Beiträge zur Kenntnis einiger Florideen.

Von **C. J. Connolly.**

(Mit Tafel I u. II und 27 Abbildungen im Text.)

Einleitung.

Das Material zu nachfolgenden anatomischen und entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen wurde 1898 von Herrn Geheimrat von Goebel in Australien und Neu-Seeland gesammelt und in Alkohol konserviert. Aus einer größeren Anzahl untersuchter Formen wählte ich folgende sechs zu eingehenderer Untersuchung aus:

1. Polysiphonia decipiens pag. 125.
   Scheitelwachstum, Procarp- und Cystocarpentwicklung usw.
2. Asparagopsis armata pag. 135.
   Scheitelwachstum, Procarp- und Cystocarpentwicklung, Haftorgane.
3. Euzoniella incisa pag. 150.
   Cystocarp.
4. Rhabdonia verticillata pag. 152.
   Scheitelwachstum, Cystocarp.
5. Erythroclonium Muelleri pag. 156.
   Sekundäres Dickenwachstum usw.
6. Rhabdonia globifera pag. 161.
   Scheitelwachstum, Plasmakontinuität.

Von den hier beschriebenen Pflanzen stammen Polysiphonia decipiens aus Neu-Seeland, die übrigen aus Südwest-Australien.

Polysiphonia decipiens.

Der Gattung Polysiphonia reihte man früher eine große Anzahl beschriebener Formen ein, die nach Schmitz und Falkenberg nicht hierher gehören. Demnach haben die genannten Verfasser 41 Arten ausgeschieden und unter andere, teils neue, mit Polysiphonia verwandte Gattungen gebracht. Bei den danach nicht mehr zweifelhaften Polysiphonien besteht eine große Verwirrung in der Benennung der Arten. Das war einmal dadurch versursacht, daß man lange Zeit hindurch zur Basis der Klassifikation hauptsächlich die Zahl der Perizentralzellen machte, welche besonders bei Arten, wo ihre Zahl groß ist, variiert. Ferner wurde das Vorhandensein von Haarsprossen, die nur vorübergehende Charaktere sind, als konstant betrachtet, so daß häufig die gleiche Pflanze verschiedene Namen erhalten hat und bei der Be-

legung mit einem neuen Namen eine Beschreibung als neue Spezies erfuhr. Falkenberg hat in seiner schönen, umfangreichen Morphologie der Rhodomelaceen die Zahl der Perizentralzellen und der Geschlechtsorgane von Polysiphonia als von wenig systematischem Wert betrachtet und als Basis der Klassifikation nur die Entwicklungsgeschichte des Seitensprosses angenommen.

Da er aber wegen Mangelhaftigkeit des Materials Details über die Entwicklungsgeschichte von Polysiphonia decipiens nicht gegeben hat, möchte ich hiermit das Resultat meiner Beobachtungen geben dahingehend, daß unserer Spezies ihre legitime Stelle in dieser sehr reduzierten Gattung zukommt.

Das einzige Exemplar, das ich zum Studium bekommen habe, war eine weibliche Pflanze, die reichlich mit Geschlechtsorganen, in allen Entwicklungsstadien über den ganzen Thallus verstreut, ausgestattet war.

Polysiphonia decipiens stellt ein allseitig verzweigtes Sproßsystem von ungefähr 7 cm Höhe dar. Der Stamm besteht aus Segmenten mit Zentralzelle und sieben Perizentralzellen von quadratischem Umriß, die auch an älteren Thallusteilen unberindet bleiben. Alle Zweigspitzen sind mit Blättern reichlich versehen, die aber bald abfallen und kleine Blattnarben hinterlassen.

Wachstum.

Die Scheitelzelle (Fig. 1) von Polysiphonia decipiens teilt sich durch annähernd quer gestellte Wände in Segmente; jedes Segment erzeugt ein Blatt. Das fünfte Blatt steht fast genau über dem ersten, aber keine konstante Divergenz war zu beobachten.

Die Verzweigung der Blätter zeigt keine Abweichung von den typischen Polysiphonienblättern. Jedes Glied der Blätter erzeugt einen Seitenstrahl. Die Seitenstrahlen sind alternierend nach links und rechts transversal zum Hauptsproß gerichtet, aber ein wenig nach innen verschoben (Fig. 2).

Diese monosiphonen Blätter wachsen und strecken sich sehr rasch und erreichen eine verhältnismäßig große Länge. In ausgewachsenem Zustande sind die Seitenstrahlen der Blätter ebenso stark entwickelt wie die Hauptstrahlen. In der so entstandenen scheinbar dichotomen Verzweigung ist es nicht mehr möglich, den Seitenstrahl von dem ursprünglichen Hauptstrahl zu unterscheiden.

Verzweigung.

Eine bestimmte Regelmäßigkeit im Auftreten der Seitenzweige war nicht zu beobachten. Die Seitensprosse stehen manchmal in Ab-

ständen von sieben Segmenten, aber ich habe Fälle beobachtet, wo nur ein steriles Zwischensegment vorhanden war. Auch findet eine regelmäßige spiralige Anordnung der Seitenzweige nicht statt. Obgleich Fälle beobachtet wurden, in welchen annähernd eine $^2/_5$-Divergenz vorhanden war, ist diese doch nicht konstant.

Daß die Seitensprosse ihre Entstehung den Blättern verdanken, war im älteren Teile der Pflanze bei dem Vorhandensein der Blattnarben an der Basis der Zweige sofort ersichtlich.

Es mag hier erwähnt werden, daß die Seitensprosse gewöhnlich nicht gerade in dem Winkel zwischen Blatt- und Hauptsproß, sondern etwas seitlich am Blatt entstehen. Das ist noch deutlicher in Falkenberg's Abbildung von Polysiphonia sertularioides zu sehen. Dem-

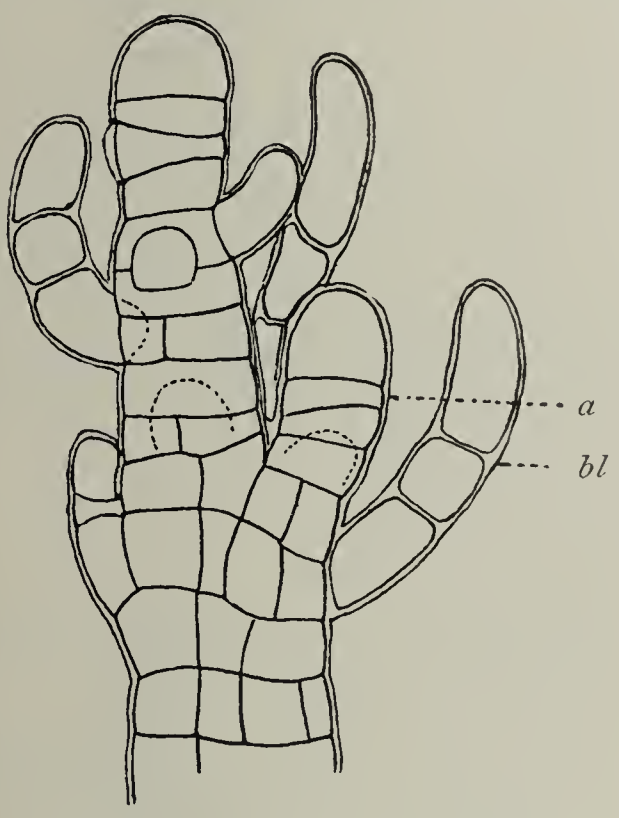


Fig. 1. Polysiphonia decipiens Scheitel des Hauptsprosses. *a* Achselsproß; *bl* Blatt.

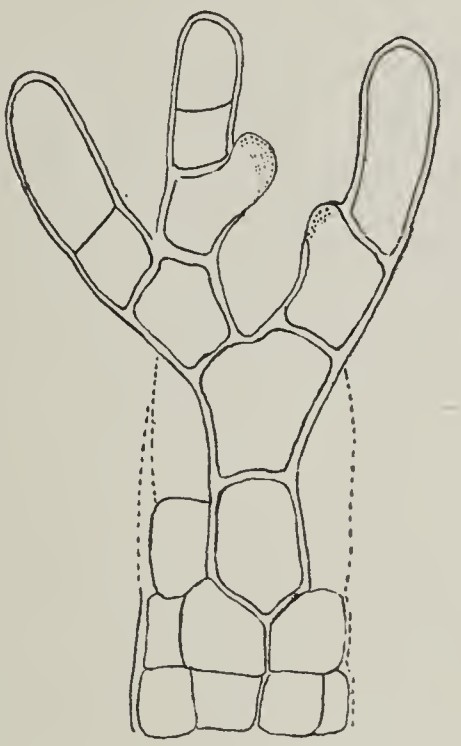


Fig. 2. Polysiphonia decipiens. Junger Haarsproß.

nach scheint es mehr den Tatsachen zu entsprechen, wenn man mit Oltmanns die Seitenzweige als Seitensprosse der Blätter auffaßt, anstatt sie Axillarsprosse zu nennen.

Da kein gesetzmäßiges Auftreten von Seitenzweigen an der Basis der Blattsprosse stattfindet, wäre es einfacher mit Oltmanns zu sagen, daß bald ein Blatt ohne Achselsprosse, bald eine Kombination beider entsteht, anstatt mit Falkenberg die Achselsprosse in dem betreffenden Fall als abortiert zu betrachten.

Berthold glaubt die Funktion der Rhodomelaceenblätter darin erblicken zu können, daß sie als Schutzorgane gegen zu intensive Beleuchtung auftreten. Ihm schließt sich Oltmanns an, während Falken-

berg dieser Auffassung entgegentritt. Näher auf diese Frage einzugehen, geht hier nicht wohl an. Nur mittels experimenteller Methoden, an lebenden Pflanzen, kann die Frage abschließend beantwortet werden. Soweit ein Studium von konserviertem Material zu Schlußfolgerungen berechtigt, besteht ihr primärer Zweck in der Erzeugung der Geschlechtsorgane.

Haftorgane.

Mehrere untere Sprosse waren reichlich mit Haftorganen versehen. Aus den Perizentralzellen gehen Rhizoiden hervor, die schlauchähnlich fortwachsen, bis sie, wenn sie Widerstand erfahren, sich abplatten und so eine Haftscheibe bilden. Wo kein Widerstand gefunden wird, bleiben sie ohne Haftscheibe. Wir haben demgemäß nur einen Typ von Haftorganen, und das Vorhandensein von nicht abgeplatteten Rhizoiden bedeutet nur, daß sie noch kein widerstandsfähiges Substrat gefunden haben. Sie sind sonach, wie Falkenberg bemerkt, von keiner systematischen Bedeutung. Die Formen mit und ohne Haftscheibe treten an derselben Pflanze auf, und ich habe sie bei Polysiphonia decipiens sogar auf demselben Sproß beobachtet. Daß die Rhizoiden mit Haftscheibe kurz bleiben, wie Falkenberg meint, trifft wenigstens für Polysiphonia decipiens nicht zu.

Entwicklung des Procarps.

Die erste Untersuchung der komplizierten Vorgänge bei der Befruchtung des Procarps verdanken wir Bornet und Thuret.

Janczewski und Schmitz haben sich eingehender mit der Entwicklung der Dinge beschäftigt, der letztere mit besonderer Berücksichtigung der Auxiliarzellen.

Phillips hat später acht Rhodomelaceen-Arten studiert und gefunden, daß eine spezielle Auxiliarzelle von der Perizentralzelle abgeschnitten wird, und er erklärt das Auftreten von sterilen Fäden bei den Rhodomelaceen für konstant. Er hat auch Vertreter von fünf Familien der Rhodymeniales beschrieben.

Falkenberg hat die Morphologie der Procarpien und Cystocarpien bei den Rhodomelaceen genauer studiert; er zeigt, daß die „paranematal filaments“, die Phillips auf der Innenseite der Fruchtwand gefunden zu haben vermeint, nur die innere Schicht der Hülle ist. Oltmanns hat zuerst den Fusionierungsprozeß zwischen der Karpogontochterzelle und der Auxiliarzelle beobachtet und die komplizierte Auffassung bei Schmitz vereinfacht, indem er zeigte, daß der eigentliche Sexualakt

in der Fusion der weiblichen und männlichen Keime im Karpogon bestehe und daß die Auxiliarzellen nur eine sekundäre Rolle spielen. Er macht die wichtige Entdeckung, daß nach der Teilung des in die Auxiliarzelle eingewanderten Fusionskerns ein Tochterkern, der Mutterkern für die ganze Karposporenbildung wird, während der Schwesterkern und der Auxiliarkern keinen Anteil daran haben.

Yamanouchi hat später eine vortreffliche zytologische Arbeit mit zahlreichen schönen Abbildungen über Polysiphonia violacea veröffentlicht. Seine Ergebnisse weichen aber zum Teil so sehr von anderen Resultaten über Polysiphonia und von meinen eigenen Beobachtungen von Polysiphonia decipiens ab, daß ich sie im Verlauf dieser Abhandlung eingehender besprechen möchte.

Procarp.

