

Artspezifische Entwicklungsgänge in der Gattung *Ectocarpus*

Von Peter Kornmann

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

Einleitung

Wie schwierig es ist, die Ectocarpaceen nach morphologischen Merkmalen zu unterscheiden, ist hinlänglich bekannt, es braucht z. B. nur auf die Ausführungen von ROSENVINGE und LUND (1941) oder ERCEGOVIĆ (1955) verwiesen zu werden. Seit der Bearbeitung und Herausgabe von KUCKUCKS Ectocarpaceen-Nachlaß habe ich dieser Familie meine besondere Aufmerksamkeit zugewandt und versuche, durch Beobachtungen an Kulturen unsere Kenntnis über ihre Biologie zu erweitern. Schon bei den wenigen bisher untersuchten Vertretern dieser Familie zeigte die Entwicklung eine unerwartete Uneinheitlichkeit (KORNMANN 1953, 1954, 1956) und regte mich an, die Kulturversuche auf eine möglichst große Anzahl von Arten auszudehnen. Die unterschiedliche Entwicklung innerhalb der Gattung *Ectocarpus* legt es nahe, Artgrenzen anzuerkennen, wo die morphologischen Merkmale nach der Auffassung mancher Autoren nur für die Unterscheidung von Formen ausreichend erscheinen.

Es kann nicht erwartet werden, daß die im Laboratorium kultivierten Algen mit dem jeweils am natürlichen Standort gesammelten Ausgangsmaterial morphologisch übereinstimmen, zumal die Pflanzen schon in der Natur außerordentlich stark variieren. KNIGHT (1929) zeigte an *Ectocarpus siliculosus*, daß sich die Form der für die Systematik so bedeutungsvollen plurilokulären Sporangien mit dem Alter der Pflanze verändert. Auch im Habitus können wir je nach den Standortverhältnissen Unterschiede erwarten. Demgegenüber bieten die Kulturen den Vorteil, daß die Pflanzen stets unter den gleichen und leicht reproduzierbaren äußeren Bedingungen wachsen und — das glaube ich auf Grund meiner bisherigen Erfahrungen sagen zu können — bestimmte Artmerkmale klar erkennen lassen. Die aufeinanderfolgenden Generationen sind immer gleichartig und verändern sich in kontrollierbarer Weise mit dem Alter der Kultur. Die beginnende Reife ist der günstigste Entwicklungszustand für ihre Beurteilung; die plurilokulären Sporangien zeigen dann die für die Art bezeichnende Form. In vielen Fällen wird der Kulturversuch es ermöglichen, Pflanzen einzuordnen, deren Bestimmung auf Grund ihrer morphologischen Merkmale Schwierigkeiten bereitet.

Bedenken, die gegen die Methode der vergleichenden entwicklungs-geschichtlichen Untersuchung erhoben werden könnten, erscheinen mir wenig begründet. Wohl sind in den Kulturen Entwicklungsstadien aufgetreten, die aus der Natur nicht bekannt waren, z. B. die Zwerggeneration bei *Giffordia fuscata*. In diesem Falle können sich die Pflänzchen durch ihre Kleinheit der Beobachtung entzogen haben, jedoch erscheint es mir nicht ausgeschlossen, daß in anderen Fällen die aus den Schwärmern der unilokulären Sporangien erzielte Generation überhaupt nur unter den Bedingungen der Kultur lebensfähig ist. Wenn unter völlig gleichen Kulturbedingungen heteromorphe Generationen erhalten werden, so sind diese Unterschiede zweifellos genetisch bedingt und nicht durch die Methode verursacht.

Im Laufe der bisherigen Untersuchungen wurde eine größere Anzahl von *Ectocarpaceen* in Kultur genommen, die ich am Strand von Sylt sammelte oder an treibendem Material fand. Es erwiesen sich jedoch nur wenige Pflanzen als geeignet für die Versuche. Die Ausgangspflanzen trugen im allgemeinen plurilokuläre Sporangien, und meistens wurde auch in mehreren aufeinanderfolgenden Generationen keine andere Fruktifikationsform erzielt. Solche Stämme mußten als ungeeignet ausgeschieden werden. In einigen Fällen aber bildeten die Pflanzen in den Kulturen auch unilokuläre Sporangien und boten damit die Voraussetzung für die Durchführung der beabsichtigten Versuche. Wenn schon das Ausgangsmaterial beiderlei Sporangien trug, so wurden auch in den Kulturen im allgemeinen wieder unilokuläre Sporangien erhalten.

In der vorliegenden Untersuchung teile ich die an zwei Arten der Gattung *Ectocarpus* erzielten Ergebnisse mit. Die eine erwies sich durch die Form ihrer unilokulären Sporangien und die Ungleichheit ihrer Generationen als neue Art. Der gewählte Artnamen soll darauf hinweisen, daß die beiden erhaltenen Generationen auseinanderstreben und sich wie selbständige Arten gegenüberstehen. Wegen den uneinheitlichen Befunden der Autoren über den Lebenszyklus von *Ectocarpus siliculosus* hielt ich es für zweckmäßig, das an unserem Küstenabschnitt vorkommende Material in meine Untersuchungen einzubeziehen.

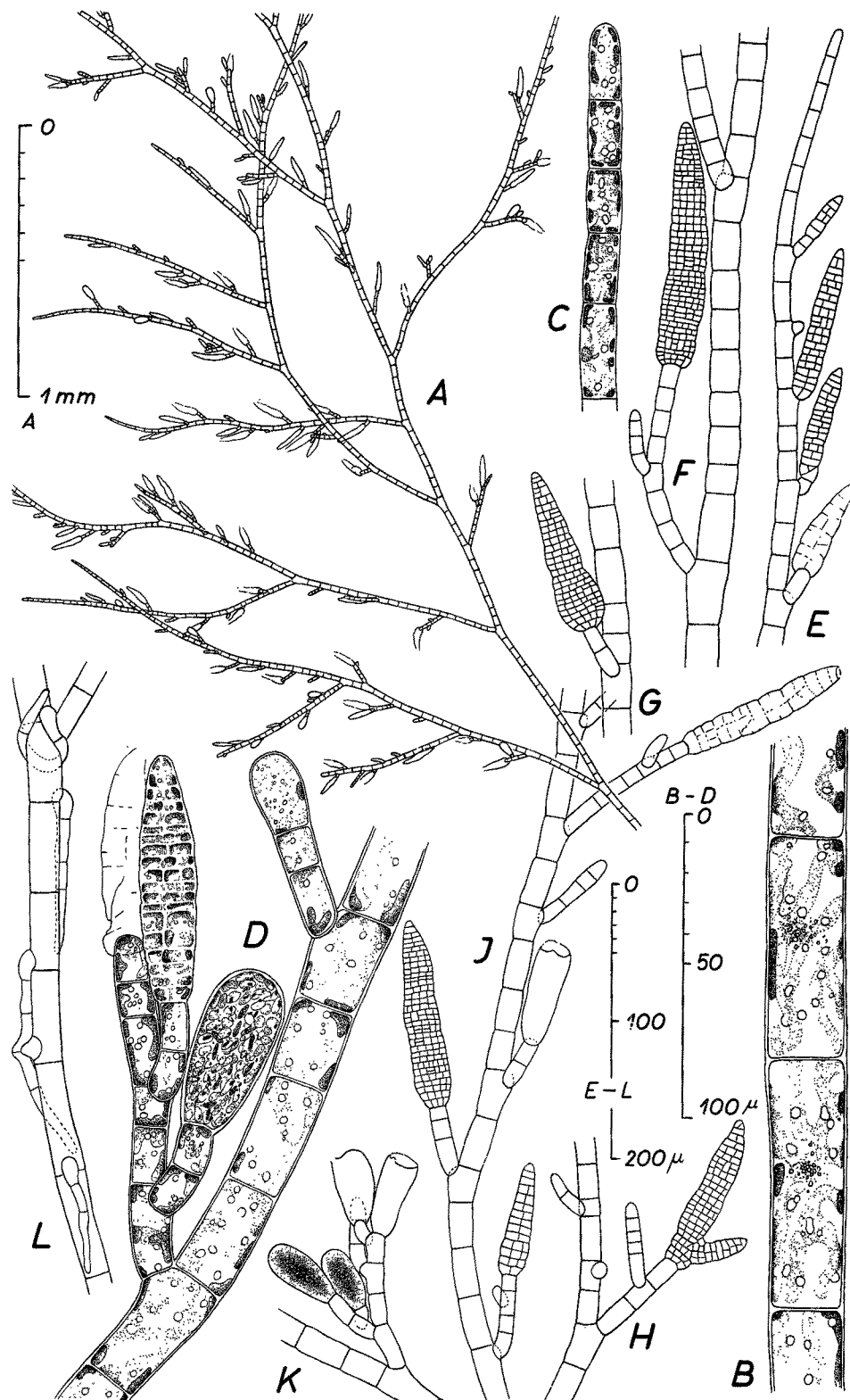
Ectocarpus divergens nov. spec.

