Beobachtungen ergänzen die Biologie unserer Pflanze auch dadurch, daß die Prostadien, die SAUVAGEAU bei Biarritz von Ende Februar bis Ende März fand, für die Nordsee nicht nur für den Winter, sondern auch schon für den Spätsommer und Herbst nachgewiesen werden konnten.

Wir verdanken SAUVAGEAU auch die erste genaue Kenntnis der unilokulären Sporangien. Beobachtet hat sie, wie SAUVAGEAU bereits hervorhebt, schon ARESCHOUG, doch fehlten nähere Einzelheiten, und wenn das Vorkommen dieser Sporangien auch von späteren Forschern erwähnt wurde, so stützen sie sich dabei doch, wie SAUVAGEAU ebenfalls mit Recht betont, offenbar auf ARESCHOUGS Angabe und nicht auf eigene Beobachtungen. Unsere Abb. 1 *F* gibt eine Zeichnung nach dem Leben. Das obere Sporangium ist noch in der Entwicklung begriffen, obgleich es seine endgültige Größe schon erreicht hat. Die Chromatophoren — zum Teil mit biskuitförmigem Umriß, was noch auf eine Teilung hindeutet — sind fast durchgängig wandständig. Nur im unteren Teil hat sich unter einem wandständigen Chromatophor ein anderer von der Wand abgehoben und steht senkrecht zu ihr in das Zellumen hinein. Dieser Vorgang teilt sich dann auch den anderen Chromatophoren mit und zugleich zerklüftet sich das Protoplasma um die Zellkerne herum in etwa 9—10 Portionen, die sich polyedrisch gegeneinander abplatten. Ein Augenpunkt konnte an den im Sporangium ruhenden Schwärmern nicht festgestellt werden. Die leeren Sporangienhülsen können von der sie tragenden vegetativen Zelle durchwachsen werden. Das gleiche gilt auch für die plurilokulären Sporangien, doch sah ich kein Ersatzsporangium.

Das Längenwachstum der aufrechten Fäden erfolgt bei den Prostadien durch interkalare Teilungen besonders in den oberen Partien, während sich die Zellen bis zum doppelten Betrage ihrer Breite strecken. Haarartige Verlängerungen der Sproßspitzen fehlen auch bei vorgeschrittenen Stadien.

Fadenzellen der Prostadien sind in Abb. 1 *F* nach dem Leben gezeichnet. Der Chromatophor ist breitbandförmig und etwas gewunden. Zwischen den Rändern des Bandes, das nicht verzweigt, aber doch hier und da lappig ist, werden von der Zellwand nur schmale Rinnen freigelassen, und es ist deshalb

schwer, über die Anzahl der Chromatophoren Klarheit zu erhalten. Ich gewann den Eindruck, daß hier wie bei den entwickelten Pflanzen ein oder zwei Bänder vorhanden sind, gemäß REINKES Angabe (1889). SAUVAGEAU weist ebenfalls auf diese Schwierigkeit hin und gibt an, daß wenigstens in den Zellen der Basis „le chromatophore est un ruban unique dont les inflexions sont densement rapprochées". Auffallend ist in den Zellen, abgesehen von den stets auftretenden kleinen glänzenden Tröpfchen, die hier spärlich sind, das Vorhandensein von größeren stark lichtbrechenden rundlichen oder länglichen, oft etwas eckigen Körpern, die einzeln, häufiger und oft ganz regelmäßig zu zweien im Zellumen hervortreten. Sie liegen meist der eine der oberen, der andere der unteren Zellwand genähert, so daß die Mitte freibleibt. Sie sind so kennzeichnend, daß mit ihrer Hilfe die Unterscheidung von anderen kleinen *Ectocarpus*-artigen Pflanzen, die sich mit den Prostadien zuweilen zusammen finden, erleichtert wird. In den Sporangien sind sie verschwunden, und es liegt nahe, in ihnen Reservestoffe zu vermuten, die bei der Sporenbildung aufgebraucht werden. Mikrochemische Anhaltspunkte kann ich nicht geben.

c) Prostadien als synonyme Arten

Ehe wir zu den erwachsenen Pflanzen übergehen, müssen wir einige kleine Formen betrachten, die als eigene Arten aufgestellt worden sind, nach meinen Untersuchungen aber nichts anderes als die Prostadien von *E. tomentosus* sein können. Ich beginne mit dem bestbekannten, dem *E. luteolus* von SAUVAGEAU, der dem Helgoländer Herbar schönes getrocknetes Material überwies. Nach diesem Material sind die Zeichnungen unserer Abb. 3 entworfen. SAUVAGEAU fand diese Art im September und Oktober bei Le Croisic auf den alten, der Spreite beraubten Mittelrippen von *Fucus vesiculosus* und *F. serratus,* dagegen nie auf den Spreiten intakter Pflanzen. Erst beim Eintrocknen machen sich die ausgedehnten Überzüge bemerkbar. Die Stolonen, die ein stark zerstörtes Rindengewebe vorfinden, bilden in den abgestorbenen oberflächlichen Wirtszellen oft ganze Nester von mehr oder weniger rundlichen zusammengedrängten Zellen (Abb. 3 *A*). Auch etwas unter der Oberfläche sind die toten *Fucus*zellen mit solchen Nestern hier und da angefüllt; stellenweise dringen von ihnen Stolonenstränge auch noch etwas tiefer hinab, nie aber bis ins Markgewebe der Wirtspflanze. Die Nesterbildung auf und nahe der Oberfläche wird bei gut entwickelten Pflanzen so kräftig, daß ausgedehnte Polster oder Kissen gedrängter Zellen zustande kommen, die mit den Kissen von *Elachista* verglichen werden können. Offenbar tragen zur Ausbreitung des Kissens am Rande Stolonen bei, die sich horizontal oberflächlich ausbreiten und in den Präparaten nicht allzu selten angetroffen werden (Abb. 3 *B*). Aus diesen Kissen entspringen die aufrechten Fäden, deren Verzweigung sich auf die Basis dicht über dem Kissen oder im Kissen selbst beschränkt. Ihre Zellen können sich bis zum Doppelten ihrer Breite strecken, die Spitze der Fäden erhält oft durch weitere Streckung der Zellen bei gleichzeitiger Rückbildung der Chromatophoren einen kurzen haarartigen Abschluß. Die durchschnittliche Länge der Fäden beträgt 100—300 μ, selten 400 μ, ihre Breite 6—8 μ, an der Basis oft weniger. Von den Chromatophoren heißt es bei SAUVAGEAU: „ils sont composés de bâtonnets de deux sortes, des longs et des courts". In der am Schluß seiner Arbeit folgenden Diagnose nennt SAUVAGEAU ihre Anzahl gering.