Wie wir oben erwähnt haben, sind die Blätter die Träger der Procarpien, die dementsprechend akropetal entstehen. Die Früchte sind über den ganzen Thallus verstreut, und auf demselben Exemplar findet man alle Entwicklungsstadien von der ersten Anlage der Procarpbildung an der Vegetationsspitze bis zu den reifen Cystocarpien am unteren Teil des Thallus.

Der Karpogonast von Polysiphonia decipiens bildet sich in derselben Weise wie bei den anderen Polysiphonia-Arten, soweit sie bereits studiert worden sind. Das zweitunterste Segment des monosiphonen Blattes vergrößert sich und wird polysiphon, und während das Stammsegment sieben Perizentralzellen hat, bilden sich hier nur fünf Perizentralzellen. Die jüngste, zuletzt gebildete Perizentralzelle (Taf. I, Fig. 1) schneidet oben auf ihrer dem Hauptsproß zugewendeten Seite eine Zelle ab, die die Mutterzelle des Karpogonastes ist (Taf. I, Fig. 2). Die neugebildete Zelle teilt sich in zwei neue Zellen, und von diesen teilt sich die unterste nicht weiter, während die obere als Scheitelzelle des Zweigleins sich weiter teilt, bis ein vierzelliger Karpogonast zustande kommt (Taf. I, Fig. 3 und 4). Die letztgebildete Zelle streckt sich zur Trichogyne aus. Der Karpogonast ist so gebogen, daß das Karpogon übergeneigt liegt und fast mit der Perizentralzelle in Berührung kommt.

Die Perizentralzelle bildet auch zwei akzessorische Ästchen, einen zweizelligen lateralen Zweig und ein einzelliges Ästchen am unteren Ende (Taf. I, Fig. 4, 5 und 6), wie Phillips bei anderen Arten von Polysiphonia gefunden hat. Phillips hält diese akzessorischen Zweige

für konstant bei den Rhodomelaceen, nach Falkenberg und Schmitz aber sind sie nicht immer vorhanden.

Das reife unbefruchtete Procarp von Polysiphonia decipiens besteht immer aus folgenden Bestandteilen: einem vierzelligen Karpogonast und den zwei akzessorischen Zweigen, die alle aus der zuletzt gebildeten Perizentralzelle entstehen.

Befruchtung.

Sobald das Karpogon befruchtet wird, finden wir, daß eine Reihe von Veränderungen stattfindet. Die fünfte Perizentralzelle oder Auxiliarmutterzelle schneidet in ihrem oberen Teil eine Zelle ab, die als Auxiliarzelle funktioniert, so daß wir statt einer Perizentralzelle eine Tragzelle und eine Auxiliarzelle haben. Hand in Hand mit dieser Teilung geht eine Teilung der akzessorischen Ästchen. Die inferiore Zelle nämlich schneidet eine Zelle ab, und die zwei Zellen der Lateralzweige auf ihrer Außenseite je eine Zelle (Taf. I, Fig. 8 und Fig. 9). Bald tritt die Auxiliarzelle mit der Tragzelle und etwas später mit den akzessorischen Zweigen in Fusion. Eine Sprossung von Sporogenfäden aus der Auxiliarzelle vor der Fusion habe ich nicht beobachtet; erst nach der Fusion habe ich Sporogenfäden wahrgenommen.

Obwohl es an Mitteilungen über die Entwicklung des Cystocarpiums durchaus nicht mangelt, ist eine Übereinstimmung nicht erzielt worden. Der Streit dreht sich um die Auxiliarzelle. Die Zelle am oberen Teile der Perizentralzelle ist von Phillips und Falkenberg an verschiedenen Arten beobachtet worden und auch in meiner Untersuchung an Polysiphonia decipiens mit Sicherheit nachgewiesen, und auf Taf. I, Fig. 8 abgebildet. Daß bei den Rhodomelaceen immer eine spezielle Auxiliarzelle gebildet wird, bezweifelt Falkenberg. Zur Feststellung der Tatsache, ob eine Teilung in der Perizentralzelle stattfindet oder nicht, muß man viele Entwicklungsstufen beobachten. Wir haben schon gesehen, daß bei Polysiphonia decipiens die Perizentralzelle in den reifen Procarpien ungeteilt bleibt. Nur nach der Befruchtung ist die spezielle Auxiliarzelle wahrzunehmen. Andererseits verschmelzen kurz nach der Befruchtung die Auxiliarzelle und die Tragzelle zu einer einzigen Zelle, so daß die Teilungswand der Perizentralzelle nur kurze Zeit existiert. Die große Mehrzahl der Geschlechtsorgane einer so reichlich mit solchen versehenen Pflanze wie Polysiphonia decipiens zeigt entweder das noch nicht befruchtete Procarp, an dem keine spezielle Auxiliarzelle abgeschnitten ist, oder Entwicklungsstufen, in denen die Fusion schon stattgefunden hat und die Teilungswand

aufgelöst ist. Ich habe aber diese spezielle, von der Perizentralzelle abgeschnittene Auxiliarzelle häufig beobachtet. Eine ganz junge Wand ist allerdings wegen des reichen Protoplasmainhalts nur schwer zu sehen. Wo aber die Wand etwas alt ist und die Auxiliarzelle sich etwas von der Tragzelle trennt, ist ihre Tüpfelverbindung mit der letzteren deutlich zu erkennen; besonders ist das dann der Fall, wenn das Präparat lange Zeit in Glyzerin gelegen hat.

Die Art und Weise, wie das Karpogon mit der Auxiliarzelle in Verbindung tritt, ist das schwierigste und auch ein sehr wichtiges Problem, das beim Studium der Entwicklung des Cystocarpiums zu lösen ist. Wegen des Umstandes, daß dieser Akt, der infolge der Befruchtung stattfindet, sich innerhalb einer geschlossenen Fruchtwand abspielt und zwar so schnell, daß nur durch einen glücklichen Zufall die Beobachtung dieser Stufe möglich wird, sind wir hier vielfach auf Vermutungen angewiesen.

Falkenberg hat an Thuretia quercifolia beobachtet, daß eine Teilung an der Basis des Karpogoniums, wie sie zum Zweck der sekundären Tüpfelbildung geschieht, stattgefunden hat, und er glaubte, daß dieses Zellchen der Träger des Fusionskerns zur Auxiliarzelle sei, und er vermutet die gleichen Vorgänge für die Rhodomelaceen überhanpt.

Oltmanns hat später an Dasya die Abschneidung dieser kleinen Zelle an der Basis des Karpogoniums und die Verbindung des letzteren mit der Auxiliarzelle direkt beobachtet.

Außer der gleich zu besprechenden Arbeit Yamanouchi's, in welcher er der Auxiliarzelle von Polysiphonia violacea eine ganz andere Entstehung als Phillips zuschreibt, und in der er den Übergang des Fusionskerns vom Karpogonium zur Auxiliarzelle in einer von Oltmanns total abweichenden Weise beschreibt, besitzen wir, soweit ich sehe, keine Angabe über eine direkte Beobachtung, die zeigte, wie der Fusionskern in Polysiphonia übergeführt wird.

Es ist aber häufig beobachtet worden, daß nach dem Beginn der Karposporenbildung eine Tüpfelverbindung zwischen Karpogonium und Auxiliarzelle liegt, die vor der Befruchtung nicht vorhanden war. Es ist demnach wohl anzunehmen, daß diese Verbindung durch die Abschneidung einer Zelle an der Basis des Karpogoniums zustande kommt, wie Falkenberg an Thuretia quercifolia und Oltmanns an Dasya direkt beobachtet haben.

Diese Teilung an der Basis des Karpogoniums ist auch bei Polysiphonia decipiens beobachtet worden. Taf. I, Fig. 8 zeigt eine kleine von der Basis des Karpogoniums abgeschnittene Zelle, die, wie wir an-

nehmen dürfen, Träger der befruchteten Eizelle ist. In einem etwas älteren Stadium habe ich sie als äußerst kleine lichtbrechende Zelle in der Nähe der Auxiliarzelle beobachtet. In diesem Stadium aber war das Zellchen nicht mehr in Verbindung mit der Auxiliarzelle. Diese lichtbrechende, zusammengeschrumpfte Zelle war nicht etwa der Rest des entleerten Karpogoniums, denn ich habe dieses am gleichen Objekte als eine größere lichtbrechende Zelle beobachtet. Taf. I, Fig. 8 zeigt auch genauer, in welchem Augenblick die Perizentralzelle sich teilt. Wie schon oben erwähnt, tritt diese Wand erst nach der Befruchtung auf. Unser Bild ist dadurch interessant, daß es zeigt, wie die Wand in der Perizentralzelle, durch welche eine spezielle Auxiliarzelle abgeschnitten ist, zwar nach der Befruchtung des Karpogoniums, aber vor der Fusion mit der Auxiliarzelle auftritt, wenn wir nämlich die ganze Perizentralzelle vor der Teilung als solche bezeichnen dürfen. Die Wand erscheint als eine sehr dünne, quer durch die Perizentralzelle gehende Linie; sie ist mutmaßlich gerade erst fertiggestellt, wahrscheinlich gleichzeitig mit der Abschneidung der Zellchen von dem Karpogonium.

Im Jahre 1906 erschien Yamanouchi's zytologische Arbeit über Polysiphonia violacea, in welcher er einen Generationswechsel zwischen den Geschlechts- und den Tetrasporenpflanzen festgestellt hat. Wir brauchen hier nur denjenigen Teil, der sich mit der Morphologie des Prokarps vor und nach der Befruchtung beschäftigt, zu berücksichtigen.

Der Verfasser kommt zu Resultaten, die von denen Phillips', der dieselbe Spezies studiert hat, durchaus abweichen und die, falls sie ihre Bestätigung fänden, unsere bisherige Ansicht von der Befruchtung des Prokarps bei Polysiphonia gänzlich ändern würden. Wir haben schon gesehen, daß Phillips für Polysiphonia violacea das Vorhandensein von zwei akzessorischen Zweigen, nämlich eines zweizelligen lateralen und eines einzelligen inferioren Zweiges beschrieben hat. Er nennt die Zweige sterile Fäden. Wir haben sie auch bei Polysiphonia decipiens gefunden.

Yamanouchi nennt jene akzessorischen Zellen, die von der Perizentralzelle aus entstehen, Auxiliarzellen, nämlich fünf laterale und zwei inferiore Zellen — unser Stadium von Polysiphonia decipiens nach der Befruchtung, wenn die akzessorischen Ästchen sich weiter geteilt haben — und er sagt, daß eine von diesen zwischen das Karpogonium und die Perizentralzelle zu liegen komme, und dem Fusionskern als Verbindungsbrücke zwischen Karpogon und Perizentralzelle diene; demnach wäre die ganze Perizentralzelle als eigentliche Auxiliarzelle aufzufassen.

Alle Auxiliarzellen Yamanouchi's entsprechen in ihrer Lage genau den sterilen Fäden wie sie Phillips für dieselbe Art im Stadium nach der Befruchtung beschreibt, eine Beziehung, die auch bei Polysiphonia decipiens beobachtet wurde, die Zelle ausgenommen, die von dem lateralen Zweige einwärts abgeschnitten wird und sich zwischen Karpogonium und Perizentralzelle befindet. Warum er diese Zellen Auxiliarzellen nennt, ist mir nicht ersichtlich. Nach seinen eigenen Beobachtungen dient die „Auxiliarzelle" zwischen Karpogonium und Perizentralzelle nur als Übergangsmittel zur Perizentralzelle, so daß wir die letztere als die eigentliche Auxiliarzelle bezeichnen müssen. Ferner nehmen nach Yamanouchi die Kerne der „Auxiliarzelle" keinen Teil an der Karposporenbildung. Diese Tatsache war seit Phillips bekannt und ich glaube, wir können sie noch mit ihm als sterile Fäden bezeichnen.

Es handelt sich aber nicht etwa nur um eine Verschiedenheit der Terminologie. Die Resultate von Yamanouchi's Arbeit in Bezug auf die Art und Weise, durch welche die Kommunikution des Karpogoniums mit der Auxiliarzelle vermittelt wird, sind derart abweichend von denen von Phillips, Oltmanns und Falkenberg, daß man erwarten sollte, er werde die Sache vom morphologischen Standpunkte aus diskutieren. Falkenberg hat auf die Tatsache aufmerksam gemacht, daß in der Teilung der Perizentralzelle, durch welche eine spezielle Auxiliarzelle oben abgeschnitten wird, eine völlige Homologie zwischen einem procarpbildenden Segment und einem sporangienbildenden Segment besteht.

Da ich kein Material von Polysiphonia violacea gehabt habe, kann ich Yamanouchi's Beobachtungen nicht prüfen und keinen Vergleich mit den Vorgängen bei Polysiphonia decipiens ziehen. In zahlreichen Fällen aber habe ich an Polysiphonia decipiens die sterilen Fäden, die ebenso gelagert waren, wie sie Phillips bei der Beschreibung von Polysiphonia violacea mitgeteilt hat, beobachtet. Übrigens teilen sich die Zellen der akzessorischen Ästchen von Polysiphonia decipiens nur nach der Befruchtung weiter, so daß die Auxiliarzelle, die nach Yamanouchi von dem Lateralzweige einwärts abgeschnitten ist, in dem reifen unbefruchteten Procarp noch nicht vorhanden ist. Phillips betont ausdrücklich dieselben Verhältnisse bei Polysiphonia violacea.