Diagnose: Bildet Büschel aus unregelmäßig verzweigten Fäden von 2—3 cm Höhe. Zellen unten bis 31 μ dick, 1—4mal so lang wie breit, mit mehreren bandartigen, verzweigten, pyrenoidtragenden Chromatophoren. Wachstum interkalar. Die Fäden endigen in teilungsfähigen, dünnen Zellen oder tragen ein endständiges Sporangium. Plurilokuläre Sporangien lanzettförmig, meist 130 μ lang und 24 μ breit, die größten bis 230 \times 30 μ , kurz gestielt oder terminal auf kurzen Zweigen, selten sitzend. Unilokuläre Sporangien langoval oder leicht keulenförmig, meist 63 \times 26 μ (52 — 70 \times 25 — 31 μ), meist einzeln auf ein- oder zweizelligen Stielen, selten sitzend oder zu mehreren an kurzen Verzweigungen.

Auf einem treibenden Brett am Nordstrand von Sylt am 9. Dezember 1955 gesammelt.

Entwicklung: Die aus den Schwärmern der pluri- und unilokulären Sporangien hervorgehenden Generationen sind heteromorph. Beide vermehren sich selbständig durch ungeschlechtliche Schwärmer.

Diagnose: Frons caespitosa ex filamentis irregulariter ramosis 2—3 cm



altis constituta. Cellulae inferne usque ad $31\ \mu$ crassae, diametro aequales vel ad 4plum longiores quam latae, chromatophora complura laminaeformia, ramosa, pyrenoidophora continentes. Filamenta intercalariter crescentia vel in cellulas dividuas tenues vel in sporangium terminale exeuntia.

Sporangia plurilocularia lanceolata pleraque $130\ \mu$ longa et $24\ \mu$ lata usque ad $230 \times 30\ \mu$, vel brevipedicellata vel in apice ramulorum brevium insidentia, raro sessilia.

Sporangia unilocularia longo-ovalia vel subclavata, pleraque $63\ \mu$ longa et $26\ \mu$ lata ($52 - 70 \times 25 - 31\ \mu$), plerumque singularia in pedicellis vel univel bicellularibus, raro sessilia aut plura ramulis brevibus insidentia.

Ex tabula lignea in litus septentrionale insulae Sylt delata lectus 9. XII. 1955.

Die Kulturen wurden mit Schwärmern aus plurilokulären Sporangien angesetzt. Es entwickelten sich rasch langfädige Pflanzen, die viel lockerer verzweigt waren als die Ausgangsform. Ein Vergleich der Abb. 1 und 2 macht die Unterschiede der kultivierten gegenüber den im Freien gesammelten Pflanzen deutlich. Die Zellen sind stärker gestreckt, die schmal-bandförmigen Chromatophoren sind besonders schön spiralig gewunden. Die Fäden laufen in sehr verlängerte Endzellen aus, die aber nicht farblos und haarartig werden, sondern ebenfalls gut ausgebildete Chromatophoren enthalten. Die plurilokulären Sporangien sind im allgemeinen größer als bei der Ausgangspflanze, nicht selten über $350\ \mu$ lang und wie dort meistens gestielt. Die vereinzelt an der Ausgangspflanze gefundenen keilförmigen Sporangien finden sich auch im Kulturmaterial wieder, ganz selten treten auch schmale Sporangien mit einer Haarspitze auf. Die in den Kulturen entstandenen unilokulären Sporangien unterscheiden sich in Form und Größe nicht von denen der Ausgangspflanze. Sie sind hier fast ausnahmslos einzellig gestielt. Die langgestreckte, manchmal leicht keulige Form ihrer unilokulären Sporangien unterscheidet die vorliegende Art sehr deutlich von ähnlichen Arten der Gattung.

Eine Anzahl unilokulärer Sporangien konnte bereits von den im Freien gesammelten Pflanzen isoliert werden. Sie entleerten sich leicht, doch gingen sämtliche aus den Schwärmern entstandenen Keimlinge nach wenigen Tagen zugrunde. Später wurden etwa 20 unilokuläre Sporangien aus dem Kulturmaterial isoliert. Nur in zwei Schalen entwickelten sich 1 bzw. 16 Pflänzchen, die aber kein normales Aussehen hatten. Nach wochenlangem, kümmerlichem Wachstum gingen die 16 Pflänzchen schließlich zugrunde, jedoch gelangte das eine Pflänzchen zu einer spärlichen Fruktifikation.

Eine Generation von gut wachsenden und gesund aussehenden Pflanzen erhielt ich aus einem unilokulären Sporangium, dessen Schwärmer sich nicht entleert hatten, sondern im Sporangium gekeimt waren. Die Keimlinge hatten

Abb. 1. *Ectocarpus divergens* nov. spec., an treibendem Holz gesammelt, 9. Dez. 1955

A Habitusbild. B Zellen eines Hauptfadens mit bandartigen, verzweigten, pyrenoidtragenden Chromatophoren. C Fadenspitze mit kurzen, dicht mit Chromatophoren ausgefüllten Zellen. D Fadenstück mit einem reifen unilokulären und einem jungen plurilokulären Sporangium. E Fadenende mit mehreren gestielten und einem sitzenden plurilokulären Sporangium. F Fadenstück mit interkalaren Teilungen und einem überdurchschnittlich großen plurilokulären Sporangium auf längerem Stiel. G Selten vorkommendes keilförmiges Sporangium. H Verzweigtes plurilokuläres Sporangium. J Faden mit mehreren plurilokulären und einem langgestreckten entleerten unilokulären Sporangium. K Seitenzweig mit gehäuften unilokulären Sporangien. L Basis eines Hauptfadens mit Rhizinen