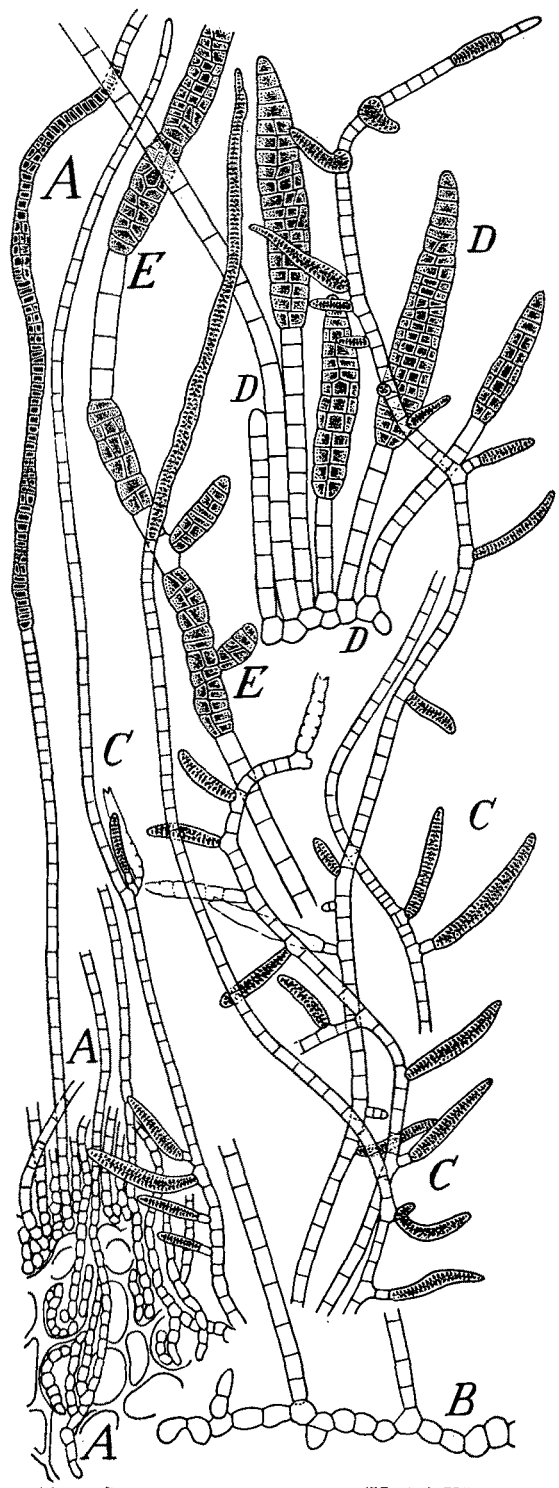


Abb. 3. *Spongonema tomentosum* (Huds.) Kütz.
Prostadien, nach Originalmaterial von *Ectocarpus luteolus* Sauv.
A Korrodierte *Fucus*zellen mit den nestartigen Stolonen; ein aufrechter Faden trägt ein interkalares langfadenförmiges Sporangium. *B* Oberflächlich kriechender Stolon. *C* Einige aufrechte Fäden mit seitlichen und interkalaren sowie einem langfadenförmigen terminalen Sporangium. *D* Basalzellen mit Sporangien, die auf kurzen Fäden terminal stehen. *E* Fadenstück mit interkalaren Sporangien. — *A*, *C* × 200; *B*, *D*, *E* × 400

Es sind nur plurilokuläre Sporangien bekannt. Sie sitzen bald zwischen den Fäden dicht über dem Kissen oder diesem mit vielzelligem Stiel angeheftet, bald am Grunde der freien Fäden seitlich mit oder ohne Stielzelle (Abb. 3 *C, D*). Von linearischer Form oder in der Mitte etwas anschwellend und dann leicht lanzettlich, sind sie zuweilen etwas gebogen, wie bei *Ectocarpus tomentosus*. Auch können sie an der Basis eine kurze Auszweigung tragen. Häufig sind fadenförmig verlängerte Sporangien, die den Abschluß eines aufrechten Sprosses bilden. Aber es können an der Spitze auch noch einige sterile Zellen folgen, dann wird das Sporangium fadenförmig-interkalar. Ab und zu gehen die seitlichen Sporangien auch bis zur Spitze des Fadens hinauf. Wie bei den Prostadien von *E. tomentosus* können sie dann mit ihrer Basis interkalar im Faden stecken. SAUVAGEAU gibt an, daß die Sporangien oft eine Reihe von Fächern haben. Das ist besonders bei fadenförmigen Sporangien der Fall. Tritt Längsfächerung auf, so greift sie nie stark um sich, so daß das „articulis mediis semel longitudinaliter divisis" in SAUVAGEAUS Diagnose meist zutrifft. Daß aber auch 3—4 Fächer quer nebeneinander liegen können, zeigen unsere Figuren.

Diese Beschreibung enthält mehrfache Hinweise auf *Ectocarpus tomentosus,* und SAUVAGEAU kommt in seiner Abhandlung über diese Art ausdrücklich auf die Beziehungen zu *E. luteolus* zu sprechen. Die Untersuchung von SAUVAGEAUS Originalmaterial hat mich in Zusammenhang mit den Befunden bei *E. minimus* Näg. und *E. terminalis* Kütz. zu der Überzeugung geführt, daß alle drei Arten nichts weiter sind als die Prostadien von *E. tomentosus*. Was mich anfangs bedenklich machte, *E. luteolus* hierherzuziehen, waren mehrere Umstände. Es mußte auffallen, daß in dem reichlichen Material immer nur Prostadien, niemals etwas vorgeschrittenere Stadien vorhanden waren, daß sich niemals hakenförmige Kurztriebe fanden, daß die unilokulären Sporangien fehlten und daß die Chromatophoren abweichend gestaltet waren. Aber bei dem, wie wir sehen werden, unzweifelhaft mit *E. luteolus* Sauv. identischen *E. minimus* Näg. sind nicht nur unilokuläre Sporangien reichlich, sondern auch einige spärliche hakenförmige Kurztriebe vorhanden, und was die Chromatophoren betrifft, so schließen SAUVAGEAUS Angaben sowie seine Abbildungen nicht aus, daß auch hier die Differenz nicht so groß ist, wie es scheint. Das Verhältnis zur Wirtspflanze bei *E. luteolus* und bei *E. tomentosus* kann ebenfalls kein Grund sein, die Arten getrennt zu halten, denn einerseits kann *E. tomentosus,* wenn er auf altem, zerfressenem *Fucus*laube wächst, endophytisch werden, andererseits *E. luteolus* auch völlig oberflächliche Stolonen entsenden. SAUVAGEAU sagt selbst, der Endophytismus spiele hier eine mehr nebensächliche Rolle und sei mehr gelegentlich und durch das Wachstum auf zerstörten Rindenpartien veranlaßt, also nicht obligatorisch.