Es mag interessant sein, auf die Tatsache aufmerksam zu machen, daß mit Ausnahme einer einzigen Tüpfelbildung Yamanouchi's Diagramm (Bot. Gazette 1906, pag. 416) des reifen Prokarps von Polysiphonia violacea mit unserem Bild nach der Teilung der Perizentralzelle und der akzessorischen Äste vollkommen übereinstimmt. Bei

Polysiphonia decipiens steht die Auxiliarzelle in Tüpfelverbindung mit der Perizentralzelle und wird von der letzteren, wie wir gesehen haben, abgeschnitten. In Yamanouchi's Zeichnung liegt die Tüpfelverbindung zwischen Auxiliarzelle und Lateralzweigen, so daß die „Auxiliarzelle" als von den Lateralzweigen abgeschnitten aufgefaßt ist. Zwischen den beiden Entstehungsweisen aber besteht eine wesentliche Verschiedenheit.

Daß eine Tüpfelverbindung zwischen Auxiliarzelle und Perizentralzelle existiert, ist allerdings allein kein Beweis dafür, daß die erstere aus der letzteren entsteht, weil nach Yamanouchi die Auxiliarzelle bald nachher mit der Perizentralzelle in Verbindung tritt. In zahlreichen Fällen aber habe ich deutlich die Auxiliarzelle in Tüpfelverbindung mit der Perizentralzelle beobachtet, ehe die akzessorischen Zellen, denen nach Yamanouchi die Auxiliarzelle ihre Entstehung verdankt, sich weiter geteilt haben. Die Verbindung aber, die Yamanouchi beobachtet hat, war eine einfache Fusion, nicht eine Tüpfelverbindung, und sie stimmt mit unserem Stadium, in welchen die Auxiliarzelle später mit der Perizentralstelle fusioniert, überein.

In völliger Harmonie mit dieser Auffassung der Vorgänge und in Übereinstimmung mit Oltmanns' Beobachtung an Dasya steht der von mir beobachtete Fall des Abschneidens eines Zellchens an der Basis des Karpogoniums. Diese Beobachtung stimmt vorzüglich zu Falkenberg's Vermutung, daß die Verbindung des Karpogoniums mit der Auxiliarzelle bei den Rhodomelaceen überhaupt in derselben Weise stattfinde, wie die sekundäre Tüpfelbildung vor sich geht.

Nach der Fusion der Auxiliarzelle mit der Perizentralzelle und den Nachbarzellen der akzessorischen Äste sprossen die Gonimoblasten aus (Taf. I, Fig. 10). Sie folgen in ihrer Wachstumsweise dem normalen Polysiphoniatypus, indem die monopodiale Verzweigungsweise in die sympodiale übergeht. Wenn der Gonimoblast nämlich an seinem Ende eine Karpospore gebildet hat, entstehen unten Seitensprosse, die ihrerseits an ihrem Ende wieder Karposporen bilden, und so geht der Prozeß weiter vor sich. Die Fusionierung dehnt sich allmählich auf die axile Zelle des fertilen Segmentes aus. Die Karposporen sind große, ungefähr 100 μ lange, birnförmige Gebilde, welche mit einer dicken, durchsichtigen Hautschicht versehen sind.

Fruchtwand.

Die Fruchtwand ist in ihrem Wachstum ziemlich weit vorgeschritten, ehe die Befruchtung stattfindet (Taf. I, Fig. 5). Sie entsteht aus den beiden Perizentralzellen, die an die fünfte oder fertile Perizentralzelle angrenzen·

Die Wand besteht aus zwei Klappen, zwischen welchen oben die Trichogyne durchläuft, wie deutlich in Ventralansicht zu sehen ist (Taf. I, Fig. 7). Falkenberg faßt in Übereinstimmung mit der Schmitz'schen Fadentheorie die Fruchtwand als von kongenital verwachsenen Sprossen gebaut auf.

Nach der Befruchtung schließen sich die beiden Seiten der Wand zusammen. Die Fruchtwand ist zuerst einschichtig, aber nach der Befruchtung teilen sich die Zellen durch perikline Wände, so daß eine zweischichtige Fruchtwand entsteht (Taf. I, Fig. 8, 9 und 10). Die Zellen der inneren Schicht teilen sich nicht weiter, wohl aber die der äußeren, und zwar durch radiale Wände. Die Zellreihen (Sprosse) der äußeren Schicht sind durch sekundäre Tüpfel mit einander verbunden. Die Zellreihen der inneren Schicht haben nur primäre Tüpfel, und sind nicht durch sekundäre Tüpfel miteinander verbunden.

Falkenberg faßt die Zellreihen der inneren Schicht als die axilen Zellen der kongenital verwachsenen Sprosse auf, die doppelt so zahlreichen Zellreihen der äußeren Schicht als die Perizentralzellen. Eine Bildung von Perizentralzellen auf der inneren Seite der axilen Reihen unterbleibt.

Die innere Schicht der Fruchthülle ist von Phillips anders aufgefaßt worden. Er behauptet, daß infolge der Befruchtung Fäden aus der axilen Zelle entstehen, die auf der inneren Seite der Fruchtwand anliegen. Phillips nennt sie „paranematal filaments". Die Entstehung dieser inneren Schicht ist zuerst von Falkenberg richtig dargestellt worden.

Wegen der Beschaffenheit der unberindeten Zellen von Polysiphonia decipiens läßt sich die Entwicklung dieser Schicht sehr schön verfolgen. Ich habe sie hier beschrieben, obgleich sie nicht von Falkenberg's Darstellung anderer Polysiphonien abweicht, weil Yamanouchi in seiner Arbeit über Polysiphonia violacea Phillips' Irrtum wiederholt.

Asparagopsis armata.

Unter den verschiedenen Florideenfamilien gibt es wahrscheinlich keine, über die unsere Kenntnisse so mangelhaft sind, wie diejenige der Bonnemaisoniaceae. Es ist von verschiedenen Autoren häufig die Frage diskutiert worden, ob die Stellung zwischen Delesseriaceen und Rhodomelaceen, welche diese Familie nach der Schmitz'schen Auffassung der Verwandtschaft der Florideenfamilien (Flora 1889) einnimmt, berechtigt ist.

Um diese Frage zu entscheiden, wäre eine sorgfältige Bearbeitung von mehreren Gattungen nötig. Von besonderem Interesse wäre ein Studium der Entwicklung des Cystocarps, über welches bis jetzt, so weit ich sehe, nur eine einzige Angabe vorliegt. In der Sammlung Goebel's habe ich eine Spezies dieser Familie gefunden, über deren Entwicklung und anatomischen Aufbau ich hier berichten möchte.

Asparagopsis armata stellt ein zartes, äußerst reich verzweigtes Sproßsystem dar. Charakteristisch für die Spezies ist das Vorhandensein retrorser Haftorgane an der Basis der Hauptsprosse oder der Zweige, was aus nebenstehender Abbildung gut ersichtlich ist (Fig. 3.)



Fig. 3.

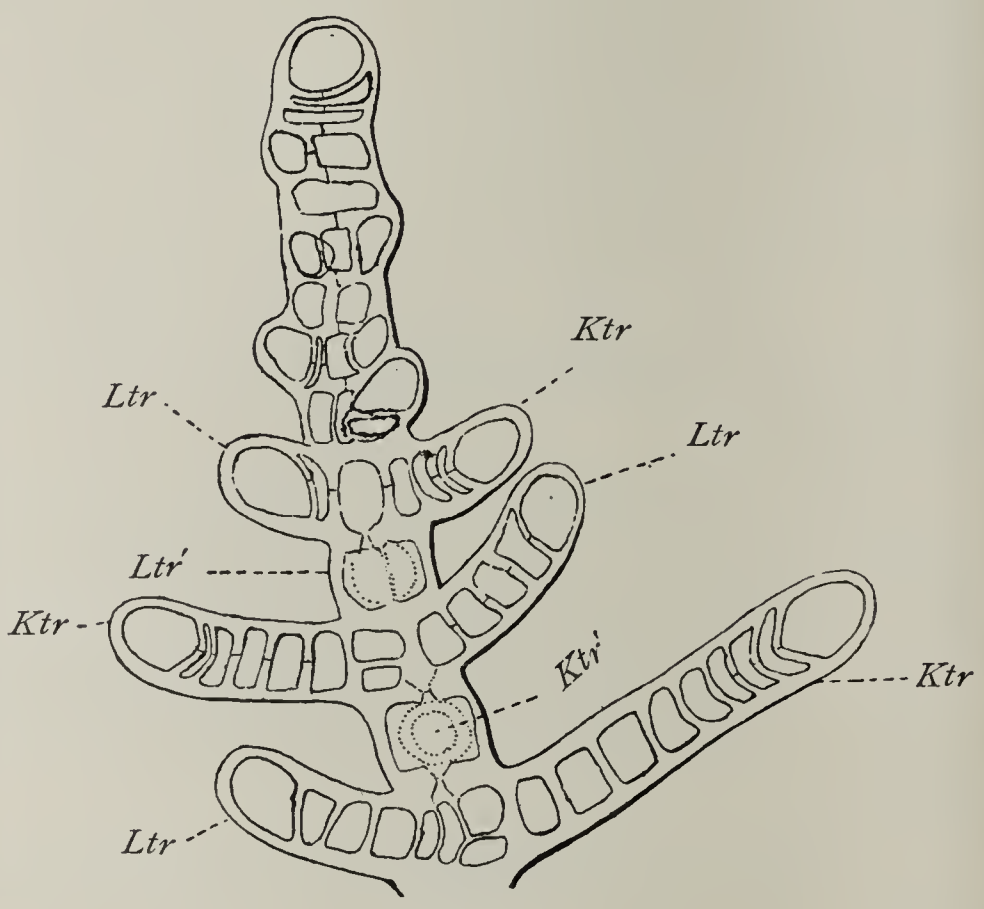


Fig. 4.

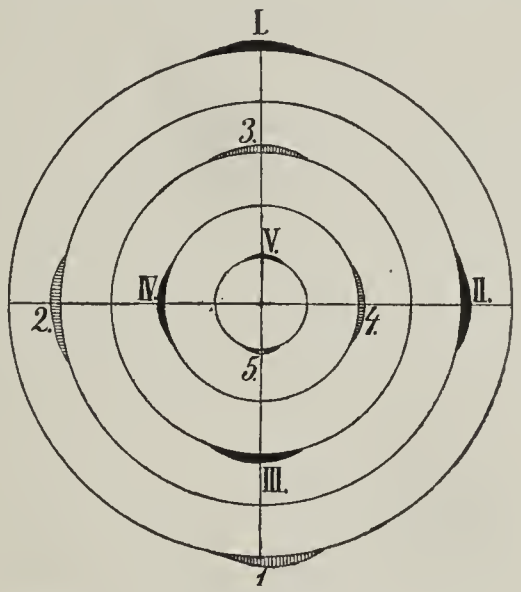
Fig. 3. Asparagopsis armata. Cystocarptragende Pflanze, die retrorsen Haftorgane zeigend.

Fig. 4. Sproßspitze von Asparagopsis armata. *Ktr* Kurztriebe (Primanäste); *Ltr* Langtriebe (Sekundanäste); *Ltr'* und *Ktr'* Insertionsstellen eines Kurztriebes von senkrecht zur Papierebene stehenden Zweigen.

Wachstum.

Das Scheitelwachstum steht mit der Verzweigung in Zusammenhang. Die Scheitelzelle eines unverzweigten Kurztriebes verhält sich demnach anders als die eines Langtriebes. Wir müssen daher beide getrennt behandeln und werden der Klarheit wegen, um nämlich die Sprosse verschiedener Ordnung ihrer Entstehung nach verfolgen zu können, mit dem Hauptsproß anfangen.

Die Scheitelzelle des Hauptsprosses (Fig. 4) teilt sich durch nach oben schwach konkave uhrglasförmige Querwände, die nicht senkrecht zur Sproßachse stehen, sondern sich sukzessive in vier verschiedene Richtungen neigen. Die fünfte Wand hat jeweils dieselbe Richtung wie die erste. Die Richtung der Neigung alterniert in dem Sinne, daß die höchsten Punkte zweier aufeinanderfolgender Wände um 90 ° divergieren. Auf der Höhe jedes Segments entsteht der erste Ast. Dieser Art der Anlage entsprechend müssen vier Längsreihen von Primanästen entstehen [1]). Im dritten Segment tritt eine etwas exzentrische Längswand auf, welche die Primanastanlage von dem Rest des Segments abschneidet. Diese Primanäste wachsen ausnahmslos zu sichelförmig nach innen gebogenen Kurztrieben aus. Erst dann, wenn der Primanast zweigliedrig ist, tritt eine zweite etwas exzentrische Wand auf, die den Rest des Segments in eine Sekundanastanlage und eine Zentralzelle zerteilt. Die Sekundanäste wachsen alle zu Langtrieben aus.