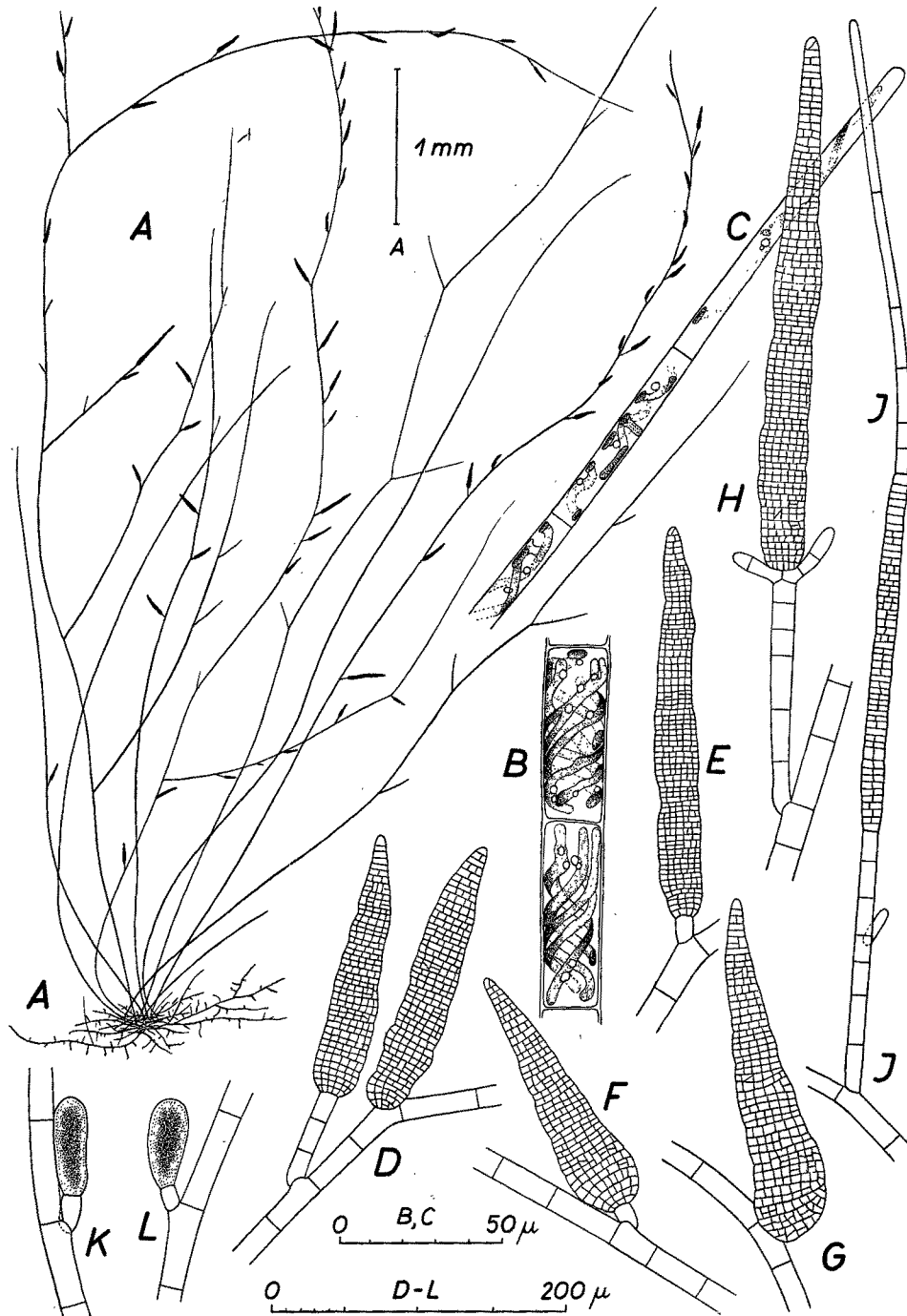


Abb. 2. *Ectocarpus divergens* nov. spec., in Kultur gewachsen

A Habitus einer 24 Tage alten Pflanze. B Zwei Fadenzellen mit spiralig gewundenen, pyrenoidtragenden Chromatophoren. C Fadenspitze mit verlängerten und sich stark verjüngenden Endzellen, die gut ausgebildete Chromatophoren enthalten. D, E Schotenförmige plurilokuläre Sporangien, ein- oder mehrzellig gestielt bzw. sitzend. F, G Keilförmige plurilokuläre Sporangien. H Besonders langes Sporangium. J Interkalares Sporangium. K, L Unilokuläre Sporangien auf einzelligem Stiel

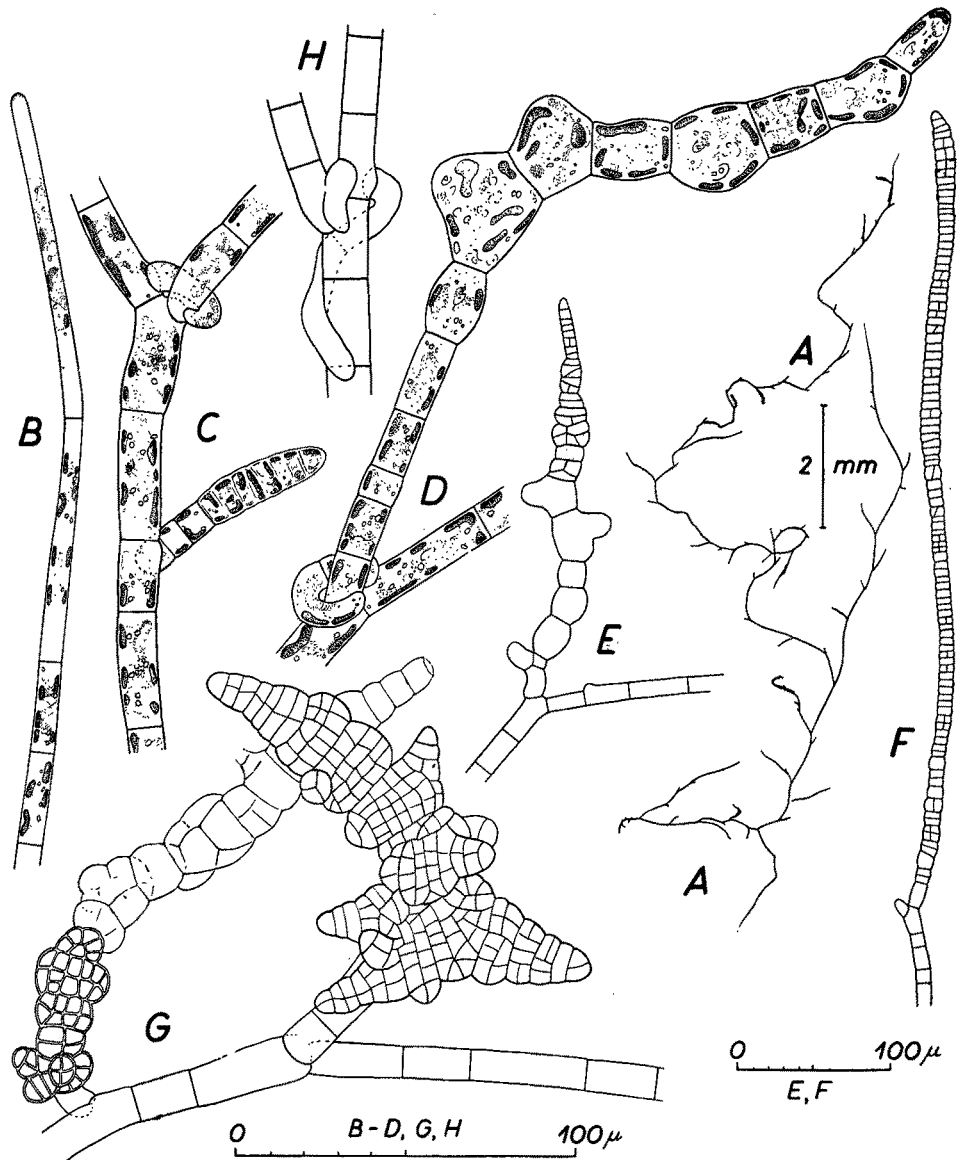


Abb. 3. *Ectocarpus divergens* nov. spec.,
 Generation aus den Schwärmern eines unilokulären Sporangiums
 A Habitusbild. B Fadenspitze. C Fadenstück mit einem jungen seitlichen Sporangium. D Seitenzweig mit inhaltsreichen, aufgetriebenen Zellen. E wie D, aber mit fertilem Endabschnitt. F Langes, fadenförmiges terminales Sporangium. G Fadenstück mit einem teilweise entleerten plurilokulären Sporangium; die Wände der nicht entleerten Fächer sind stark verdickt. Das andere nicht entleerte Sporangium mit zahlreichen Aussprossungen. H — auch C und D — Hakenförmige Rhizinen an einer Verzweigung

die Wandung bereits durchbrochen, als das Sporangium von der in Kultur entstandenen Mutterpflanze isoliert wurde. Die zarten Fäden wurden bei einer Länge von 12—15 mm abgetrennt und mehrere einzeln in Schalen weiterkultiviert. Sie wuchsen zu dünnfädigen, schwach verzweigten Pflänzchen heran

(Abb. 3). Eigenartig waren die häufig an den Verzweigungsstellen gebildeten kurzen Rhizoiden, die sich hakenförmig um den Faden legten (Abb. 3 C, D, H).