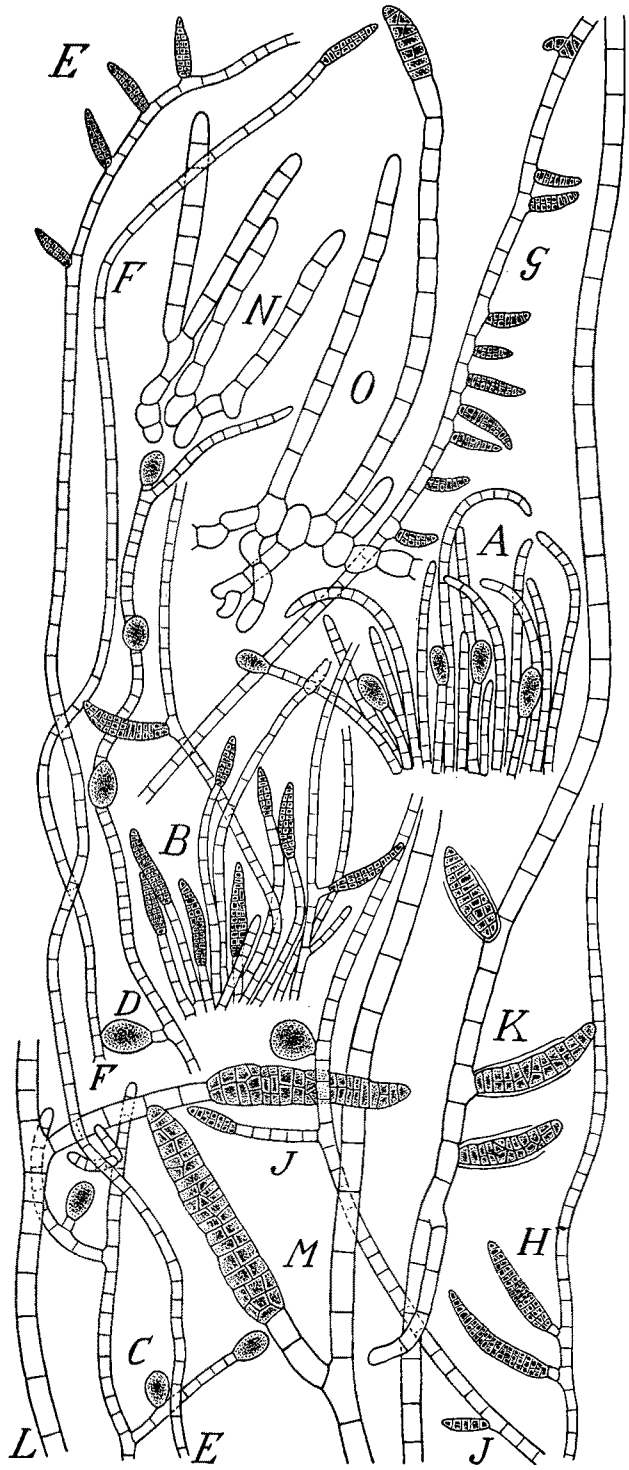
Im Jahre 1845 hat NÄGELI bei Dover eine Phaeosporee gesammelt, die er, ohne etwas darüber zu veröffentlichen, *Ectocarpus minimus* genannt hat. SAUVAGEAU hat diese Art untersucht auf Grund von Material, das er von BORNET erhielt. Es bestand in einem Originalexsikkat, das der französische Altmeister der Phykologie von HEPP bekommen hatte und in einem ähnlichen Exsikkat, das BATTERS im Oktober 1884 bei Berwick gesammelt hatte. Die von SAUVAGEAU mitgeteilten Untersuchungen beziehen sich offenbar nur auf die Pflanze von NÄGELI. Über BATTERS' Pflanze wird nur kurz angegeben: „La plante de Berwick est identique à celle de Douvres." Bei BATTERS (1889) erscheint „*Ectocarpus minimus* Naegl., in Herb. (Fide BORNET)" als Synonym unter *E. termi-*

nalis Kütz. Für das Vorkommen wird angegeben: „on *Cladophora rupestris, Ceramium rubrum,* and other small Algae in pools between tide-marks. June to Oct. Rare. Greenses, Rocks north of Sharper Head." Danach kann die von BATTERS an BORNET geschickte und von diesem an SAUVAGEAU mitgeteilte Probe kaum auf *Himanthalia lorea* gewachsen sein, sonst hätte BATTERS dies ausdrücklich betont und nicht die Bezeichnung „and other small Algae" gebraucht. Was es mit der BATTERSschen Pflanze auf sich hat, muß also vorläufig dahingestellt bleiben.

Über die von NÄGELI gesammelte Pflanze gibt SAUVAGEAU an, daß sie auf *Himanthalia lorea* Räschen von 1 mm Höhe und unbestimmter Umgrenzung bilde. Die unregelmäßig verzweigten Stolonen sind endophytisch und gehen bis ins Markgewebe der Wirtspflanze. In der Nähe der Oberfläche drängen sie sich bündelförmig zusammen und zerstören das Rindengewebe. Das würde also vollkommen dem Verhalten von *E. velutinus* entsprechen, der ebenfalls auf *Himanthalia* wächst. Die aufrechten Fäden sind gerade oder gewunden, einfach oder an der Basis verzweigt, oben oft in ein langes Haar auslaufend. Ihre Zellen sind etwa 8 μ breit und ein- bis viermal so lang. Über die Chromatophoren wird nichts angegeben. Die plurilokulären Sporangien sind zylindrisch-lanzettlich, auf kurzen Fäden terminal oder seitlich an den aufrechten Fäden meist nahe der Basis, sitzend oder gestielt, zuweilen zu mehreren gereiht, 35—115 μ lang, 10—20 μ breit, längsgefächert. Unilokuläre Sporangien wurden nicht gefunden.