Diagr. 1. Asparagopsis armata. Schraffiert: Kurztriebe (Primanäste); schwarz: Langtriebe (Sekundanäste).

Jedes Segment liefert daher zwei Äste, deren erster oder Primanast ein Kurztrieb, und deren zweiter oder Sekundanast ein Langtrieb ist. Der fünfte Kurztrieb steht über dem ersten Kurztrieb und der fünfte Langtrieb über dem ersten Langtrieb, wie im Diagramm 1 dargestellt ist. Die Langtriebe stehen den Kurztrieben etwas schief gegenüber, so daß ungefähr ein dekussiertes Verzweigungssystem zustande kommt.

Obwohl die Langtriebe schon bald nach den Kurztrieben angelegt sind, bleiben sie für einige Zeit in ihrer Entwicklung weit hinter den Kurztrieben zurück. Bei Asparagopsis armata werden die Langtriebe früher angelegt als Cramer für Bonnemaisonia asparagoides beschreibt. Nach Cramer ist der Primanast schon viergliedrig, bevor die Sekundanastanlage abgeschnitten ist. Auf Cramer's Angabe über die spät entstandenen Langtriebe gestützt, glaubt Oltmanns, daß kein prinzipieller Unterschied zwischen Exogen- und Endogensprossen existiert, wie Falkenberg meint. Nach letztgenanntem Verfasser sind alle Äste am Scheitel notwendigerweise von exogenem Ursprung und nur am

---

1) Mit Primanast bezeichnet Cramer den zuerst gebildeten Ast; mit Sekundanast den nachträglich gebildeten Ast.

unteren Teil des Stammes kann endogene Sproßbildung stattfinden. Oltmanns dagegen behauptet, daß möglicherweise die Langtriebe bei anderen Gattungen noch weiter hinter den Kurztrieben entstehen als bei Bonnemaisonia und Spyridia, so daß zuerst die Rindenzellen entständen und nachher erst die Seitensprosse.

Ich glaube, daß auch in solchen Fällen eine scharfe Trennung zu konstatieren wäre. Hier werden wir eine geschlossene Zentralzelle haben, und wenn Langtriebe später entstehen, werden sie entweder als Auswuchs der Rindenzellen, d. h. exogen, oder als Auswuchs der Zentralzelle durch die Rindenzellen, d. h. endogen entstehen. Im ersten Falle müssen wir von Anfang an die Rindenzelle als Astanlage betrachten, die erst spät zum Seitenast auswächst. Im zweiten Falle scheint es mir, daß die Endogensprosse notwendigerweise weiter unten am Stamm entstehen müssen.

Die Verzweigung am Langtriebe wiederholt genau die am Hauptsproß. Mit Ausnahme der untersten Segmente, die nur auf der Außenseite einen Sproß tragen, liefert jedes Segment zwei Seitenäste, deren Primanast ein sichelförmiger, unverzweigter Kurztrieb ist, und deren Sekundanast ein verzweigter Kurztrieb ist. Die Primanäste oder unverzweigten Kurztriebe stehen in $^1/_4$ Abstand von einander, ebenso die Sekundan- oder verzweigten Triebe, die die Sprosse der letzten Ordnung tragen. Die Seitensprosse der Langtriebe stehen also wieder dekussiert, und zwar steht der fünfte unverzweigte Kurztrieb über dem ersten unverzweigten und der fünfte verzweigte Kurztrieb über dem ersten verzweigten.

Auch hier bleiben die Sekundanäste oder verzweigten Sprosse hinter den Primanästen in der Entwicklung zurück. Der erste Kurztrieb an der Basis der Langtriebe schaut nach außen, wie Cramer für Bonnemaisonia asparagoides berichtet. Er wächst so rasch, daß er bald die Spitze der Langtriebe überragt, so daß der Langtrieb in einer bestimmten Entwicklungsstufe scheinbar aus der Basis des Kurztriebes entsteht. Dieser falsche Schein wird noch verstärkt, wenn man Langtriebe beobachtet, die ihr Wachstum eingestellt haben.

Die Seitensprosse der verzweigten Kurztriebe, d. h. die Sprosse letzter Ordnung sind ihrerseits dekussiert angeordnet. Eine zweizeilige Anordnung der Seitenäste, wie sie Harvey auf Taf. 192, 2 Phyc. Austr. für Asparagopsis armata darstellt, ist im ganzen Thallus nirgends vorhanden.

An der Basis der Langtriebe entstehen die verzweigten Zweige, die am Ende Procarpe tragen. Diese fertilen Sprosse entstehen an

den Stellen, wo ein verzweigter Seitensproß seinen Platz hätte. Von demselben Segment der axilen Reihe waren demnach niemals zwei fertile Sprosse zu beobachten. Normal trägt jeder Langtrieb an der Basis zwei fertile Zweige; sie entstehen aber aus verschiedenen Segmenten. Bei hunderten von Beobachtungen waren niemals mehr als zwei fertile Zweige auf einem Langtrieb zu sehen. Diese Zweige fallen, wenn die an ihrer Basis befindlichen Cystocarpien reif sind, leicht ab.

Adventiväste waren nirgends zu beobachten.

Wachstum der Kurztriebe.

Die Scheitelzelle des unverzweigten Kurztriebes schneidet durch quer nach unten gebogene Wände becherförmige Segmente ab. Die Querwände stehen alternierend auf der linken und rechten Seite höher als auf der entgegengesetzten Seite. Wie wir unten sehen werden, steht diese Wachstumsweise im engsten Zusammenhang mit der Berindung.

An der allerjüngsten Scheitelspitze, bevor die Verzweigung der Langtriebe oder die Berindung der Kurztriebe anfängt, kann man, ganz abgesehen von ihrer Stellung als Priman- oder Sekundanast, aus dem Aussehen der Scheitelzellen der Seitensprosse schließen, ob es sich um einen später sich verzweigenden Langtrieb oder um einen Kurztrieb, der unverzweigt bleibt, handelt.

Schwendener hat seine Kontakttheorie betreffend die mechanische Ursache der Spiralstellung bei den Phanerogamen auch auf die Florideen anzuwenden versucht. Im Gegensatze zu Kny und Berthold glaubt er nachweisen zu können, daß die Spiralstellung durch Kontakt der älteren Seitenzweige, die sich an die Hauptsprosse anschmiegen sollen, bedingt sei. An derjenigen Seite, wo ein älterer Seitenzweig zuerst vom Stamme wegrückt, tritt zunächst eine Ausstülpung, ein neuer Seitensproß, auf.

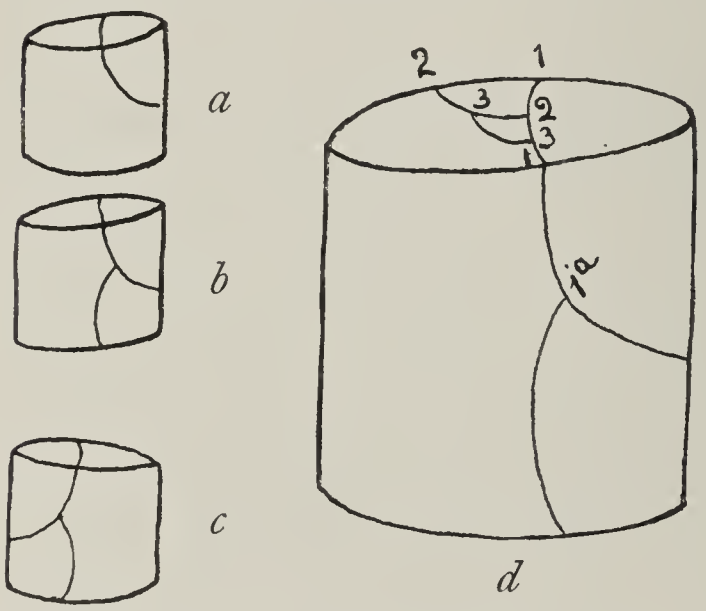
Rosenvinge und Falkenberg haben durchschlagende Beweise beigebracht, die zeigen, daß Schwendener's Theorie, so weit sie die Florideen betrifft, nicht zutreffend ist, sondern daß die Spiralstellung auf innere Ursachen zurückgeführt werden muß.

Schwendener behauptet, daß die Gliederzellen auf der Seite, wo die Seitenglieder entstehen, nicht von Anfang an höher sind als an der entgegengesetzten, sondern daß die Ungleichheit erst nach Aufhebung des Kontaktes bemerkbar ist. Rosenvinge hebt aber folgendes hervor: „Wenn die Wände durch eine nachträgliche einseitige Aufhebung hervorgerufen wären, müßte das sich durch eine Richtungsänderung der Scheitelzelle bemerkbar machen, welche nicht zu beobachten ist, während

andererseits die Seiten der Scheitelzelle über einer solchen geneigten Querwand ungleich lang sind, was nicht mit der Annahme einer nachträglichen Aufhebung vereinbar wäre".

Wie wir oben gesehen haben, teilt sich die Scheitelzelle von Asparagopsis armata durch schiefe Querwände die sukzessiv in vier Richtungen auf der einen Seite höher stehen als auf der entgegengesetzten Seite. Wir haben ferner gesehen, daß die Primanäste auf der höheren Seite des Segmentes entstehen und daß sie in $^1/_4$ Divergenz angeordnet sind. Daß Sekundanäste etwas später gegenüber jedem Primanast entstehen, ändert nichts an der Sache. Tatsache ist, daß einerseits die Primanäste und andererseits die Sekundanäste in auffallender Regelmäßigkeit in $^1/_4$ Divergenz entstehen und daß von Anfang an die Querwände auf derjenigen Seite, welche einen Seitenzweig zu erzeugen bestimmt ist, höher stehen. Obwohl in einer bestimmten Entwicklungsstufe die älteren Zweige an der Basis der Langtriebe bis zur Scheitelspitze und sogar darüber hinausreichen, kann von einem Kontakt oder einer Anschmiegung der Seitenglieder an den Stammsproß nicht die Rede sein.

Wir haben, in Übereinstimmung mit den Ansichten von Berthold, Rosenvinge, Falkenberg und Oltmanns, in den zwei verschiedenen Teilungsarten einen schönen Beweis dafür, daß die Anordnung der Seitenglieder auf innere Ursachen zurückzuführen ist.



Diagr. 2 *a*, *b*, *c*, *d*. Erklärung im Text.

Berindung.

Langtriebe und Kurztriebe sind stark berindet. Die Berindung der Langtriebe kommt durch weitere Teilung der Basalzellen der Äste zustande. Sie ist demnach astbürtig. Die Tüpfelverbindung zwischen Basalsegmenten der Äste und Nachbarrindenzellen ist im älteren Teil deutlich zu erkennen (vgl. Fig. 9). Die Berindung der Kurztriebe letzter Ordnung ist begrenzt und zeigt eine eigenartige Anordnung der Zellen, über deren Entstehung ich genauer berichten möchte. Wie schon erwähnt, werden von der Scheitelzelle Segmente abgeschnitten, die mit ihren höheren Seiten alternierend nach links und rechts auftreten. Auf der höheren Seite ist eine Zelle nach oben durch eine etwas exzentrische Wand,

welche nicht die ganze Länge des Segments durchläuft, abgeschnitten (Diagramm 2*a*). Unten auf derselben Seite wird dann eine zweite Rindenzelle abgeschnitten (Diagramm 2*b*); das folgende Segment zeigt dieselben Teilungsvorgänge, nur sind die zwei neugebildeten Rindenzellen an der entgegengesetzten Seite, d. h. der höheren Seite (Diagramm 2*c*).

An ganz jungen Kurztrieben kann man eine Reihe Segmente in jenen Stadien beobachten, in welchen alternierend links und rechts die zwei Rindenzellen abgeschnitten sind, bevor weitere Teilung in den Segmenten stattgefunden hat (Fig. 5).

Bald aber tritt eine zweite antikline Wand auf und durchläuft das ganze Segment (Diagramm 2*d*). Zuletzt wird durch eine dritte Längswand der Rest des Segments in eine schmale Zentralzelle und eine große Rindenzelle zerlegt. Die Tatsache, daß die Zentralzelle alternierend von der linken und rechten Seite abgeschnitten wird, ist Ursache des Zickzackverlaufes der Zentralachse.



Fig. 5. Junger Kurztrieb von Asparagopsis armata.

Mit dem Wachstum der Kurztriebe kommt die zuerst abgeschnittene Rindenzelle (Diagramm 2*a*) später in eine Art Zwischensegmentstellung, so daß die Rindenzellen nicht in stockwerkförmigen Reihen übereinander stehen, sondern in der eigenartigen Anordnung sich finden, wie es in Fig. 6 dargestellt ist. Diese Primärrindenzellen der Seitensprosse teilen sich nicht weiter, dagegen sind alle anderen Sprosse reichlich mit sekundären Rindenzellen versehen.



Fig. 6. Oberer Teil eines ausgewachsenen Kurztriebes.

Indirekte Plasmaverbindung.