Die Pflanzen fruktifizierten spärlich mit plurilokulären Sporangien, von denen einzelne lang und fast fadenförmig waren und sich normal entleerten (Abb. 3 F). Daneben traten eigenartige Seitenzweige auf, die sicherlich als Mißbildungen plurilokulärer Sporangien zu deuten sind (Abb. 3 D). Die Zellen blähten sich auf, wobei auch die Chromatophoren vermehrt wurden. Es entstanden dicht mit Inhalt gefüllte Zellen, aber es trat keine Querwandbildung ein. Gelegentlich konnte der Endabschnitt eines solchen Zweiges ganz normal fertilisiert sein und auch Schwärmer entlassen (Abb. 3 E). Bei vielen Sporangien kam es nicht zu einer Entleerung der Schwärmer, sie wuchsen zu intensiv gefärbten, gallenartigen Bildungen mit auffällig dicken Zellmembranen heran (Abb. 3 G).

Die Schwärmer der Einzelpflanzen erwiesen sich in Kombinationsversuchen als geschlechtlich neutral; auch traten in den Schalen, die mehrere Pflanzen enthielten, keine Nachkommen auf, die vielleicht für Zygotenkeimlinge hätten gehalten werden können. Diese hätten sich in der ganz andersartigen Folgegeneration bestimmt nicht übersehen lassen.

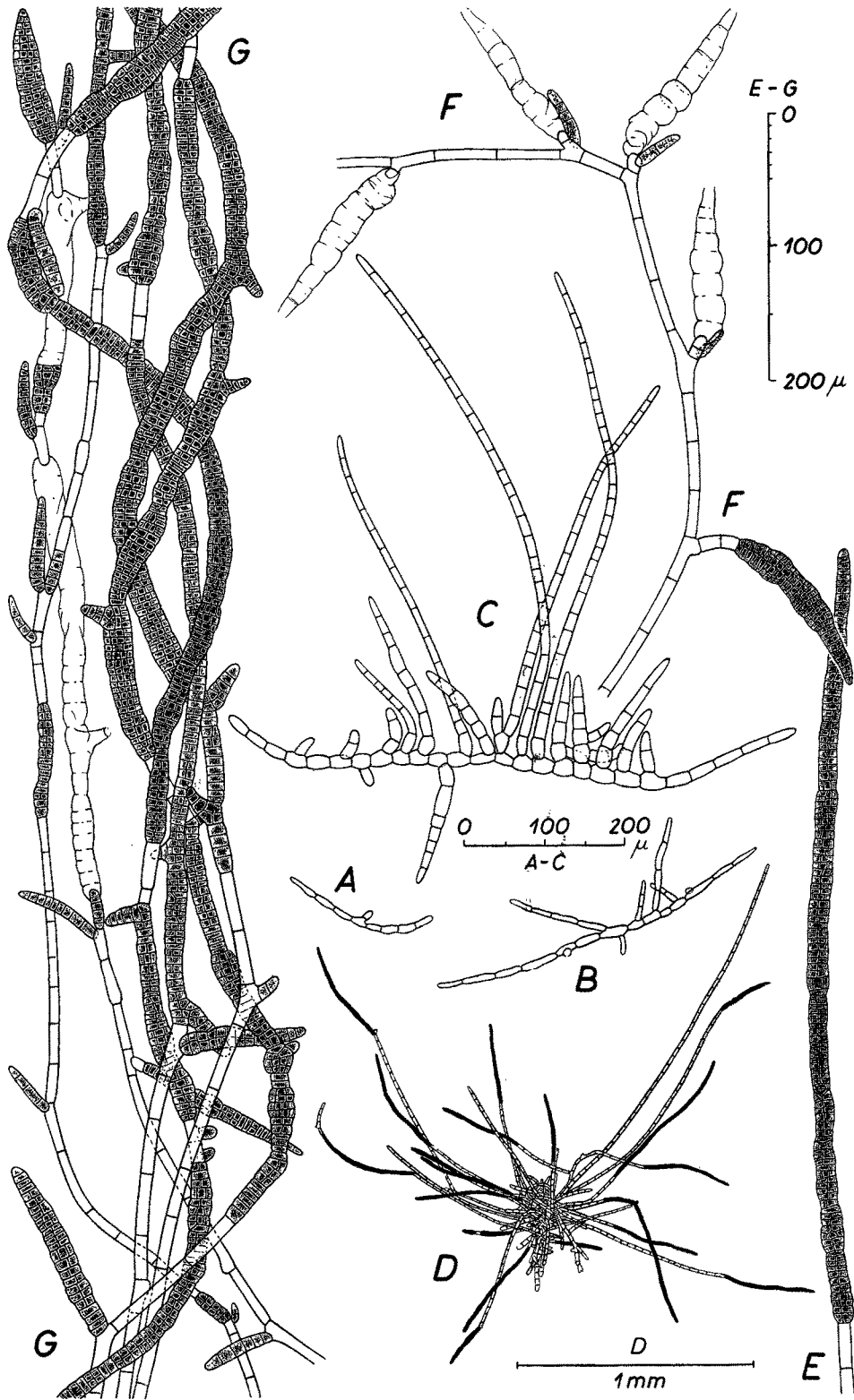
Die Pflänzchen der neuen Generation fruktifizierten bereits im Jugendstadium. Auf einem kriechenden Rhizoidengeflecht erhoben sich dünne aufrechte Fäden, von denen die meisten terminal fertilisiert wurden (Abb. 4 A—D). Die oftmals nur wenig längsgefächerten Sporangien konnten über 1 mm lang werden. Die vegetativen Fäden blieben unverzweigt, selbst wenn sie über 10 cm lang wurden; sie drehten sich leicht seilartig umeinander. In vielen Fällen wurden sie fast auf ihrer ganzen Länge fertilisiert, nur kurze vegetative Abschnitte blieben zwischen den interkalar hintereinanderliegenden Sporangien eingeschaltet (Abb. 4 G). Verzweigungen dieser Sporangien waren häufig, oftmals entsprangen auch den vegetativen Fadenzellen sitzende oder gestielte seitliche Sporangien. Neben diesen überwiegend interkalar fertilisierten Fäden trugen andere auf längeren Strecken nur seitliche Sporangien (Abb. 4 F). Aus ihren Schwärmern entwickelten sich immer wieder gleichartige Generationen, von denen inzwischen viele aufeinander folgten, ohne daß auch nur eine Pflanze des Ausgangstyps wieder aufgetreten wäre.