Man sieht, das sind alles Merkmale, die von denjenigen der Prostadien von *Ectocarpus tomentosus* und von *E. luteolus* kaum spezifisch verschieden sind. Nur der ausgeprägte Endophytismus, der zu einem Eindringen der Stolonen bis tief ins Markgewebe führt, stimmt nicht. Nun liegt bei dem KÜTZINGschen Original von *E. terminalis* auch ein NÄGELIsches Original des *E. minimus.* Es ist ein mehrfach gegabeltes Thallusstück einer Fucacee, das mit einem gelblich-grünen Überzug bedeckt ist. Die Untersuchung der Wirtspflanze ergab, daß es sich hier nicht um *Himanthalia lorea* handelt, sondern um ein der Spreite völlig beraubtes Stück eines *Fucus,* dessen nähere Bestimmung wegen der Spreitenlosigkeit nicht mehr möglich ist (siehe jedoch weiter unten). Um ganz sicher zu gehen, erbat ich mir auch die NÄGELIschen Originale, die im Herbarium des Eidgenössischen Polytechnikums in Zürich aufbewahrt werden. Es sind eine Reihe von *Fucus*stücken, die den Proben im KÜT-

Abb. 4. *Spongonema tomentosum* (Huds.) Kütz.
Prostadien, nach Originalmaterial von *Ectocarpus minimus* Näg.; Dover, Juni
A Kurze aufrechte Fäden mit unilokulären Sporangien. *B* Kurze aufrechte Fäden mit plurilokulären Sporangien. *C* Verzweigter aufrechter Faden mit unilokulären Sporangien. *D* Aufrechter Faden mit interkalaren Teilungen und zum Teil einzellig gestielten unilokulären Sporangien. *E* Langer unverzweigter Faden mit seitlichen plurilokulären Sporangien. *F* Langer unverzweigter Faden mit terminalem plurilokulären Sporangium. *G* Faden mit seitlichen plurilokulären Sporangien und einem halb interkalaren. *H* Faden mit zwei einzellig gestielten plurilokulären Sporangien. *J* Faden mit zwei plurilokulären Sporangien und einem unilokulären. *K* Faden mit drei plurilokulären Ersatzsporangien und einer kurzen Rhizine. Nach unten folgten bis zum Ansatz an die Stolonen noch 7 Zellen. *L* Fadenstück mit einem seitlichen, 4zellig gestielten plurilokulären Sporangium. *M* Fadenstück mit einem 2zellig gestielten plurilokulären Sporangium. *N* Sterile Basalstücke. *O* Basalstück zum Teil oberflächlich kriechend; der eine aufrechte Faden trägt ein terminales plurilokuläres Sporangium. — *A* bis *J* × 200; *K*—*O* × 400


E
F
N
O
G
A
B
D
K
F
J
M
H
C
L
E
J

ZINGSchen Herbar durchaus entsprechen, aber der gelblich-grüne Überzug ist stellenweise kräftiger und filzig oder sogar zu einem zottigen Pelz entwickelt. Auch hier handelt es sich überall um *Fucus* und nicht um *Himanthalia.* Die beiliegenden Etiketten enthalten, zum Teil sicher von NÄGELIS Hand, die Bezeichnung *„Ectocarpus minimus* auf *Fucus serratus* und *vesiculosus.* Dover, Juli 1845. — Kg. 25. *‚Ectocarpus terminalis'* Kg. in litt. 1847; stimmt jedoch nicht mit der Beschreibung." Die Untersuchung ergab, daß die zottigen Büschel entwickelte Pflanzen von *E. tomentosus* waren, die mit plurilokulären Sporangien beladen sind. Die kurzen gelblichen Überzüge zeigen stellenweise nur plurilokuläre Sporangien. Sie stimmen dann mit den Beschreibungen, die SAUVAGEAU für seinen *E. luteolus* und NÄGELIS *E. minimus* gegeben hat, überein, nur fehlen die langfadenförmigen Sporangien. An anderen Stellen finden sich den plurilokulären auch unilokuläre Sporangien beigemischt und wieder an anderen kommen nur unilokuläre vor. Solche Stellen entsprechen ganz dem, was für die Prostadien von *E. tomentosus* bekannt ist (Abb. 4 *A, B).* Hier und da finden sich zwischen den kurzen Rasen auch verlängerte Fäden mit unilokulären oder plurilokulären Sporangien, diese oft gereiht (Abb. 4 *D—G*). Zuweilen sind auch die kurzrasigen Fäden verzweigt und tragen dann oft unilokuläre Sporangien (Abb. 4 *C*). Sehr selten findet sich im unteren Teile längerer Fäden eine vereinzelte Rhizine *(K).* Was das Verhältnis zur Wirtspflanze anlangt, so kommen in den zerstörten Rindenzellen Nester von Basalzellen, wie sie SAUVAGEAU für *E. luteolus* beschrieben hat, in Menge vor, hier und da trifft man auch wie dort auf oberflächlich kriechende Stolonen (Abb. 4 *O*), und stellenweise dringen die Stolonen etwas tiefer zwischen das Rindengewebe ein. Ein Hinabgehen bis ins Mark habe ich weder an dem Material aus dem KÜTZINGschen noch an dem aus dem Züricher Herbar feststellen können.

Wenn für *E. minimus Himanthalia* als Wirtspflanze angegeben wird, so liegt offenbar ein Irrtum vor, zu dem KÜTZING die Veranlassung gegeben hat. Er erwähnt nämlich NÄGELIS Pflanze als Synonym bei seinem *E. terminalis* mit folgendem Zusatz (Spec. Alg. S. 458): „Ad Helgoland in *Fuco vesiculoso* ipse; ad Dover in *Himanthalia* legit cl. NAEGELI." Daß tatsächlich *E. minimus* gemeint ist, bezeugt der Vermerk im Herbarium NÄGELI. Der Irrtum KÜTZINGS wurde offensichtlich durch den spreitenlosen Zustand des *Fucus* hervorgerufen, aber es gebührt ihm das Verdienst, zuerst die Identität der beiden Arten erkannt zu haben.

Die dritte Art, mit der wir uns hier beschäftigen müssen, ist KÜTZINGS *Ectocarpus terminalis.* Das Originalmaterial enthält eine Anzahl kleiner Exemplare und Bruchstücke von *Fucus vesiculosus,* die, im Besitz der Blattspreite, in den unteren zwei Dritteln mit einem zum Teil wolligen Pelz von gelblichen Fäden bedeckt sind, zum Teil auch nur mit gelblichen Überzügen. Es kostete Mühe, festzustellen, was KÜTZING mit seinem *E. terminalis* gemeint hatte, ehe ich die Zusammenhänge kannte. Denn das Material besteht der Hauptmasse nach aus einem Gewirr von *Elachista fucicola, Ulothrix flacca* und einem kleinen *Ectocarpus,* der zum Formenkreis von *E. confervoides* gehört. Erst nach langem vergeblichem Suchen fand ich einen *Ectocarpus,* der zu KÜTZINGS Zeichnung in den „Tabulae phycologicae" paßt. Hier sind eine Anzahl meist unverzweigter, bis 17 Zellen langer, dünner Fäden dargestellt, die teils seitlich, teils terminal ein länglich-elliptisches plurilokuläres Sporangium tragen. Die Diagnose in den „Species Algarum" l. c. lautet: „E. subinconspicuus, trichomatibus hinc eramosis illinc parce ramosis 1/250—1/220‴ cras-