Bemerkenswert sind an Asparagopsis armata die tief nach unten gebogenen Querwände der Zentralachse, durch welche feine Plasmafäden

hindurchgehen. Diese Querwände sind von anderer Beschaffenheit als der übrige Teil der Zellwand. Mit Jod und Schwefelsäure behandelt, färben sie sich gelb, während der andere Teil der Zellwand tiefblau gefärbt wird. Auch färben sich die Seitenwände von da an, wo sie aneinander grenzen, auf eine Strecke nicht blau und weichen demnach von der normalen zellulosen Wand ab. In älteren Thallusteilen zeigen die Wände der axilen Glieder Streifen.

Am unteren Teil des Segments verbreitet sich der Plasmastreifen über die ganze gebogene Querwand.

In der Mitte der konkaven Seite dieser gebogenen Querwand sind häufig etwas verdickte stäbchenförmige Plasmamassen vorhanden. Diese gröberen Plasmamassen durchsetzen die Querwand nicht. Eine direkte Plasmaverbindung, d. h. eine ohne die dazwischen liegende Membran, war weder hier noch bei Polysiphonia decipiens zu beobachten. Wir werden gelegentlich einer Besprechung von Rhabdonia globifera auf diese Frage der direkten Plasmaverbindung zurückkommen. Daß eine indirekte Verbindung stattfindet, d. h. daß feine Plasmafäden die Querwand durchsetzen, kann nicht bezweifelt werden. Obwohl noch kein direkter optischer Beweis bis jetzt dafür erbracht worden ist, daß die Scheidewand von Fäden durchsetzt wird, können wir doch indirekt auf das Vorhandensein einer derartigen Verbindung schließen, wenn wir zahlreiche Fälle beobachten, in welchen das Protoplasma von den Seitenwänden getrennt ist, während es an der Querwand angeheftet bleibt; auch wenn das Plasma von der Seitenwand weggerissen ist, ragen die Fäden noch aus ihr heraus. Es liegt dann ein Bild vor wie in Fig. 7, welches häufig zu sehen ist.

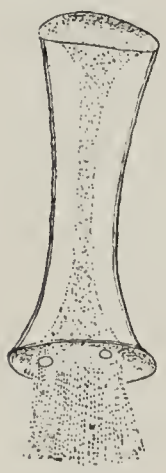


Fig. 7. Ein Glied der Zentralachse.

Von besonderem Interesse sind die Tüpfel in der Zentralachse von reifen Cystocarpien. Die Tüpfelverbindungen der Seitenzweige mit der Zentralachse des Hauptsprosses befinden sich am oberen Teil jeder axilen Zelle. So sind auch die seitlich gelagerten Tüpfel an den Basalsegmenten der Zentralachse der Cystocarpzweige gestellt. Wenn wir aber die einzelnen Segmente von unten nach oben bis zum fertilen Segment betrachten, finden wir, daß die genannten Tüpfel allmählich weiter unten im Segment stehen. Im letzten oder fertilen Segment sind die seitlich gelagerten fertilen Segmente (im reifen Cystocarp) am unteren Drittel des Segments. Da die Segmente der Zentralachse sich nachträglich nicht weiter teilen, sondern sich nur strecken, und ferner Tatsache ist, daß Primärtüpfel niemals nachträglich angelegt sind, muß das Verhältnis

durch eine besondere Streckung des oberen Teiles des Segments zustande kommen.

Sehr auffallend auch ist in reifen Cystocarpien die Differenzierung des Plasmas unter der Querwand der Zentralachsensegmente (vgl. Taf. II, Fig. 19). Das erste und zweite Basalsegment des Cystocarpzweiges zeigen den normalen Zustand. Im dritten Segment finden wir schon eine Andeutung besonderer Differenzierung. Weiter nach oben die Segmente beobachtend, finden wir, daß die Differenzierung allmählich ausgesprochener wird, bis man in den obersten Segmenten von einer kragenähnlichen Kallusplatte reden kann. Eine solche Differenzierung des Plasmas, wie sie hier zu sehen ist, war sonst nirgends im ganzen Thallus zu beobachten. Die Kragen zeigen eine tiefe braune Farbe und Streifen, die parallel durch die Kallusplatte laufen und senkrecht zur Querwand des Segments gerichtet sind.

An Rhodomela subfusca hat Falkenberg solche Streifen in den breiten Tüpfeln gesehen, deren Protoplasma sonst nicht differenziert war, und er glaubt, daß diese Streifen Fäden seien, welche die Schließmembran durchsetzen. Bei Asparagopsis armata sind diese Streifen nur etwas verdicktes oder gefaltetes Protoplasma, nur auf dem oberflächlichen Umriß vorhanden, nicht durchgehende Fäden. Ich schließe dies erstens daraus, daß die Streifen auffallend groß sind, besonders in den oberen Segmenten, so daß die entsprechenden Poren in der Scheidewand leicht zu bemerken sein müßten. Nach Behandlung mit Eau de Javelle waren keine solche Poren in der Scheidewand zu sehen. Zweitens sind sie außerhalb des äußeren Umrisses der Scheidewand gelagert, so daß ihr Durchgang kaum möglich wäre. Dazu kommt die Tatsache, daß das Plasma an der anderen Wandseite eine Differenzierung in der Mitte häufig zeigt, so daß, wenn überhaupt solche Plasmastränge durchdringen würden, dies in der Mitte zu erwarten wäre.

Die Tatsache, daß diese stark entwickelte, kragenähnliche Differenzierung des Plasmas nur im oberen Segment des Cystocarpzweiges sich findet, und daß die lateral gelagerten Primärtüpfel allmählich weiter unten im Segment zu liegen kommen, berechtigt zu dem Schluß, daß hier für beides eine gemeinsame Ursache vorliegt. Möglicherweise hängen diese eigenartigen Charaktere der Zentralachse der Cystocarpzweige mit der Nahrung der Karposporen zusammen.

Entwicklung des Procarps.

Unter den zahlreichen Angaben über den Befruchtungsprozeß und die Entwicklung des Procarps und Cystocarps bei verschiedenen

Florideenfamilien finde ich nur einen einzigen und zwar unvollkommenen Beitrag über ein Mitglied der Bonnemaisoniaceae, nämlich den von Phillips über Bonnemaisonia asparagoides. Diese Tatsache erklärt sich vielleicht durch die Schwierigkeit, mit welcher die Untersuchung dieser Familie verbunden ist. Das Procarp ist äußerst klein und nach der Befruchtung von einer kleinzelligen Fruchtwand umhüllt, die die Vorgänge nur schwer verfolgen läßt.

Wie wir schon gesehen haben, stehen die Cystocarpien von Asparagopsis armata an der Basis von Langtrieben und gewöhnlich zu zweien. Obwohl der verdickte Zweig, der sich zum Cystocarp entwickeln wird, normalerweise keine Seitensprosse trägt, wurden solche Sprosse nicht selten beobachtet.

Wenn die jungen Zweige, die zur Procarpbildung bestimmt sind, eine Länge von 10 oder 11 Segmenten erreicht haben, teilt sich die Scheitelzelle durch eine schiefe, fast senkrecht zur Wachstumsrichtung der Zweige stehende Wand (Taf. I, Fig. 11). Eine zweite Wand tritt fast senkrecht zur ersten auf und schneidet auf der dem Hauptsproß zugekehrten Seite eine zweite Zelle ab (Taf. I, Fig. 12). Dieser inneren Zelle verdankt das Procarp seine Entstehung. Die Teilung schreitet weiter vor, bis ein vierzelliger Ast entsteht, von welchem die Endzelle, das Karpogon sich zur Trichogyne ausstreckt (Taf. I, Fig. 13 u. 14). Dieser Ast entspricht den anderen Ästen, die aus jeder Zelle der axilen Reihen entstehen und aus welchen nach der Schmitz'schen Auffassung der Thallus aufgebaut ist.

Daß die vier Zellen des Astes sukzessive gebildet sind, wie bei Polysiphonia decipiens, bezweifle ich, denn in einem Stadium, in dem eben erst eine Spur von Trichogynebildung zu sehen war, konnte ich nur einen dreizelligen Ast unterscheiden, die Tragzelle und einen zweizelligen Karpogonast.

Die Zellen des Karpogonastes sind sehr klein und weichen nur wenig von den Rindenzellen ab, so daß es nicht leicht ist, ihre Zahl zu konstatieren. Ihren genetischen Zusammenhang konnte ich nur durch Tüpfelverbindung mit Sicherheit feststellen. Das Karpogon streckt sich auf seiner inneren Seite keilförmig nach unten und auf seiner äußeren Seite wölbt es sich so, daß eine Rindenzelle zwischen Karpogon und zweiter Zelle des Astes zu liegen kommt.

Die Ästchen, die von den axilen Reihen ausgehen, wachsen weiter, und bald ist das Procarp von einer dichten zweiklappigen Fruchtwand umhüllt, zwischen deren Klappen die Trichogyne verläuft. Der Beginn der Entwicklung dieser Fruchtwand vollzieht sich von unten nach oben.

Auf der oberen und unteren Seite wachsen diese zwei Klappen aufwärts, den Karpogonast bedeckend und oben zusammentreffend. Das Procarp ist schon vor der Befruchtung umhüllt, aber die Fruchtwand entwickelt sich nach der Befruchtung noch rasch weiter.

Wenn wir die Entwicklung des Procarps weiter verfolgen, finden wir, daß die nächst der axilen Reihe gelegene Zelle sich genau so wie die anderen Ästchen, die aus jeder der axilen Zellen entstehen, verhält. Sie teilt sich weiter und nimmt am Aufbau des Thallus Anteil, nur sind die vegetativen Zellen, die sie liefert, etwas nach unten gerichtet, und nicht lateral wie die anderen Ästchen. Das ist offenbar durch Raumverhältnisse bedingt. Wir müssen daher diese nächst der axilen befindliche Zelle als Tragzelle bezeichnen (Zelle 4, Taf. I, Fig. 13—15).

Die Trichogyne ist zuerst keulenförmig und an der Basis eingeschnürt, später aber ist sie schnurgerade.

Eine besonders ausgezeichnete Auxiliarzelle ist vor der Befruchtung nicht vorhanden. Wir werden aber nachher einen Grund dafür angeben, daß die dritte Zelle des Astes, vom Karpogon aus gerechnet, als solche funktioniert.

Entwicklung des Cystocarps.

Die Fruchtwand ist zur Zeit der Befruchtung ziemlich weit entwickelt, so daß das Procarp ganz umhüllt ist. Daher wäre, selbst wenn durch einen glücklichen Zufall ein Stadium gefunden würde, in welchem das Karpogon eben in Verbindung mit einer Auxiliarzelle träte, die Feststellung der Vorgänge schwer. Mit Mikrotomschnitten war es mir nicht gelungen, eine solche Verbindung des Karpogons mit der Auxiliarzelle zu beobachten.

Infolge der Befruchtung entstehen dichte Fadenbüschel. Phillips hat solche Fäden bei Bonnemaisonia asparagoides gesehen und war der Ansicht, daß sie aus der zweiten Zelle des Karpogonastes enständen. Sie waren schwach entwickelt und später hat er beobachtet, daß sie zugrunde gingen. Die Fäden, die bei Asparagopsis armata entstehen, scheinen, wenn man die Raumverhältnisse des jungen Cystocarps in Betracht zieht, sehr stark entwickelt. Sie sind sehr plasmareich und färben sich, mit Safranin behandelt, intensiv. Ich habe sie daher als fertile Sporogenfäden betrachtet, fand aber nachher, daß sie zugrunde gingen. Wir können sie demnach als sterile Fäden bezeichnen. Sie entstehen aus der zweiten Zelle, d. h. der Zelle gerade nächst dem Karpogon (Taf. II, Fig. 16).

Dieser Auswuchs von Fäden aus der nächst dem Karpogon befindlichen Zelle des Astes ist durchaus verschieden von allen bisher beschriebenen Vorgängen in verwandten Familien; deshalb war ich, auch mit Berücksichtigung der Tatsache, daß Phillips selbst bei Bonnemaisonia asparagoides über ihren Ursprung nicht ganz sicher war, geneigt, den Vorgang zu bezweifeln. Ich habe aber die Entstehung dieser Fäden für Asparagopsis armata aus der oben erwähnten Zelle des Karpogonastes festgestellt. Den Einwand, daß die Beobachtung der Tüpfelverbindung zwischen dem Karpogon und der Zelle, die die Fäden liefert, möglicherweise auf einer optischen Täuschung beruht, habe ich ausgeschaltet, indem ich das Objekt vorsichtig gedrückt und die Verbindung deutlich gesehen, demnach die betreffende Zelle wirklich als zweite Zelle des Karpogonastes wahrgenommen habe.

Die sterilen Fäden gehen in dem Augenblick zugrunde, in welchem eine Auxiliarzelle zum Vorschein kommt. Diese Auxiliarzelle ist die Zelle nächst der Tragzelle, d. h. die zweite Zelle von der axilen Zelle aus (Tafel II, Fig. 17).