Die Nachkommenschaft des alleinigen aus einem unilokulären Sporangium zur Reife gelangten Pflänzchens (vgl. Seite 87) hatte ein etwas andersartiges Aussehen. Die Fäden waren zwar auch meistens unverzweigt, aber dicker als bei den vorher beschriebenen Pflanzen. Nur selten wurden die Fäden interkalar fertilisiert (Abb. 5 A, B), fast alle Sporangien saßen seitlich gestielt oder ungestielt. Während die ungestielten Sporangien oft mit einem weiten Winkel vom Faden abstanden, schmiegteten sich die sitzenden im allgemeinen an diesen an. Nur wenige Sporangien waren normal ausgebildet und wurden

Abb. 4. *Ectocarpus divergens* nov. spec.

Folgegeneration der aus den Schwärmern eines unilokulären Sporangiums entstandenen Pflanzen

A—C Keimlinge und Pflänzchen bis zu 14 Tagen. D Pflanze etwa 3 Wochen alt, mit zahlreichen terminalen Sporangien und einzelnen aufrechten Fäden. E Fadenförmiges terminales Sporangium. F Fadenstück mit seitlichen, meist entleerten plurilokulären Sporangien. G Fäden mit interkalaren, z. T. verzweigten Sporangien, außerdem seitliche Sporangien an vegetativen Fadenzellen



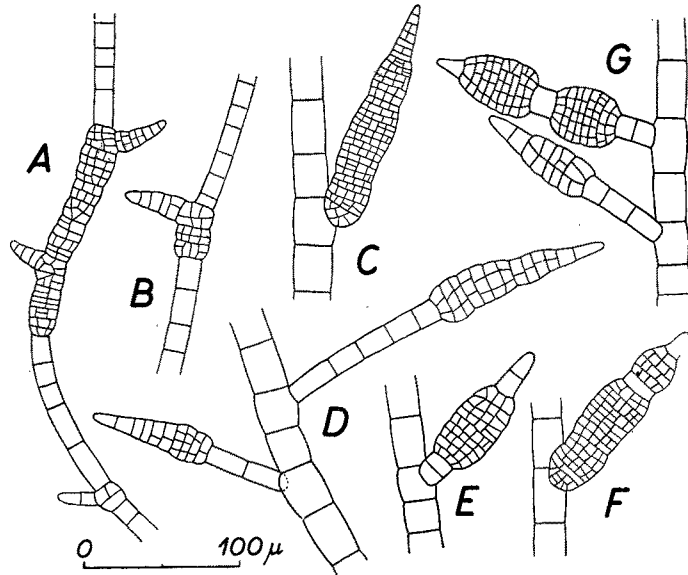


Abb. 5. *Ectocarpus divergens* nov. spec. Folgegeneration aus der einzigen Pflanze, die sich aus den Schwärmern eines unilokulären Sporangiums entwickelt hatte
 A, B Interkalare Sporangien. C Sitzendes, normal ausgebildetes Sporangium. D Gestielte, in weitem Winkel abstehende Sporangien. E—G Sporangien mit steriler Spitze, zum Teil durch eine nicht fertilisierte Zelle eingeschnürt oder geteilt

entleert, die meisten zeigten irgendwelche Unregelmäßigkeiten. Viele waren in der Mitte eingeschnürt oder durch eine sterile Zelle geteilt (Abb. 5 F, G), fast alle trugen eine kurze Spitze aus nicht fertilisierten Zellen, die eine normale Entleerung des Sporangiums verhinderten. Bei vielen Sporangien keimten daher die Schwärmer im Inneren aus. Die freigewordenen Schwärmer waren im allgemeinen sehr träge und nicht ausgeprägt phototaktisch. Trotz guten Wachstums machten diese Pflanzen durch ihre Sporangien und das Verhalten ihrer Schwärmer einen anomalen Eindruck, was bei den vorher beschriebenen durchaus nicht der Fall war.

Aus der geringen Entwicklungsfähigkeit seiner Schwärmer möchte ich schließen, daß das unilokuläre Sporangium bei *Ectocarpus divergens* nov. spec. im Entwicklungszyklus der Art bedeutungslos geworden ist. Wenn in seltenen Fällen aus den Zoosporen eine Generation entsteht, so erzeugt diese keine Gameten, sondern vermehrt sich ebenso wie die Folgegenerationen durch ungeschlechtliche Schwärmer. Ein Entwicklungskreislauf besteht — wenigstens unter den Bedingungen der Kultur — nicht; die beiden Generationen stehen sich wie gut unterscheidbare Arten gegenüber.

Ectocarpus siliculosus

Meine in aller Kürze wiedergegebenen Kulturversuche bestätigen die Ergebnisse der Autoren, die bei *Ectocarpus siliculosus* einen Wechsel isomorpher Generationen gefunden haben, im Gegensatz zu den Befunden von KNIGHT (1929) sowie SCHUSSNIG und KOTHBAUER (1934), nach denen die Pflanzen von der Isle of Man bzw. Rovigno im unilokulären Sporangium Gameten bilden.

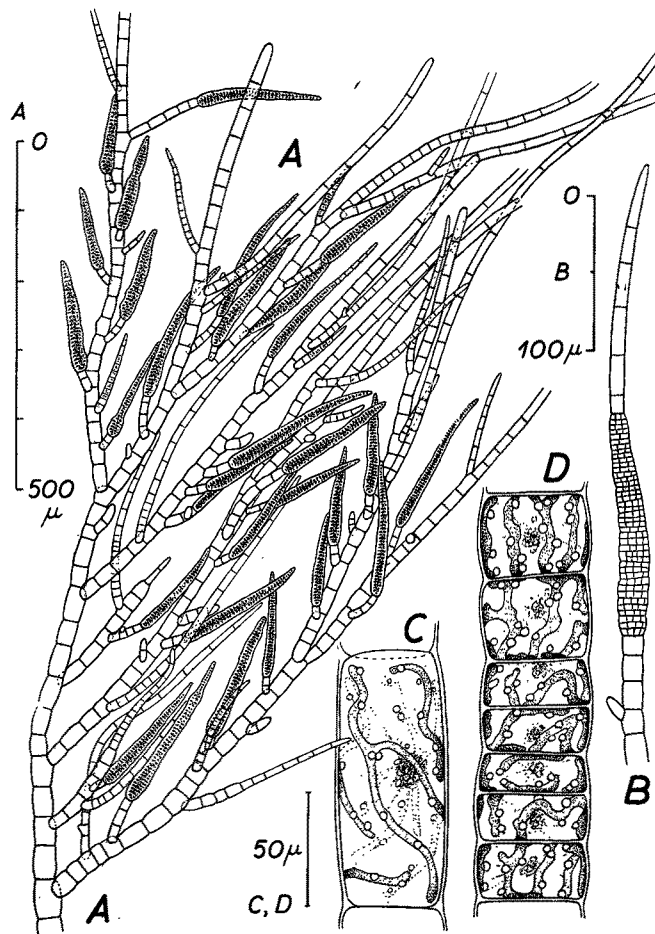


Abb. 6. *Ectocarpus siliculosus*, List/Sylt, 10. 6. 1955
 A Habitusbild. B Seltener vorkommendes Sporangium mit steriler Spitze. C—D Ausgewachsene und in Teilung befindliche Zellen älterer Fadenabschnitte

Abb. 6 zeigt einen Teil der am 10. Juni 1955 in der Nähe der Station gesammelten Pflanze. Sie trägt ausschließlich plurilokuläre Sporangien, die nur ausnahmsweise in Haarspitzen endigen. Die Zellen der Hauptfäden sind etwa $50\ \mu$ breit; interkalare Teilungen fehlen selbst in den älteren Teilen der Pflanze nicht. Bei den Seitenzweigen liegt eine Zone vermehrter Teilungen an der Basis. Die Chromatophoren sind verzweigt-bandförmig und in ausgewachsenen Zellen stark verlängert.