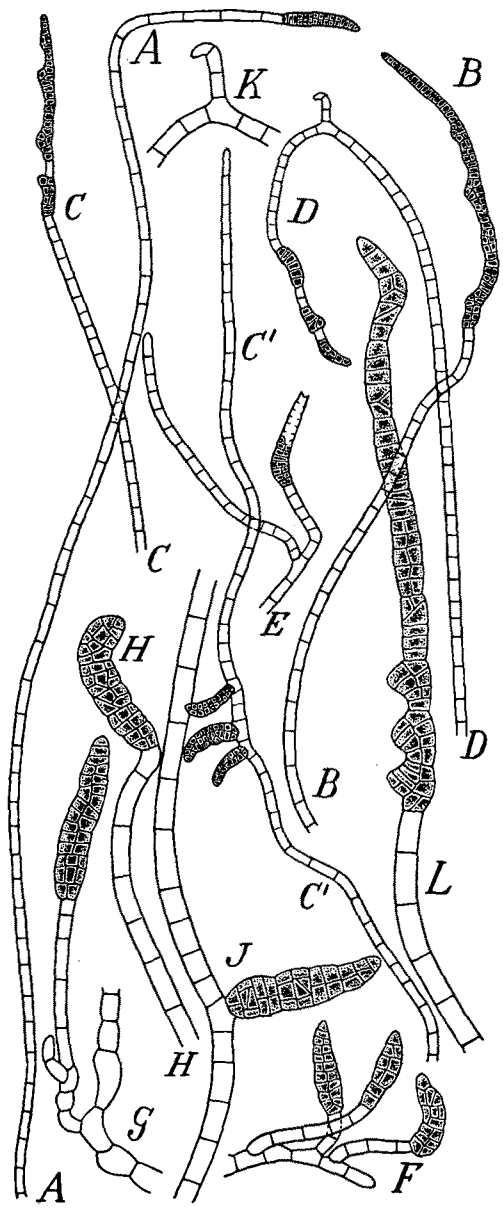


Abb. 5. *Spongonema tomentosum* (Huds.) Kütz.
Prostadien, nach Originalmaterial von *Ectocarpus terminalis* Kütz., Helgoland
A—D Lange aufrechte Fäden mit terminalen bzw. langfadenförmigen oder interkalaren Sporangien. *C* Langer Faden mit seitlichen Sporangien. *E* Verzweigter aufrechter Faden; Sporangium zum Teil entleert. *F, G* Stolonen mit 2- bis 5zellig gestielten Sporangien. *H* Terminales Sporangium hakenförmig gekrümmt. *J* Fadenstück mit einem sitzenden seitlichen Sporangium. *K* Fadenstück mit hakenförmigem Kurztrieb. *L* Fadenförmiges Sporangium. — *A—E* × 200; *F—L* × 400

sis; articulis diametro aequalibus vel duplo longioribus, cylindricis; spermatoidiis solitariis terminalibus, oblongo-ellipticis." Es ist die ausführliche und korrekte Wiederholung der deutschen Diagnose aus der Phycologia germanica. Unsere Abb. 5 gibt die genaue Analyse des Materials. Aus Stolonen, die im Gewirr der anderen Epiphyten kriechen, in den korrodierten Rindenzellen von *Fucus* aber auch ganze Nester bilden und zwischen sie eindringen, erheben sich die aufrechten Fäden, die zum Teil, wie es KÜTZING beobachtet hat, schon nach einer geringen Anzahl von Zellen mit einem terminalen plurilokulären Sporangium schließen, zum Teil aber auch bei gewundenem Verlauf eine erhebliche Länge haben können. Bald tragen sie dann seitliche Sporangien, die zuweilen zu Gruppen genähert stehen und sofort an ähnliche Bilder bei *E. tomentosus* erinnern, bald schließen sie an der Spitze mit einem kurzen plurilokulären Sporangium. Wenn noch ein Zweifel sein konnte, daß es sich um die Prostadien von *E. tomentosus* handelt, so wurde er beseitigt durch das Vorkommen langfadenförmiger und interkalarer Sporangien (Abb. 5 *B—D*) und das freilich sehr seltene Auftreten hakenförmiger Kurztriebe (Abb. 5 *K*).

Aus diesen Ausführungen, deren Länge sich nicht umgehen ließ, ergibt sich, daß *E. luteolus* Sauv., *E. minimus* Naeg. und *E. terminalis* Kütz. als selbständige Arten zu streichen sind und — da sie nichts anderes als die Prostadien von *E. tomentosus* darstellen — diesem als Synonyme anzufügen sind. Das Ergebnis wird um so weniger überraschen, als ja schon KÜTZING NÄGELIS *E. minimus* für identisch hält mit seinem *E. terminalis*, eine Auffassung, die offenbar auch BORNET teilte, und als SAUVAGEAU seinen *E. luteolus* als „*Ectocarpus minimo* peraffinis" bezeichnet, zugleich aber auch die Ähnlichkeit zwischen *E. luteolus* und den Prostadien von *E. tomentosus* gebührend hervorgehoben hat.

d) Die ausgewachsene Pflanze

Die typischen und ausgewachsenen Pflanzen dieser schönen, bei Helgoland meist auf *Fucus serratus* auftretenden Art werden bis 15 cm lang und stellen ziemlich reich verzweigte Büschel von tief dunkelbrauner oder goldgelbbrauner Farbe dar, die durch die feste seilartige Zusammendrehung der Hauptfäden und die einen zottigen Überzug bildenden freien Ästchen einen sehr charakteristischen Habitus zeigen. Sie erscheinen bei Helgoland im Laufe des April, doch ist die seilartige Zusammendrehung der Hauptachsen dann noch nicht durchgeführt, und die noch niedrigen Büschel bilden einen mehr gleichmäßig wolligen Überzug. Der Höhepunkt wird etwa Ende Mai, Anfang Juni erreicht, wo die Pflanzen in voller Sporangienbildung sind. Im Juli trifft man bereits alte überständige Pflanzen und im August sind sie verschwunden. Nur hier und da trifft man auf den *Fucus*thallomen noch einige niedrige Stümpfe als letzte Überbleibsel.