Ob die Auxiliarzelle identisch mit der dritten Zelle des Astes, vom Karpogon aus gerechnet, oder eine spezielle von der Tragzelle abgeschnittene Zelle ist, kann nur eine tatsächliche Beobachtung der Verbindung zwischen Karpogon und Auxiliarzelle, bevor der Karpogonast zugrunde geht, entscheiden, welche Beobachtung von einem glücklichen Zufall abhängig wäre. Als die Auxiliarzelle als solche zum ersten Mal wahrgenommen wurde, war das zusammengeschrumpfte Karpogon mit Trichogyne schon abgestoßen und ziemlich weit entfernt in den Thallus eingebettet. Ich schließe aber indirekt, daß die Auxiliarzelle mit der dritten Zelle des Astes indentisch ist, indem ich eine Verbindung zwischen der Auxiliarzelle und der Zelle, welche die jetzt degenerierenden Sterilfäden liefert, wahrgenommen habe.

Wenn die Fruchtwand weiter entwickelt ist und sich blasenförmig ausdehnt, sind die Vorgänge im Inneren der Hülle leichter zu verfolgen. Ich habe solche Stadien zuerst mit Hoffmanns Violette gefärbt und nachher die Fruchtwand mit sehr verdünnter Eau de Javelle aufgehellt. Auch gibt die einfache Behandlung ungefärbter Objekte mit Kalilauge gute Resultate.

Kurz nach der Aussprossung von Sporogenfäden aus der Auxiliarzelle fusioniert die letztere mit der Tragzelle, so daß eine große, plasmareiche Zelle nächst der axilen Zelle zustande kommt (Taf. II, Fig. 18 und 19). Diese Sporogenfäden verzweigen sich reichlich und tragen auf ihrem Ende Karposporen. Neue Sporogenfäden entstehen.

wenn die früher gebildeten Fäden schon Karposporen abgeschnitten haben, so daß die Karposporen ungleichzeitig gebildet sind.

Hand in Hand mit dieser graduellen Entwicklung der Karposporen geht eine Fusion der Fusionszelle mit den Nachbarzellen. Die Fusionszelle, die durch Verschmelzung der Auxiliarzelle mit der Tragzelle entsteht, fusioniert ihrerseits bald mit dem fertilen Segment der axilen Reihe. Endlich werden im Zusammenhang mit der fortwährenden Produktion neuer Karposporen die Zellen der umgebenden Gewebe resorbiert. Der Fusionsprozeß dehnt sich so weit aus, daß er bis zur dritten Zelle der axilen Reihe reicht. Die Sporogenfäden sind auch an der Basis verschmolzen, so daß wir in dem reifen Cystocarp eine große Fusionsmasse oder Placenta, wie sie irrtümlich genannt wurde, sehen. In diesem Stadium scheint der ganze fertile Sproß als ein gestieltes Cystocarp.

Am oberen Rand der Fusion stehen die Sprosse, die an ihrem Ende Karposporen abschneiden.

Eingebettet in diese große Fusionsmasse, erkennen wir die kragenähnliche Plasmamasse, die, wie wir oben gesehen haben, als stark differenziertes Plasma oder als Kallusplatte unter der Querwand der axilen Reihe auftritt, und als ein einziger Rest der jetzt resorbierten axilen Zellen zu erkennen ist. Ihr Vorhandensein in der Fusionsmasse ist bei der Intensität, mit welcher sie sich mit Safranin färben, leicht erkennbar.

Die Karposporen sind wie bei Polysiphonia decipiens birnenförmig. Sie sind aber viel kleiner, ungefähr 50 μ lang, und viel zahlreicher. Während das reife Cystocarp von Polysiphonia decipiens 30 oder 40 Karposporen bildet, finden wir bei Asparagopsis armata mehrere hundert.

In der Bildung dieser großen Zahl von Karposporen finden wir eine Erklärung der auffallenden Ausdehnung des Fusionsprozesses. Phillips hat den Fusionierungsvorgang als einen rein physiologischen betrachtet, nämlich als ein Resultat der fortwährend notwendigen weiteren Aufnahme von Nahrung für die progressive Entwicklung neuer Karposporen, der deshalb für die Systematik nicht verwertbar sei.

So weit die Tatsache von der Entwicklung des Procarps von Asparagopsis armata Auskunft geben kann, würde die Familie der Bonnemaisoniaceen gemäß Oltmanns' Einteilung unter die Rhodymeniales fallen, unter welche er nur die Spaerococaceen und die Rhodymeniaceen faßt. Die Auxiliarzelle ist vor Befruchtung als solche nicht wahrzunehmen. Wenn sie durch ihre Größe und ihren reichen Plasmainhalt wahrnehmbar ist, sehen wir, daß es die zweite Zelle nächst der

axilen ist, und wir haben einen Grund dafür angegeben, daß sie wahrscheinlich identisch ist mit der dritten Zelle des Astes vom Karpogon aus gerechnet und demnach Trägerin eines zweizelligen Karpogonastes.

Bei Sphaerococcus coronopifolius ist auch die Auxiliarzelle Trägerin des Karpogonastes, so daß ähnliche Verhältnisse wie bei Asparagopsis armata vorhanden sind. Die Stellung der Auxiliarzelle im Procarp ist aber kaum prinzipiell verschieden von der bei Rhodomelaceen. Eine besondere Auxiliarzelle wird nach verschiedenen Angaben von der Perizentralzelle nicht immer abgeschnitten, demnach ist die ganze Perizentralzelle als Auxiliarzelle zu betrachten, und so Trägerin des Karpogonastes. Phillips hat auch für Bonnemaisonia asparagoides einen zweizelligen Karpogonast beschrieben, und auf Grund dieser Tatsache in Verbindung mit der anderen, daß nämlich Sterilfäden aus der zweiten Zelle entstehen, glaubt er, daß die Familie der Bonnemaisoniaceen den Rhodomelaceen zu nahe gestellt sei. Ich glaube, daß das Studium einer einzigen Spezies noch nicht zu solchen Schlußfolgerungen berechtigt; nur durch die Untersuchung mehrerer Gattungen und mehrerer Arten derselben Gattung läßt sich ermitteln, ob dieses Merkmal zur Aufstellung systematischer Beziehungen verwendbar ist.

Zwei andere Dinge, die Phillips als Gründe für die von ihm gewünschte Scheidung der genannten Familien gibt, treffen nicht zu. Nämlich erstens das Fehlen von „paranematal filaments“ bei Bonnemaisonia asparagoides, die nach Phillips bei Rhodomelaceen vorkommen. Wie schon erwähnt, sind diese nur die innere Schicht der Fruchtwand. Phillips gibt weiter an, daß bei den Rhodomelaceen die axile Reihe an der Dorsalseite des Karpogonastes sei, während bei Bonnemaisonia asparagoides die axile Reihe an der Ventralseite ist. Das gilt für Asparagopsis armata nicht. Die axilen Reihen stehen wie bei Polysiphonia an der Dorsalseite des Karpogonastes, oder es stehen vielmehr in beiden der Karpogonast auf der dem Hauptsproß zugekehrten Seite der axilen Reihe.

Ob die Fäden, die von der zweiten Zelle entstehen, wirklich steril in demselben Sinne wie bei Polysiphonia sind, kann nur zytologisch nachgewiesen werden. Soweit man nach ihrem Aussehen schließen kann, sind sie eine Einrichtung für Ablagerung von Reservestoffen als Nahrung für die jungen Sporogenfäden, bis die Fusionierung, bei welcher Nahrung in reichlicher Menge geliefert wird, stattfindet.

Phillips' Angabe von einem zweizelligen Karpogonast bei Bonnemaisonia asparagoides und weiter, daß die Sterilfäden aus der zweiten

Zelle des Karpogonastes entstehen, sind, im Vergleich mit meinen Beobachtungen über eine Spezies einer ganz anderen Gattung von Interesse.

Haftorgane.

Sehr auffallend bei Asparagopsis armata sind die retrorsen Haftorgane, denen die Spezies ihren Namen verdankt. Diese hakenähnlichen

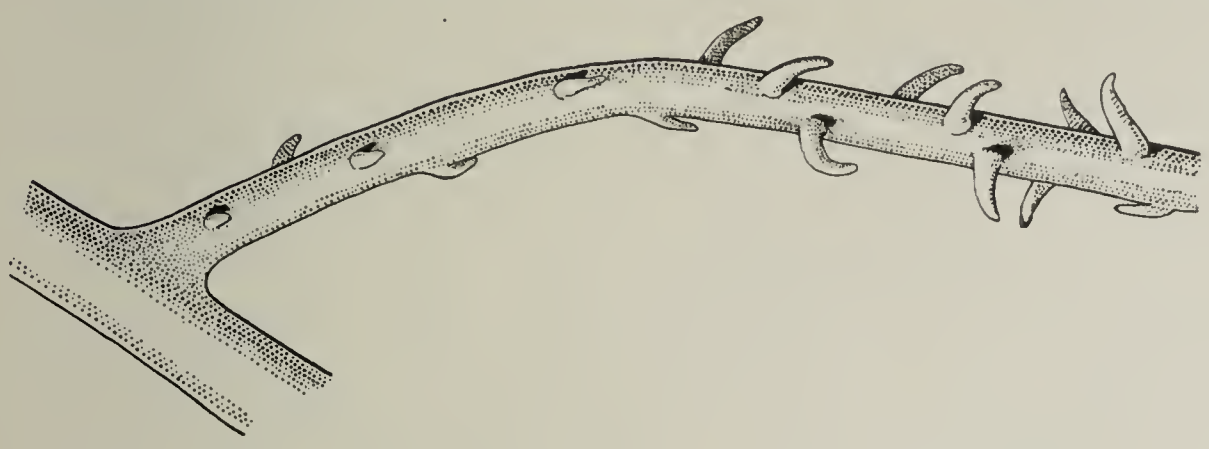


Fig. 8. Asparagopsis armata. Sproß mit Haftorganen.

Organe verursachen durch Ineinandergreifen ein wirres Durcheinander der Zweige an der Basis des Thallus.

Die Haftorgane sind nur sehr stark verdickte Kurztriebe und demnach mit derselben Divergenz wie diese angeordnet. Fig. 8 zeigt, wie die Kurztriebe zuerst in ihrer normalen Richtung angelegt werden, allmählich in eine senkrecht zum Sproß gehende Lage übergehen und endlich die für diese Spezies so charakteristische retrorse Stellung.

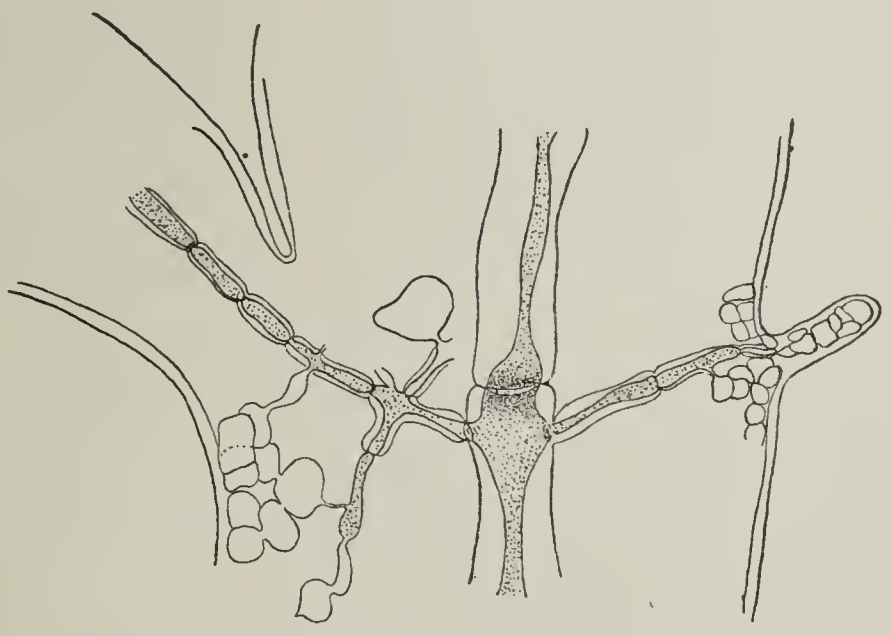


Fig. 9. Links: Basis eines Kurztriebes; rechts: verkümmerter Langtrieb. Im optischen Längsschnitte gezeichnet.

Die Langtriebe, die normal etwas schief einem Kurztrieb gegenüber stehen, verkümmern an den Sprossen mit den retrorsen Haftorganen. An Sprossen, die im Begriff sind, diese Organe zu bilden, kann man gegenüber jedem stark ausgebildeten Kurztrieb einen solchen verkümmerten Langtrieb beobachten. Fig. 9 zeigt im optischen Längsschnitt einen Teil eines Sprosses, der retrorse Haftorgane bilden wird.

Links ist der untere Teil eines verdickten Kurztriebes, gegenüber einem verkümmerten Langtrieb.

Euzoniella incisa.

Euzoniella incisa ist der Typus der neuen Gattung, die von Falkenberg begründet wurde. Diese neue Gattung umfaßt die Mehrzahl der Arten, die früher zu Polyzonia gestellt wurden. Die Gattung Polyzonia war begründet worden nach dem Typus von Polyzonia elegans von Suhr 1834.