Die in Kultur gewachsenen Pflanzen sind viel lockerer verzweigt, sonst aber der Ausgangspflanze sehr ähnlich (Abb. 7). Als Besonderheit treten plurilokuläre Sporangien auch terminal an längeren Zweigenden auf. In Kultur bilden die Pflanzen sehr reichlich unilokuläre Sporangien, die später als die plurilokulären erscheinen und dann fast ausschließlich vorhanden sein können. Die unilokulären Sporangien sind den Fäden mit oder ohne Stiel angeheftet, oft entspringen zwei Sporangien aus der Endzelle eines kurzen Stiels. Es kommen auch aufeinander sitzende unilokuläre Sporangien vor, seltener interkalare oder

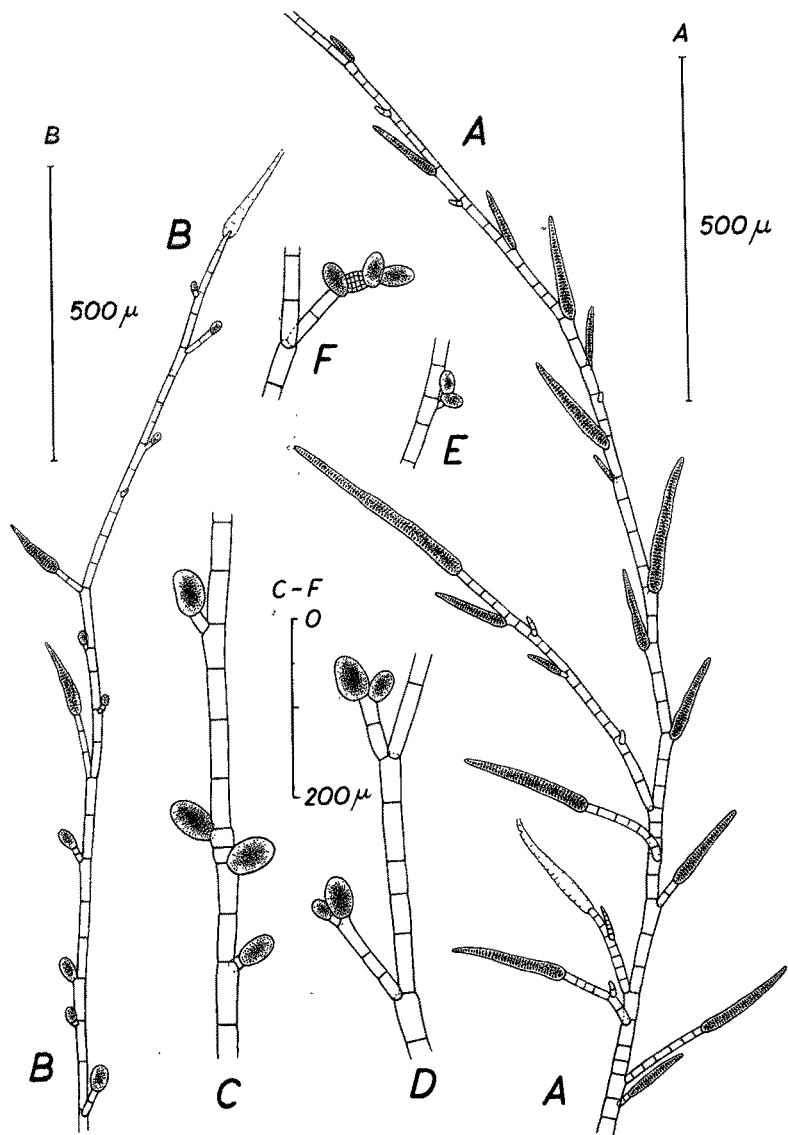


Abb. 7. *Ectocarpus siliculosus*

In Kultur aus Material vom 10. 6. 1955 entstandener Sporophyt

A, B Fadenstücke mit plurilokulären bzw. beiderlei Sporangien. C, D Fadenabschnitt mit sitzenden und gestielten unilokulären Sporangien, bei D paarweise einer Endzelle entspringend. E Zwei aufeinander sitzende unilokuläre Sporangien. F Kette von uni- und plurilokulären Sporangien

Ketten, in denen uni- und plurilokuläre Sporangien vereinigt sind. Ein ähnlicher Fall wurde auch von KNIGHT (1929) abgebildet.

Die unilokulären Sporangien sind im allgemeinen oval, seltener rundlich. 40—56 μ lang und 27—37 μ breit. An dünnen Fäden bleibt ihre Länge oftmals sogar unter 30 μ (Abb. 7 E). Ihre Schwärmer sind wesentlich dicker als die aus plurilokulären Sporangien; in einem Schwärmergemisch fallen sie ohne weiteres durch ihre Größe und ihre trägere Bewegung auf.

Die Zoosporen entwickeln sich ohne Schwierigkeit zu Geschlechtspflanzen, die der ungeschlechtlichen Generation durchaus ähnlich sind. Die Kopulation der Gameten erfolgt in der gleichen Weise, wie sie PAPENFUSS (1935) beschrieben hat und wie ich sie bei einer Form von *Ectocarpus confervoides* beobachten konnte (KORNMANN 1956).

Von den Schwärmern beider Geschlechter kam nur ein kleiner Teil parthenogenetisch zur Entwicklung und wuchs zu einer den Elternpflanzen ähnlichen Generation heran. Vier aufeinanderfolgende Generationen wurden aufgezogen, ihre Schwärmer kopulierten immer nur zu einem ganz geringen Prozentsatz. Es gelang aber in allen Fällen, den Verschmelzungsvorgang einwandfrei zu beobachten, wenn auch manche Versuche mehrfach wiederholt werden mußten, um diesen Nachweis zu erbringen. Ich möchte daraus den Schluß ziehen, daß die überwiegende Mehrzahl der zusammengebrachten Schwärmer als geschlechtlich neutral anzusehen ist.

Schlußbetrachtung

Die Entwicklung der wenigen bisher genauer untersuchten Ectocarpaceen kann selbst innerhalb einer Gattung eine erstaunliche Mannigfaltigkeit aufweisen. *Pylaiella littoralis* hat einen Wechsel von isomorphen geschlechtlichen und ungeschlechtlichen Generationen, während bei *P. rupincola* nur gleichartige ungeschlechtliche Generationen mit unilokulären Sporangien aufeinanderfolgen, die auch von plurilokulären begleitet sein können. *Giffordia secunda* ist anisogam und monözisch; die Ergebnisse von SAUVAGEAUS Untersuchungen (1933) lassen — nachdem in einer Kultur unilokuläre Sporangien in der aus Meiosporen stammenden Generation erhalten worden sind — auf die Möglichkeit eines Generationswechsels schließen, selbst wenn er unter natürlichen Gegebenheiten nur selten vorkommen mag. Ähnliche Verhältnisse wie bei der von mir untersuchten *Acinetospora crinita* (KORNMANN 1953) scheinen auch bei *Giffordia Mitchellae* vorzuliegen (SAUVAGEAU 1933). Bei beiden Algen wurde aus dem unilokulären Sporangium eine Generation mit Antheridien und großgefächerten Sporangien erhalten. In beiden Fällen fanden keine Kopulationen zwischen den Schwärmern dieser Organe statt, sondern es gingen gleichartige Generationen aus den großen Schwärmern hervor. Sie sind daher als ungeschlechtlich anzusehen, und bei beiden Algen sind weibliche Gametangien noch nicht nachgewiesen. Aus den unilokulären Sporangien von *Giffordia Sandriana* und *G. Hincksiae* erhielt ich Generationen, die den Sporophyten ähnlich, aber wesentlich zarter waren. Ihre Schwärmer verhielten sich geschlechtlich neutral. Beide Generationen können sich unabhängig voneinander vermehren (noch unveröffentlichte Untersuchungen). Bei *Giffordia fuscata* schließlich gibt es ausgeprägt heteromorphe, selbständig sich vermehrende Generationen, die beide unilokuläre Sporangien bilden können (KORNMANN 1954). Ich nehme daher an, daß hier die Reduktionsteilung wie bei *Pylaiella rupincola* unterbleibt.