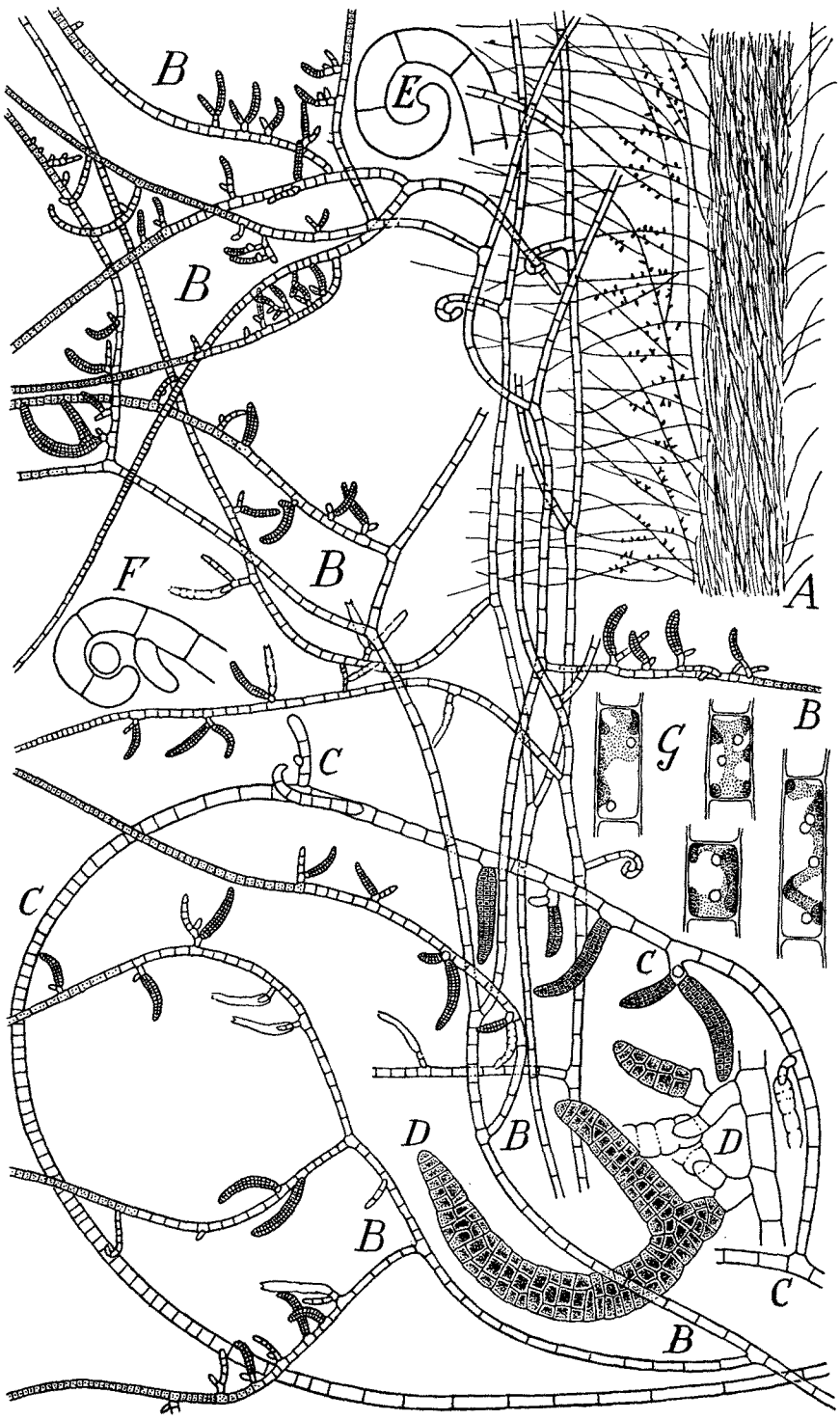
Ectocarpus tomentosus bietet das Beispiel einer Art, die sich durchaus in den Rahmen der Gattung fügt, die aber trotz des einfachen, dieser Gattung eigenen Baues eine höhere Organisationsstufe erreicht als andere Arten, ohne ihren morphologischen Aufbau im Prinzip zu ändern. Vorstufen finden sich freilich auch bei anderen Arten. In der Regel begegnen wir dem Typus mannigfach verzweigter Fäden, die, da Adventivbildungen häufig sind, an den Achsen aller Ordnungen Sporangien tragen, wenn auch die peripherischen Zweige

bevorzugt sind. Aber bei gewissen Arten nähern sich die Hauptachsen, so daß sie einen lockeren Strang innerhalb der nach allen Seiten ausgebreiteten Zweige bilden, und bei verhältnismäßig tiefstehenden Arten wie bei *Ectocarpus siliculosus* und Verwandten kommt es bereits zu einer seilartigen Zusammendrehung der Hauptachsen, wie wir sie schon bei der Gattung *Pylaiella* kennenlernten. Bei *Ectocarpus tomentosus* übernehmen nun besondere, hakenförmig gekrümmte Kurztriebe die Aufgabe, die aufrechten Sprosse zu greifen, aneinander heranzuziehen und zu einem Strang zu vereinigen. Später, wenn durch die seilartige Zusammendrehung der Verband befestigt ist, findet man sie im Zentralstrang nur nach längerem Suchen, aber sie treten jetzt auch an den seitwärts abbiegenden freien Fäden auf (Abb. 6 *B*). Es scheint, daß sie die Aufgabe haben, die sich lebhaft interkalar teilenden und streckenden Fäden, die nach der Entleerung der früheren immer neue Sporangien bilden, mit ihrer nun nur noch entleerte Sporangien tragenden Basis an den festen Mittelstrang näher heranzuziehen, der so an Dicke zunimmt.

Diese morphologische Differenzierung bewirkt einerseits die mechanische Festigung des Fadenbüschels und ermöglicht zugleich eine weitere Arbeitsteilung, die bei anderen Arten höchstens angedeutet ist. Die gestreckten Zellen des Stranges sind verhältnismäßig arm an Chromatophoren, reicher schon die sporangientragenden Teile, am dichtesten aber ist der Chromatophorenapparat in den langen, makroskopisch als goldgelbe Zotten erscheinenden unverzweigten und frei herausragenden Fadenteilen, wo die Zellen auf lange Strecken hin in lebhafter Teilung und ebenso hoch oder auch weniger hoch als breit sind (Abb. 6 *C*). Nach den Spitzen zu verlängern sich die Zellen dieser Fäden bis zum 8fachen ihrer Breite und werden nun allmählich wieder ärmer an Chromatophoren, bis sie, abknickend, schließlich fast farblos erscheinen.

Es ist hier, nur mit einfachen Mitteln, eine ähnliche Organisation erreicht, wie wir sie bei den Mesogloeaceen und Myriogloeaceen kennen. Unter den Mesogloeaceen hat die mittlere Partie, der sogenannte „Markstrang", bei *Eudesme* noch ganz den Charakter langzelliger *Ectocarpus*fäden; die peripherischen Teile, die die Aufgabe der Assimilation haben, sind hier zu Paraphysen verkürzt. Bei den Myriogloeaceen haben wir einen zottigen Pelz langer Assimilationsfäden, der den Markstrang umhüllt und durchaus den freien peripherischen Fäden von *Ectocarpus tomentosus* homolog ist. Wie bei den Ectocarpaceen sind auch bei den Myriogloeaceen die Sporangien äußerlich angeheftet, und wie bei *Ectocarpus tomentosus* sitzen sie an der Grenze von festverbundenem Mittel- oder Markstrang und den freien Assimilationsfäden.