Falkenberg fand aber, daß Polyzonia elegans im Bau in so vielen Punkten von den anderen australischen Polyzonia-Arten abweicht, daß eine Trennung in Gattungen nötig war. Er faßte alle früheren Polyzonia-Arten unter dem Namen Euzoniella als neue Gattung zusammen und behielt nur für die einzige Art Polyzonia elegans den früheren Gattungsnamen bei. Falkenberg sah sich zu diesem Schritt genötigt, weil gerade für Polyzonia elegans die Gattung Polyzonia erst begründet wurde.

Euzoniella ist eine kleine (mein Exemplar war ungefähr 3 cm lang), unberindete Pflanze, die auf größeren Florideen kriechend wächst. Sie ist von dorsiventralem Bau und wie Falkenberg zuerst beobachtet hat, ist die ganze Pflanze, wie sie früher bekannt war, nur ein Seitenast einer aufrechten Keimpflanze. Diese Keimpflanze hat Falkenberg auf Griffithsia gesehen. Ich habe sie auch auf Nitophyllum in mehreren Entwicklungsstadien gefunden. Bezüglich des Baues dieser aufrecht stehenden Keimpflanze verweise ich auf Falkenberg, der eine schöne Abbildung davon gibt.

Nach Falkenberg verliert die primäre Keimpflanze alle Bedeutung, sobald die dorsiventralen Seitensprosse sich am Substrat befestigt haben. Der Seitenast kriecht weiter, von hinten her allmählich absterbend. Ich habe den dorsiventralen Seitenast gesehen in einer Länge, welche das dreifache Maß der Keimpflanze darstellte, und noch auf der letzteren befestigt. Die Keimpflanze wies noch keine Anzeichen von Degeneration auf.

Am Vegetationspunkt der Seitensprosse sind nur die zweizeiligen Kurztriebe angelegt, die wieder auf ihrer oberen Seite eine Längsreihe aufrecht stehender Seitensprosse treiben. Die Längstriebe werden nachträglich angelegt.

Das ausgewachsene Exemplar, das ich untersucht habe, war reichlich mit Cystocarpien in mehreren Entwicklungsstadien versehen. Die einzige Abbildung, die wir, soweit ich finden konnte, von den Cysto-

carpien von Euzoniella incisa haben, ist die von Harvey (vgl. Phyc. Austr., Taf. I, Fig. 42*a*), welche unrichtig ist. Falkenberg hat Cystocarpien bei Euzoniella adiantiformis und Euzoniella bipartita zum ersten Male gefunden und gesehen, daß zur Procarpbildung das zweite Segment des untersten Seitensprosses eines Kurztriebes verwendet wird. Er fand weiter eine verkümmerte Cystocarpanlage am ersten Kurztriebe von Euzoniella incisa und glaubte, daß Harvey die Spitze der cystocarptragenden Sprosse übersehen habe. Er vermutet daher, daß die Cystocarpien von Euzoniella incisa an der gleichen Stelle wie bei Euzoniella adiantiformis und Euzoniella bipartita vorkommen. Seine

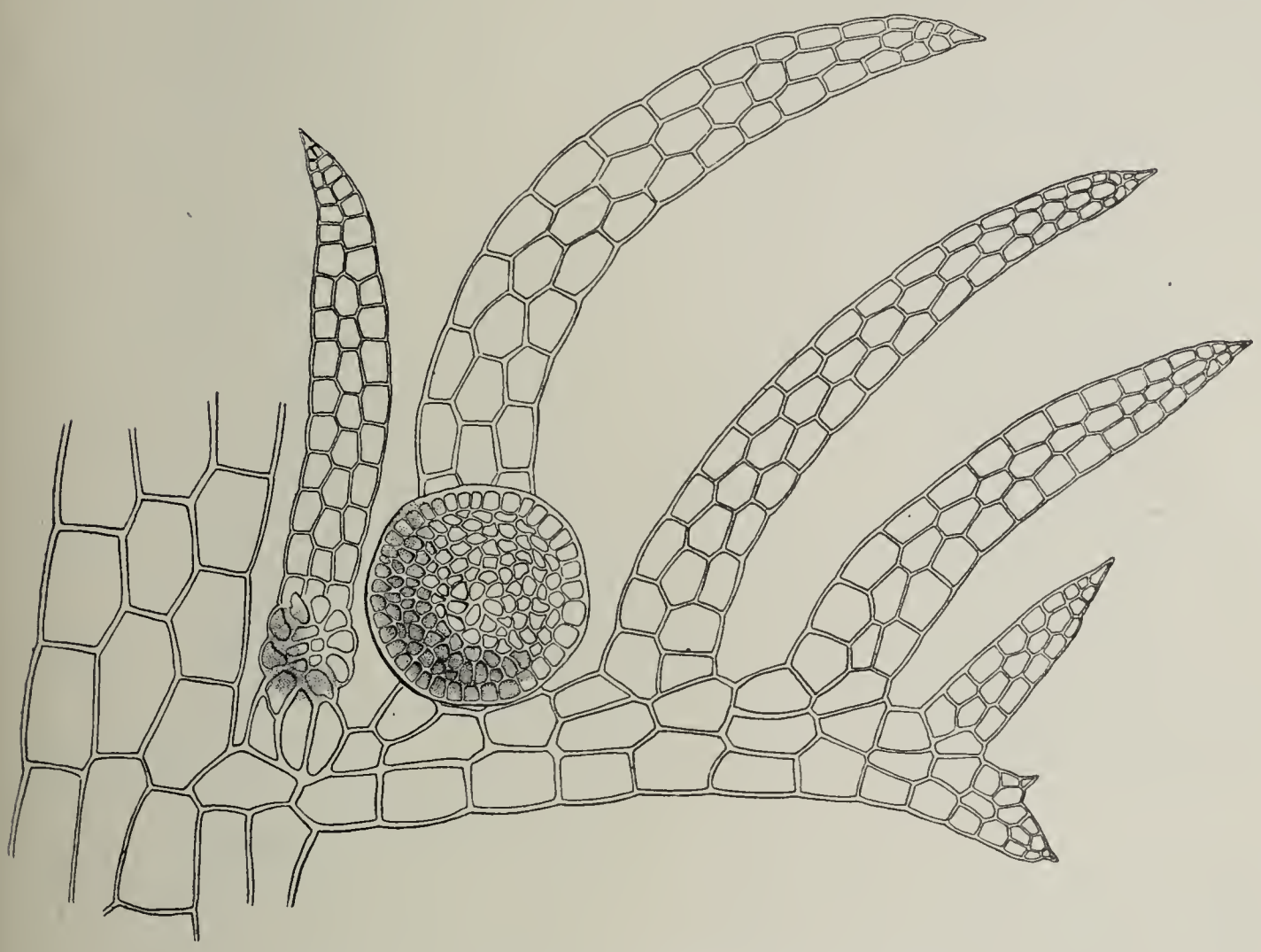


Fig. 10. Kurztrieb von Euzoniella incisa.

Vermutung hat sich als wohlbegründet herausgestellt. Die Cystocarpien von Euzoniella incisa stehen, wie aus Fig. 10 ersichtlich ist, nicht an der Stelle eines Kurztriebseitensprosses, wie Harvey es darstellt, sondern an der Basis eines Kurztriebseitensprosses auf diesem. Doch finden sich Cystocarpien nicht nur an dem untersten Seitensprosse des Kurztriebes, wie Falkenberg dies aus einem abortierten Procarp geschlossen hat, sondern auch an dem zweiten Kurztriebseitensproß. Unsere Abbildung zeigt am zweituntersten Seitensproß ein unreifes Cystocarp und am untersten ein Procarp. Fig. 11 zeigt das Procarp vergrößert

und seine Entstehung aus dem zweiten Segment. Allerdings trägt gewöhnlich nur der unterste Seitensproß ein Cystocarp.

Rhabdonia verticillata.

Die zwei im folgenden behandelten Gattungen, Rhabdonia und Erythroclonium, weichen sehr wenig von einander ab. Harvey war der Ansicht, daß Rhabdonia verticillata, obgleich sehr ähnlich im Habitus, doch einen von Erythroclonium Muelleri sehr abweichenden Bau habe, und er hat aus diesem Grunde die neue Gattung Rhabdonia aufgestellt.

Er hat aber den anatomischen Aufbau der beiden Pflanzen nicht genauer studiert, und hat sogar die Zentralachse bei Rhabdonia, die in jungen Sprossen noch kräftiger gebaut ist als bei Erythroclonium, ganz übersehen. An älteren Sprossen ist freilich, wie wir unten sehen werden, die Zentralachse nicht mehr leicht zu verfolgen.



Fig. 11. Unterster aufrechter Seitensproß von Fig. 10 stärker vergrößert.

Charakteristisch für Rhabdonia verticillata ist ihre große Haftscheibe, eine reiche wirtelige Verzweigung und das Vorhandensein von abortierten Sprossen an der Basis des Hauptsprosses. Ein Habitusbild einer wachsenden Zweigspitze ist in Fig. 12 dargestellt. Mein Exemplar war ungeschlechtlich, so daß ich auf das Studium des vegetativen Aufbaues beschränkt war. Ich habe aber mit besonderem Interesse die Wachstumsvorgänge verfolgt, weil für Rhabdonia sowie für ähnlich gebaute Formen der Rhodophylideen nichts Sicheres darüber bekannt ist, wie der fädige Aufbau zustande kommt.

Wachstum.

Rhabdonia verticillata wächst mittels einer dreiseitigen Scheitelzelle und schneidet demnach Segmente in drei Richtungen ab (Fig. 13). Die Scheitelzelle hat also die Form eines Tetraeders, sehr ähnlich wie bei Equisetum. Hier aber werden die Wände langsam angelegt, so daß die Scheitelzelle nur dann, wenn eine Wand gerade neugebildet ist, ein ähnliches Aussehen wie bei Equisetum zeigt.

Henckel hat für Cystoclonium purpurascens eine dreiseitige Scheitelzelle beschrieben, gibt aber nicht an, wie aus dieser tetraedrischen Scheitelzelle der fädige Aufbau zustande kommt.

Das älteste der drei abgeschnittenen Segmente, gerade unter der Scheitelzelle, schneidet nach innen eine dreieckige Zelle ab, die die erste Zelle der Zentralachse ist. Ein Querschnitt durch die Spitze ist im Diagramm 3 schematisch dargestellt. Die folgenden Segmente

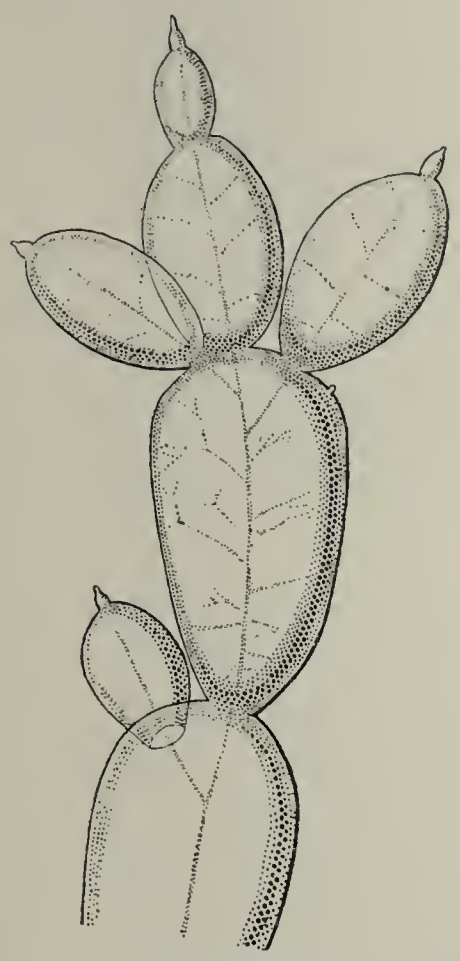


Fig. 12. Rhabdonia verticillata. Zweigspitze.

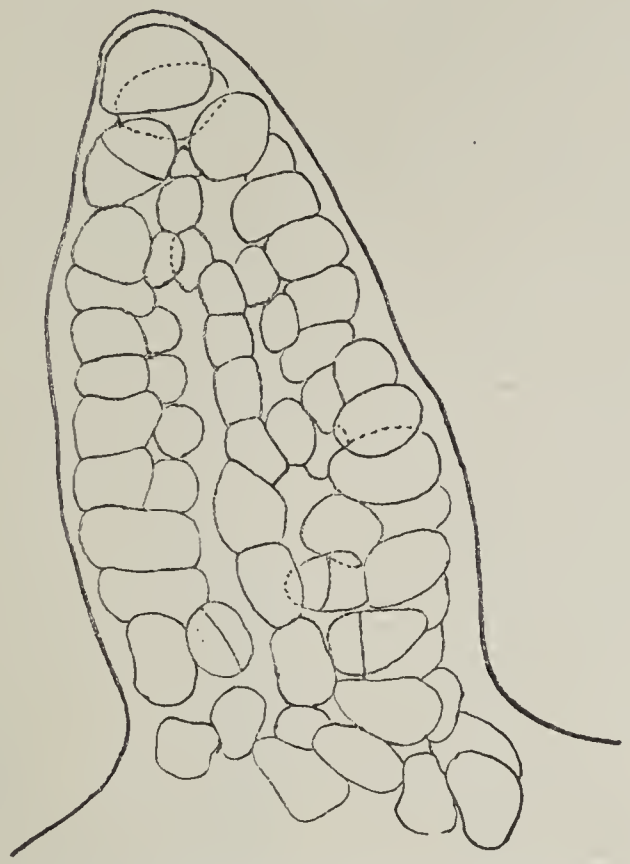
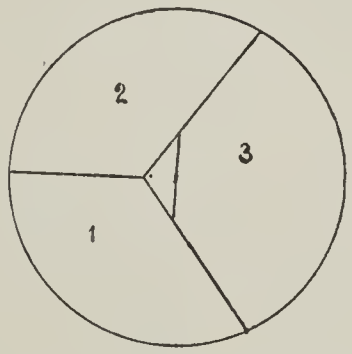


Fig. 13. Junger Sproß im optischen Längsschnitt. (Zeiss I.-Oc. 5).

schneiden sukzessive in gleicher Weise je eine Zelle einwärts ab, so daß eine im Zickzack laufende Zentralachse zustande kommt. Weiter unten streckt sich die axile Zelle gerade, aber ihre schräg gestellten Querwände sind noch lange zu erkennen.