Eine ähnliche Mannigfaltigkeit wie bei *Giffordia* begegnet uns bei den Arten der Gattung *Ectocarpus*, die hier etwas eingehender betrachtet werden soll. Die meisten Arten können beiderlei Sporangien tragen, wenn auch die unilokulären im allgemeinen seltener sind. Bei einigen Arten sind jedoch nur plurilokuläre Sporangien bekannt. Zu diesen gehört z. B. *Ectocarpus dasycar-*

pus, aus dessen ungeschlechtlichen Schwärmern immer wieder gleichartige Generationen hervorgehen. Auch die Arten mit beiderlei Sporangien können sich allein mit Hilfe der Schwärmer ihrer plurilokulären Sporangien erhalten, ohne daß die unilokulären in den Kreis der Entwicklung einbezogen werden müssen. Es besteht also kein obligater Generationswechsel, die unilokulären Sporangien sind für die Erhaltung der Art entbehrlich geworden, und es gibt vielleicht sogar Rassen, bei denen diese Behälter überhaupt nicht mehr gebildet werden. So wurde z. B. *Feldmannia globifera* bisher nur ganz selten mit unilokulären Sporangien gefunden (Neapel, FUNK, 1956; Rovigno, KUCKUCK, noch unveröffentlicht. Das unter Nr. 732 der Phycotheca Boreali-Americana herausgegebene Exsikkat ist nach KUCKUCKS Manuskript nicht *Ectocarpus globifer* mit unilokulären Sporangien, sondern *Ectocarpus paradoxus*). Auch bei *Acinetospora crinita* kann man wahrscheinlich verschiedenartige Rassen unterscheiden. Ein Stamm, den ich 1954 aus einer Rohkultur von Algen isolierte, die ich in Roscoff sammelte, hat bisher nur plurilokuläre Sporangien gebildet, während die 1952 in Sylt gefundene Form seit dieser Zeit reichlich unilokuläre Sporangien trägt. Beiden Stämmen fehlen Monosporangien, die P. SCHMIDT (1940) in seinen Kulturen neben den uni- und plurilokulären Sporangien erhielt. In solchen Fällen wird man Stämme, die nur plurilokuläre Sporangien tragen, als Rassen des diploiden Sporophyten ansehen dürfen, denen die Fähigkeit zur Bildung unilokulärer Sporangien verlorengegangen ist. Bei den Arten, bei denen nur plurilokuläre Sporangien mit ungeschlechtlichen Schwärmern bekannt sind, läßt sich das Fehlen der unilokulären Sporangien auch anders erklären (siehe weiter unten).

Für die Arten mit beiderlei Sporangien besteht die Möglichkeit, ihre Entwicklung zu einem Kreislauf zu erweitern, doch scheint die zyklische Entwicklung — schon wegen der Seltenheit der unilokulären Sporangien — nur eine untergeordnete Rolle zu spielen. Als Beispiel mag *Ectocarpus siliculosus* dienen, der sich jedoch regional verschieden verhält. An der schwedischen Westküste (KYLIN, 1933) und in Südnorwegen (B. FÖYN, 1934) wurden im Freien keine Geschlechtspflanzen gefunden; die Sporophyten trugen im allgemeinen nur plurilokuläre Sporangien. Bei Helgoland sammelte KUCKUCK (1912) beide Generationen; die Geschlechtspflanzen waren — worauf er ausdrücklich hinweist — monözisch. Im Golf von Neapel findet man die Geschlechtsgeneration häufig, Pflanzen mit unilokulären Sporangien sind aber auch dort eine Seltenheit. In Kulturen mit Pflanzen von Norwegen und Neapel wurde die jeweils fehlende Generation erhalten. Obwohl also eine zyklische Entwicklung möglich wäre, herrscht an der schwedischen und norwegischen Küste die Sporophytengeneration vor, die sich durch ungeschlechtliche Schwärmer vermehrt, im Mittelmeer dagegen liegt der Schwerpunkt auf der Gametophytengeneration, die sich wahrscheinlich überwiegend parthenogenetisch vermehrt. An beiden Stellen ist das unilokuläre Sporangium weitgehend zurückgedrängt. Sollte man aus dem Fehlen der Geschlechtsgeneration bei den Pflanzen der schwedischen und norwegischen Küste nicht auf eine mangelhafte Entwicklungsfähigkeit der Zoosporen unter den natürlichen Lebensbedingungen schließen dürfen?

Bei *Ectocarpus divergens* nov. spec. ist selbst in den Kulturen nur eine ganz geringe Entwicklung der Zoosporen zu erzielen. Die in einzelnen Fällen entstehende Generation weist keine Anzeichen einer Geschlechtlichkeit auf, kein Weg führt von ihr und ihren Folgegenerationen wieder zur Ausgangs-

form zurück. Vorausgesetzt, daß eine Reduktionsteilung im unilokulären Sporangium stattfindet, liegt hier ein haploider Sporophyt vor, der nur ungeschlechtliche Schwärmer in plurilokulären Sporangien bildet. Beide Generationen bestehen völlig unabhängig und selbständig nebeneinander, so daß man sie ohne Kenntnis des entwicklungsgeschichtlichen Zusammenhangs für getrennte Arten halten könnte.

Eine vermittelnde Stellung nimmt eine von mir untersuchte Form von *Ectocarpus confervoides* ein (KORNMANN 1956). Ihre Entwicklungsgeschichte zeigt eine vorher nicht bekannte Möglichkeit auf: eine Gametophytengeneration steht zwischen zwei selbständigen Sporophytengenerationen. Aus den Zygotten entwickelt sich der normale Sporophyt mit beiderlei Sporangien, aus den unverschmolzenen Gameten (oder neutralen, ungeschlechtlichen Schwärmern?) ein haploider Sporophyt, der nur plurilokuläre Sporangien trägt und die Fähigkeit besitzt, gelegentlich durch Aposporie Gametophyten zu erzeugen. Könnte man nicht annehmen, daß bei *Ectocarpus divergens nov. spec.* der Gametophyt stark rückgebildet ist und nur die beiden selbständigen Sporophytengenerationen übriggeblieben sind?