Es ist mir in der Gattung *Ectocarpus* nur noch ein Beispiel bekannt, das man *Ectocarpus tomentosus* etwa an die Seite setzen könnte: auch bei *Ectocarpus Duchassaingianus* vereinigen sich die Hauptachsen zu einer ziemlich scharf abgegrenzten mittleren Zone und werden durch besondere, quer dazu verlaufende Kurztriebe fest miteinander verkettet. Diese sind bald wie bei unserer Art wenigzellig und hakenförmig gebogen, bald verlängern sie sich rhizinenartig und können sich dann im Bogen abwärts wenden. Aber es ist ein wichtiger Unterschied vorhanden: *E. Duchassaingianus* wird nur etwa ... cm hoch [fehlt im Manuskript. Km.]. Die mittlere Zone bildet hier keinen verlängerten und verzweigten Strang, der gleichförmig mit den freien zottigen Fäden bekleidet ist, sondern nur eine untere Region, die nach der Kuppe und den oberen Flanken hin in die langen, freien und assimilierenden Fäden hin ausläuft. Im übrigen ist an diesen ein oberer unverzweigter Teil von einem unteren sporangien-


B
E
B
F
B
A
G
B
C
C
C
D
B
D
B
C
B

tragenden durch eine trichothallische Zone in ganz ähnlicher Weise geschieden wie bei *Ectocarpus tomentosus.*

In der Regel ist der Mittelstrang von *Ectocarpus tomentosus* sehr ausgeprägt. So sah ich es bei englischen Pflanzen, bei denen von Helgoland und auch bei Exemplaren aus der Ostsee. Fallen bei alternden Pflanzen die freien Enden ab, so erscheint das ganze Gefüge noch fester, und HARVEY zieht, um die Tracht der Pflanze zu charakterisieren, den Vergleich mit *Codium tomentosum* heran. Aber er fährt dann fort: „In some specimens this character is much more strongly developed than in others, the branches in them being singularly rope-like; while in an opposite variety the tips of the filaments and their lateral divisions are so nearly free that the plant assumes quite a feathery aspect." Pflanzen, die diesem Bilde etwa entsprechen, finden sich auch bei Helgoland, und zwar im Frühling, besonders im April, wo *Ectocarpus tomentosus* schon stattlich herangewachsen ist, auch schon fruktifiziert, aber doch seine volle Entwicklung noch nicht erreicht hat.

Die von KÜTZING (Spec. Alg. S. 461) gebrachte Unterscheidung von 2 Varietäten β *ramellosum* und γ *clavatum,* ist, wie seine Originale zeigen, nach der bloßen Tracht gemacht. Die zweite Form, durch „phycomate simpliciusculo abbreviato clavato" ausgezeichnet, ist die voll entwickelte Pflanze. Die durch „segmentis primariis ramulis lateralibus numerosis acutis longitudinaliter obsessis. Color virescens" ausgezeichnete Form ist ein jüngeres, bei Helgoland gesammeltes Exemplar, bei dem die Strangform noch nicht völlig durchgeführt ist und zahlreiche kurze Seitenstränge sich vom Hauptstrang abzweigen.

Die Verzweigung der Fäden im Mittelstrang sowohl wie in den freien peripherischen Partien ist stets zerstreut, niemals opponiert. Durch kräftiges Heranwachsen des Tochterzweiges wird sie scheinbar gabelig und besonders im Mittelstrang hat man ganz den Eindruck von echter Dichotomie. Hier wachsen die Zellen hauptsächlich durch Streckung und dasselbe gilt für die dem Mittelstrang benachbarten Teile der freien Fäden. Der Strang zeigt chromatophorenärmere Zellen von fast gleichmäßiger Länge, die etwa das 4- bis 5fache der Breite beträgt. Die eigentliche Teilungszone liegt in den freien Fäden mehr peripher und außerhalb des Sporangien erzeugenden Abschnitts. Hier verringert sich die Höhe der Zellen durch rasch aufeinanderfolgende Teilungen bis auf den Betrag der halben Breite und weniger. Dieses recht ausgedehnte interkalare Meristem ist dicht mit Chromatophoren erfüllt, verleiht der zottigen Bekleidung des festen Stranges seinen tief goldbraunen Ton und hat den Hauptanteil an der Assimilationsarbeit. Noch weiter nach außen werden die Zellen dann wieder länger und ihre Chromatophoren werden lockerer, so daß der Faden mit einer haarähnlichen, schließlich abknickenden Spitze endet.

Abb. 6. *Spongonema tomentosum* (Huds.) Kütz. Entwickelte Pflanzen von Helgoland
A Optischer Längsschnitt leicht schematisiert; rechts der Mittelstrang, links die freien Fäden mit der Sporangienzone. *B* Optischer Längsschnitt durch einen Teil von *A*, stärker vergrößert; an den peripherischen Fäden des Mittelstranges drei Greifhaken. Die freien Fäden mit zahlreichen Sporangien und den langen, dunkler gehaltenen Teilungszonen weiter nach außen. *C* Ein einzelner freier Faden. *D* Stück eines freien Fadens mit zwei Sporangialästen, das eine Sporangium gabelförmig verzweigt. *E, F* Greifhaken aus dem Mittelstrang, stark eingerollt, einer mit einzelligem Greifzweig. In der Mitte des großen Hakens sieht man den ergriffenen Langtrieb. *G* Zellen aus dem Mittelstrang und der Basis der freien Fäden (6. Juli 1959, P. H. SAHLING del.).
B, C × 200; *D—F* × 400; *G* × 875

Der Chromatophor, der sich meist in der Einzahl, seltener zu zweien findet, stellt eine in der Regel bandförmig ausgezogene, oft etwas spiralig gewundene Platte dar, selten ist er, ohne gerade bandförmig zu werden, nur etwas verlängert und ausgebuchtet (Abb. 6 *G*). Pyrenoide sind vorhanden, groß und deutlich, und sitzen meist zu mehreren dem Chromatophor auf der Innenseite auf. In den Zellen, die in rascher Teilung begriffen sind, bleiben nur schmale Rillen der Zellwand vom Chromatophor frei, in den langgestreckten Zellen besonders des Mittelstranges nimmt der Chromatophor nur einen kleinen Teil der Wandfläche ein.

Die hakenförmigen Kurztriebe sind in den freien Teilen nur leicht gekrümmt, im Strangteile dagegen oft stark eingerollt, so daß der von ihnen ergriffene Faden fest in der Windung steckt. Zuweilen tritt am Haken seitlich noch ein zweiter kleiner Hakenzweig auf, der die Umklammerung noch enger macht (Abb. 6 *F*).

Die entwickelten Pflanzen tragen immer nur plurilokuläre Sporangien, die in ihrer Form durchaus denen der vorgeschrittenen Jugendstadien von Anfang September 1911 entsprechen, also kurz-linearisch oder, in der Mitte etwas anschwellend, leicht lanzettlich und meistens mehr oder weniger stark gebogen sind. Ist die Biegung sehr ausgesprochen, so bilden sie kleine Haken, die dem gleichen Zweck wie die hakenförmigen Kurztriebe dienen können. Bald stehen sie einzeln, sitzend oder gestielt, bald finden sich zwei, ein junges und ein älteres, in gespreizter Stellung auf meist einzelligem Stiel vereinigt, selten häufen sie sich zu drei oder vier. Mit Ausnahme der nur quergefächerten Spitze sind sie in wenigen Reihen längsgefächert. Die Fächerung ist von normaler Größe. Nicht selten ist bei zweizelligem Stiel die obere Zelle, die ein terminales und ein seitliches Sporangium tragen sollte, ebenfalls fertilisiert, so daß ein gabelig verzweigtes Sporangium zustande kommt (Abb. 6 *D*). Langfadenförmige Sporangien, wie wir sie bei den Jugendstadien antrafen, sind bei den entwickelten Pflanzen eine Ausnahme. Börgesen (1903, S. 414) beschreibt und bildet einen solchen Fall ab, den er an Material von den Färöer-Inseln beobachtete. Er erwähnt das Vorkommen von plurilokulären Sporangien für den April, Mai, Juli und November. Besonders der letztere Fall läßt an Prostadien denken, denn bei Helgoland sind die entwickelten Pflanzen um diese Zeit längst verschwunden. Immerhin sind die klimatischen Verhältnisse der Färöer durch den starken Einfluß des Golfstromes andere. Doch findet sich bei Börgesen keine Bemerkung über das Vorkommen von Prostadien, und von den lang-fadenförmigen Sporangien sagt er ausdrücklich: „The plant was otherwise quite normal and had typical hooked branches."

Überblicken wir noch einmal die Entwicklung von *Ectocarpus tomentosus*, so haben wir eine Pflanze vor uns, die während des ganzen Jahres vorhanden ist. Aber nur in der Zeit von April bis Juli, wo sie ihre stattlichen zottigen Büschel zeitigt, spielt sie eine wirkliche Rolle im Vegetationsbilde. Trotzdem sproßt sie und bildet Fortpflanzungsorgane auch in den übrigen Monaten, nur daß sich die vegetative Entwicklung dann auf kurze rasenförmige Überzüge beschränkt, die beiderlei Sporangien hervorbringen. Während ein Teil dieser Prostadien sich mit Eintritt der wärmeren Jahreszeit zu den stattlichen, längst bekannten Pflanzen entwickelt, begnügt sich ein anderer mit dem Leben in der Verborgenheit. Es ist also nicht so, daß in der günstigen Jahreszeit die Prostadien wie etwa bei *Pogotrichum filiforme* allmählich von den entwickelten Pflanzen abgelöst werden, vielmehr spaltet sich mit Beginn des Sommers die

Entwicklung: ein Teil der Individuen beharrt bei seiner geringen Größe, der andere — vielleicht überwiegende — nutzt die Gelegenheit aus und erscheint in so viel prächtigerem Gewande, daß erst durch sorgfältige Untersuchungen die Zusammengehörigkeit der beiden Pflanzen klargestellt werden konnte.

e) Geschichtliche Bemerkungen

Schließlich sind noch einige geschichtliche Bemerkungen notwendig. Eine so stattliche und auffallende Art ist natürlich seit langem bekannt, und so finden wir sie schon 1762 als *Conferva tomentosa* in HUDSONS „Flora anglica". Die Originalpflanze hat wohl auch LYNGBYE kaum vorgelegen, der sie 1819 in seinem „Tentamen Hydrophytologiae Danicae" unter *Ectocarpus* einreihte, wo sie endgültig blieb. Doch ist bei einer so distinkten Pflanze, die in den Herbarien kaum zu Verwirrungen Anlaß gegeben hat, nicht anzunehmen, daß LYNGBYES Identifizierung irrtümlich ist. Die Beschreibung in der zweiten Ausgabe der „Flora anglica" (1778) ist ziemlich nichtssagend. Freilich zitiert HUDSON DILLENIUS' 1741 erschienene „Historia Muscorum", wo etwas mehr über die Pflanze gesagt und auch eine Abbildung gegeben ist. Das „libere natans" könnte schließlich auch auf schwimmenden *Fucus* bezogen werden, auf dem DILLENIUS die Alge fand, und seine Abbildung kann mit einigem guten Willen wohl als *E. tomentosus* gedeutet werden. Das ist wenigstens außer HUDSONS auch DILLWYNS Meinung, während C. A. AGARDH (1828) DILLENIUS' Art zu seinem *E. compactus,* der in den Formenkreis von *Pylaiella litoralis* gehört, zieht, was mir einleuchten würde.

Ich will nicht näher darauf eingehen, wo die Pflanze von den Autoren vor LYNGBYE beschrieben oder erwähnt sein mag. Es kann kein Zweifel darüber bestehen, was LYNGBYE unter *Ectocarpus tomentosus* verstanden hat. Beschreibung und Abbildungen schließen Mißverständnisse aus, und das Zitat der SPRENGELschen Abbildung allein (1809), die ein vorzüglich getroffenes Habitusbild gibt, würde zur Identifizierung genügen. Wieweit das von J. G. AGARDH (1848) zitierte Synonym „*Girodea compacta.* Bonnem.!" und das von KÜTZING (1849) zitierte „*Auduinella funiformis* Bory" zutrifft, habe ich nicht prüfen können. Wenn LYNGBYE ROTHS „*Ceramium compactum*" als Synonym zitiert, so ist mir die Richtigkeit des Zitats nach Einsicht der Literaturstelle (Catalecta Botanica 3, 1806, S. 148) zweifelhaft. Auch ein näheres Eingehen auf die Literatur nach LYNGBYE erübrigt sich. Es mangelt nicht an guten Beschreibungen und Abbildungen, unter denen die HARVEYS in der Phycologia Britannica hervorgehoben zu werden verdient. Aber auch sie überschreiten kaum den Rahmen ähnlicher mehr floristischer Werke. Eine nähere und sorgfältige Untersuchung ist der Pflanze meines Wissens nicht zuteil geworden und erst SAUVAGEAUS (1895) Arbeit erweckte neues Interesse für sie, legte aber das Hauptgewicht auf die fertilen Jugendstadien. [Ergänzende historische Bemerkungen über diese Art finden sich bei SETCHELL and GARDNER, Melanophyceae (1925). Km.]