Ganz analog wird man manche Ectocarpaceen-Arten, die niemals unilokuläre Sporangien bilden und keine Sexualität erkennen lassen, z. B. *Hecatonema maculans* oder *Ectocarpus dasycarpus*, als selbständig gewordene Generationen ansehen dürfen. Sie mögen sich vielleicht noch gelegentlich aus Formen mit zyklischer Entwicklung abspalten, könnten aber auch selbständig gewordene Glieder ehemaliger Lebenszyklen sein, deren sporophytische Partner sich in der stammesgeschichtlichen Entwicklung in anderer Richtung entwickelt haben oder erloschen sind, eine Möglichkeit, die bereits von FELDMANN (1952) erörtert wurde. In gleicher Weise lassen sich auch die Ergebnisse meiner Kulturversuche an *Acinetospora* deuten. Die aus dem unilokulären Sporangium erhaltenen Pflanzen sind durch ihre Antheridien als Gametophyten gekennzeichnet, sie vermehren sich aber selbständig durch ungeschlechtliche Schwärmer und sind *Ectocarpus Lebelii* und *Ectocarpus padinae* durchaus ähnlich. Die letztere Form mit ihren dreierlei plurilokulären Sporangien könnte man vielleicht als den vollständigen Gametophyten in diesem Entwicklungskreis ansehen, sie wurde aber in den Kulturen nicht erhalten. Es festigt sich also immer mehr das Bild, daß die geschlechtliche Vermehrung der Ectocarpaceen unter Ausschaltung des Generationswechsels unterdrückt wird, wie auch SAUVAGEAU und SVEDELIUS die Ansicht vertreten, daß man die Ectocarpi als eine sehr alte Gattung aufzufassen habe, bei der die Sexualität zu verschwinden neigt (zitiert nach HAMEL, 1939, S. 18). Schließlich darf noch — ohne daß ich daraus weitere Folgerungen ziehen möchte — auf eine analoge Erscheinung bei den *Tilopteridales* hingewiesen werden. Die „geschlechtliche“ Generation von *Haplospora* und *Tilopteris* trägt nur Antheridien neben Organen ungeschlechtlicher Vermehrung; weibliche Gametangien sind dagegen unbekannt.

Zum Schluß sollen die an den Ectocarpaceen gewonnenen Ergebnisse im Hinblick auf das Schema des Phaeophyceen-Systems betrachtet werden. Es ist nach den an *Acinetospora*, *Giffordia fuscata* und *Ectocarpus divergens nov. spec.* gemachten Beobachtungen nicht mehr möglich, die Ectocarpaceen in ihrer Gesamtheit als Isogeneratae anzusprechen, wie man ja auch bei den Cutleriales eine Einschränkung gelten lassen muß. Wenn damit auch dem übergeordneten Einteilungsprinzip der Phaeophyceen in Isogeneratae und Heterogeneratae keine absolute Gültigkeit zukommt, so berührt dies nicht die von PAPENFUSS

(1951) vorgeschlagene Gliederung, die ohnehin frei von starren Bindungen ist und für alle Ordnungen die Möglichkeit eines Ursprungs in den Ectocarpales offenläßt. Ein Gegensatz sollte m. E. bei der Übersicht über das System der Phaeophyceen schärfer hervorgehoben werden. Der obligatorische Generationswechsel bei den oogamen Ordnungen und den ausgeprägt anisogamen Cutleriales schließt eine Vermehrung durch ungeschlechtliche Fortpflanzungszellen aus. Wenn auch in Kulturen Parthenogenesis bei *Laminaria* und *Cutleria* beobachtet wurde, so dürfte sie unter natürlichen Gegebenheiten ohne Bedeutung sein. Umgekehrt hat bei den Ordnungen, die zusätzlich ungeschlechtliche Fortpflanzungszellen ausbilden, der Generationswechsel nur eine untergeordnete Bedeutung. Bei der großen Anzahl der untersuchten Formen sind die Fälle, in denen einwandfrei Gametophyten nachgewiesen werden konnten — sei es durch morphologisch gekennzeichnete Gametangien (Antheridien) oder die Beobachtung von Kopulationen — recht selten. Zahlreich sind dagegen die Fälle, bei denen die Entwicklung in anderer Weise erfolgt, als sie der allgemeinen Vorstellung entspricht. Es ist nun bemerkenswert, daß alle diese Abweichungen von der normalen Entwicklung uns bereits bei den Ectocarpales begegnen, was den Wert dieser Ordnung als der mutmaßlichen Ursprungsgruppe nur noch steigert. Gemeinsam ist offenbar den Ectocarpaceen und den Ordnungen mit zusätzlichen ungeschlechtlichen Fortpflanzungszellen, daß dem unilokulären Sporangium — wo es nicht das alleinige Vermehrungsorgan ist — für die Erhaltung der Art keine Bedeutung zukommt.

Zusammenfassung

Ectocarpus divergens nov. spec. wird beschrieben und seine Entwicklung in Kulturen untersucht. Die Ausgangspflanze trägt beiderlei Sporangien und erhält sich durch die Schwärmer ihrer plurilokulären Sporangien. Die Schwärmer der unilokulären Sporangien kommen nur selten zur Entwicklung; aus ihnen entsteht eine Generation, die wie ihre Nachkommenschaft ungeschlechtliche Schwärmer bildet. Von diesen Generationen führt kein Weg zur Ausgangspflanze zurück. Die Generationen dieser Art sind also genetisch nur in einer Richtung miteinander verbunden; wegen ihrer morphologischen Verschiedenheit könnte man sie ohne Kenntnis des entwicklungsgeschichtlichen Zusammenhangs für getrennte Arten halten.

Ectocarpus siliculosus von List/Sylt weist in Kulturen einen antithetischen Wechsel isomorpher Generationen auf. Ein kleiner Teil der Gameten beider Geschlechter kann sich zu Gametophyten entwickeln, deren Schwärmer jedoch nur in ganz geringem Anteil kopulieren.

Die verschiedenartigen Entwicklungsmöglichkeiten der bisher untersuchten *Ectocarpus*-Arten werden erörtert und die untergeordnete Bedeutung des unilokulären Sporangiums in dieser Gattung aufgezeigt.

Literaturverzeichnis

- Ercegović, A.: 1955: Contribution à la connaissance des Ectocarpes (*Ectocarpus*) de l'Adriatique moyenne. Acta Adriatica. 7.
 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. Ruud, 1934: Über den Lebenszyklus einiger Braunalgen. Bergens Museums Årbok. Naturvitensk. rekke Nr. 2.
- Funk, G., 1955: Beiträge zur Kenntnis der Meeresalgen von Neapel. Pubbl. Staz. Zool. Napoli. **25**, Supplemento.
- Hamel, G., 1931—39: Phéophycées de France.
- Knight, M., 1929: The life-history and cytology of *Ectocarpus siliculosus*, Dillw. Trans. Roy. Soc. Edinburgh. **56**.
- Kornmann, P., 1953: Der Formenkreis von *Acinetospora crinita* (Carm.) nov. comb. Helgoländer Wiss. Meeresunters. **4**.
- 1954: *Giffordia fuscata* (Zan.) Kuck. nov. comb., eine Ectocarpacee mit heteromorphen, homophasischen Generationen. Ebenda. **5**.
- 1956: Über die Entwicklung einer *Ectocarpus confervoides*-Form. Pubbl. Staz. Zool. Napoli. **28**.
- Kuckuck, P., 1912: Zur Fortpflanzung der Phaeosporeen. Wiss. Meeresunters. N. F. Abt. Helgoland. **5**.
- Kylin, H., 1933: Über die Entwicklungsgeschichte der Phaeophyceen. Lunds Univ. Årsskr. N. F. Avd. 2. **29**.
- Papenfuss, G. F., 1935: Alternation of generations in *Ectocarpus siliculosus*. Bot. Gaz. **96**.
- 1951: Problems in the classification of the marine algae. Svensk Bot. Tidskr. **45**.
- Rosenvinge, L. K. and Lund, S., 1941: The marine algae of Denmark, vol. II. Phaeophyceae. I. Ectocarpaceae and Acinetosporaceae. Kgl. Danske Vidensk. Selskab, Biol. Skrifter. **1**, Nr. 4.
- Sauvageau, C., 1933: Sur quelques algues phéosporées de Guéthary (Basses Pyrénées). Bull. Stat. Biol. Arcachon. **30**.
- Schmidt, P., 1940: Über *Acinetospora pusilla* (Bornet) Sauvageau, ihr Vorkommen in der Helgoländer Algenflora und neue Kulturergebnisse. Ztschr. f. Bot. **35**.