Die Segmente teilen sich weiter, und in Oberflächenansicht kann man noch weit unten die schrägen Wände der Segmente und ihrer Tochterzellen leicht verfolgen. Bald weichen die Zellen auseinander, so daß ein mit schleimiger Flüssigkeit erfüllter Hohlraum entsteht. Jedes Glied der Zentralachse aber bleibt mit der Zelle, von welcher es abgeschnitten ist, dauernd in Verbindung.



Diagr. 3. Vgl. Text.

Die Zellen, die im genetischen Zusammenhang mit der axilen Zelle stehen, machen den Eindruck von Seitenzweigen. Die Zellteilung findet nur an der äußeren Grenze statt, d. h. an den Spitzen oder Scheitelzellen dieser Seitenzweige. Die Zellen der Seitenzweige teilen sich nicht nachträglich durch Querwände. Sie strecken sich nur, um

mit der Trennung der Rindenzellen von der Zentralachse Schritt zu halten. Da die Segmente, die von der dreiseitigen Scheitelzelle abgeschnitten werden, sukzessive von drei Richtungen die Axilzellen liefern und mit ihnen dauernd in Verbindung bleiben, sind die Seitenzweige der Zentralachse mit einer Divergenz von $^1/_3$ angeordnet, nicht, wie häufig angegeben wird, alternierend. Ich habe an ganz jungen Sprossen die Zentralachse auspräpariert und gefunden, daß $^1/_3$-Divergenz konstant war. An älteren Sprossen, wo ein dicker Strang von Fäden vorhanden ist, kann man nicht durch Auspräparierung eine Divergenz feststellen. Die Seitenzweige platten sich ab, so daß manchmal eine scheinbar alternierende Anordnung vorhanden ist. In ihrer natürlichen Lage aber beobachtet, ohne Auspräparierung, ist ihre wirtelige Anordnung leicht zu konstatieren.

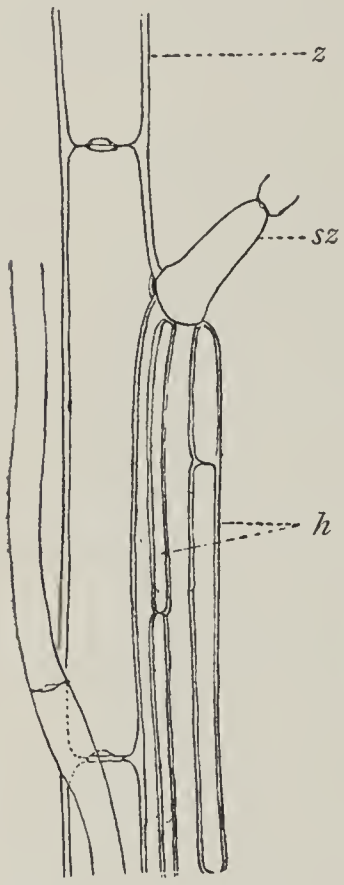


Fig. 14. Zentralachse (*z*) mit Hyphen (*h*), die aus der Basis des Seitenzweiges (*sz*) entstehen.

Der oben erwähnte Strang von Fäden kommt dadurch zustande, daß aus der Basis der Seitenzweige Hyphen entstehen, die abwärts parallel mit der Zentralachse laufen und diese schließlich ganz bedecken (Fig. 14). Sie sind später sehr stark ausgebildet und stehen nachher kaum hinter der Zentralachse an Größe zurück. Dieser Tatsache wegen hat Harvey die Zentralachse ganz übersehen können.

Ein Querschnitt durch den Hauptsproß zeigt, daß der Hohlraum vollständig mit Hyphen ausgefüllt und die Zentralachse nicht mehr zu erkennen ist. Obwohl der Hauptsproß an der Basis einen sehr großen Umfang erreicht hat, war kein sekundärer Zuwachs der Rinde, wie dies nachher für Erythroclonium berichtet wird, zu beobachten.

Wenn der junge Sproß eine Entwicklungsstufe erreicht hat, in welcher die Bildung von Hyphen aus der Basis der Seitenzweige anfängt, sistiert das Auseinanderweichen der Zellen von der Zentralachse, so daß die derart entstandene Einschnürung für diesen Sproß alle weiteren Bildungen von Grundgewebe aus der Scheitelzelle abschneidet. Die Weiterentwicklung des jungen Sprosses ist demnach auf die Bildung akzessorischer Gewebe, nämlich von Hyphen aus der Basis der Seitenzweige, ferner auf Streckung der Zellen der Seitenzweige, um mit der Ausdehnung der Rinde Schritt zu halten, und auf Teilung der äußeren Rindenzellen beschränkt.

Das Scheitelwachstum schreitet wieder rasch fort und bildet einen neuen Sproß. Der Prozeß wiederholt sich, so daß eine Kette von jungen Sprossen entsteht; die wirtelige Anordnung der Zweige am oberen Teil der Internodien kommt dadurch zustande, daß da, wo die Spitzen der Seitenzweige, die von der Zentralachse ausgehen, in Rindenzellen endigen, eine Ausstülpung neuer Zweige stattfindet. Die Zentralachsen der neugebildeten Sprosse laufen kontinuierlich mit den Seitenzweigen der Zentralachse der Muttersprosse. Je stärker diese neuen Sprosse sich entwickeln, desto stärker ist die Ausbildung der Seitenzweige, mit welchen die Zentralachse in direkter Verbindung steht. Daher erklärt es sich, daß die Seitenzweige der Zentralachse manchmal fast ebenso stark entwickelt sind wie die Zentralachse selbst, so daß eine scheinbare Gabelung der Zentralachse zustande kommt.

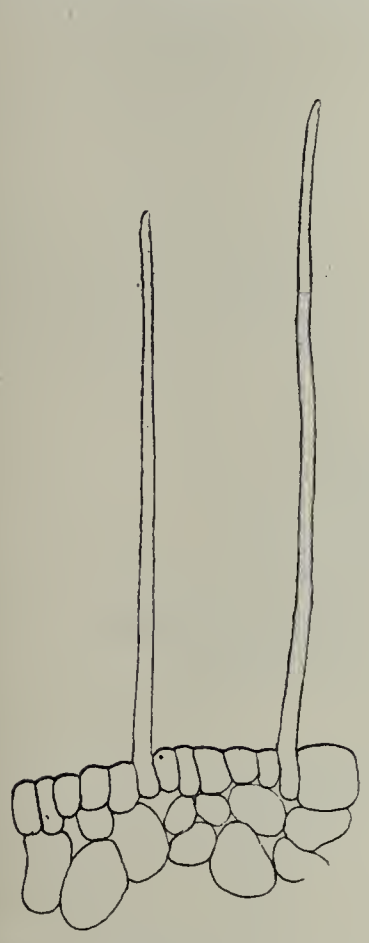


Fig. 15.

Fig. 15. Haarsprosse.

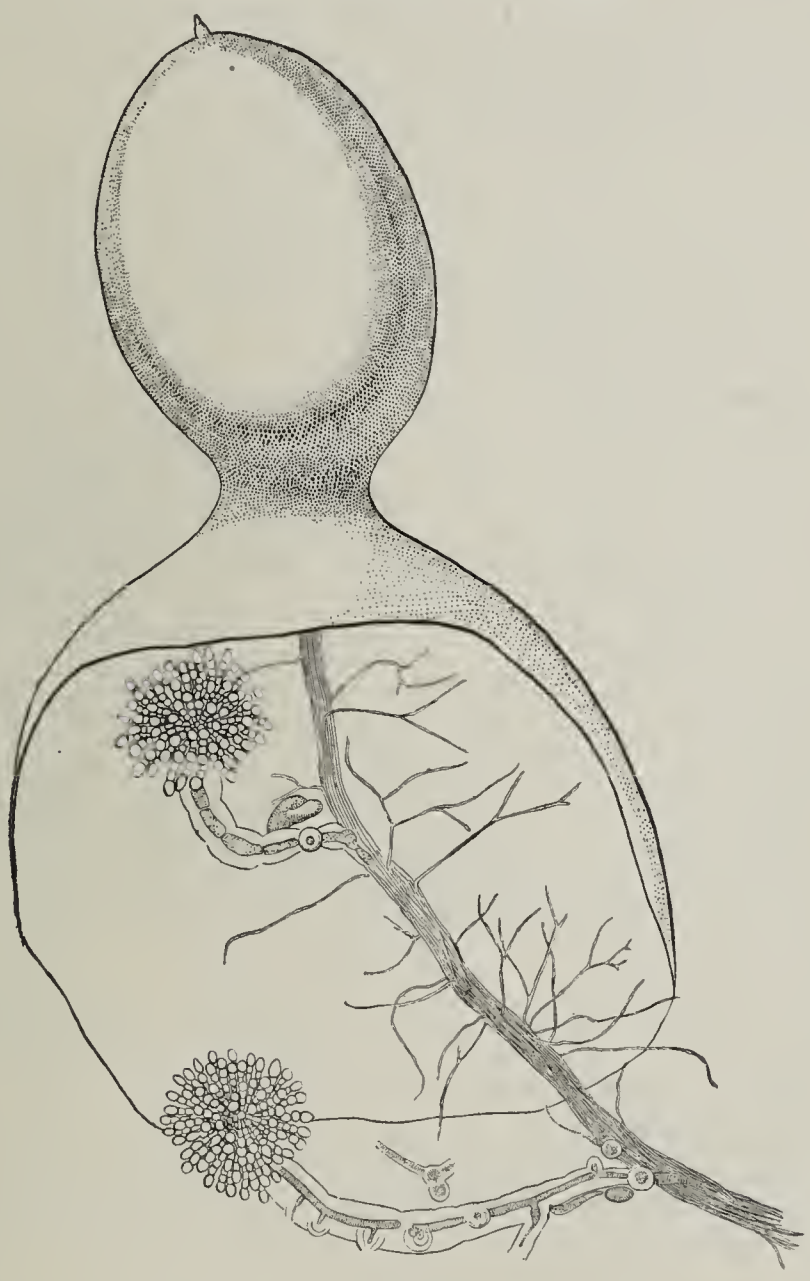


Fig. 16.

Fig. 16. Geöffnetes Glied mit eingelagerten Cystocarpien.

Haarsprosse.

Die Oberfläche der Sprosse meines Exemplars war reichlich mit einzelligen farblosen Haaren versehen, die durch Auswachsen der äußeren Rindenzellen zustande kommen (Fig. 15). Irgend eine Angabe über

solche bei Rhabdonia verticillata habe ich nicht finden können. Es muß als ein vorübergehender sekundärer Charakter betrachtet werden und ist demnach nicht von systematischem Wert.

Cystocarp.

Die Cystocarpien von Rhabdonia verticillata waren bisher nicht bekannt. Ich habe sie in einem der im Herbar des Münchener pflanzenphysiologischen Instituts befindlichen Exemplare gefunden.

Die Pflanze war 1894 von J. Bracebridge Wilson bei Port Phillip Heads gefunden worden.

Die Cystocarpien sind in dem Thallus eingelagert. Fig. 16 zeigt unten links ein Cystocarp mit Büscheln von Sporogenfäden und oben ein etwas reiferes Cystocarp. Der große, gelb gefärbte, schlauchähnliche Zweig ist durch Fusion der Nachbarfäden entstanden. Der Fusionsprozeß geht im reifen Cystocarp viel weiter, so daß eine große, längliche Fusionsmasse entsteht.

Erythroclonium Muelleri.

Auf Erythroclonium Muelleri hat Sonder die Gattung Erythroclonium begründet. Unsere Spezies ist nach Harvey eine verhältnismäßig selten vorkommende Pflanze. Sie ist, wenn man ihr Grundgewebe in jungen Sprossen betrachtet, zarter gebaut als Rhabdonia verticillata; später aber ist sie durch starke Ausbildung der Zentralachse mit der Umhüllung von Hyphen, verdickten Knoten und starkem Rindenwachstum im unteren Teil noch kräftiger gebaut als Rhabdonia. Ein Habitusbild eines Zweiges ist in Fig. 17 gegeben.

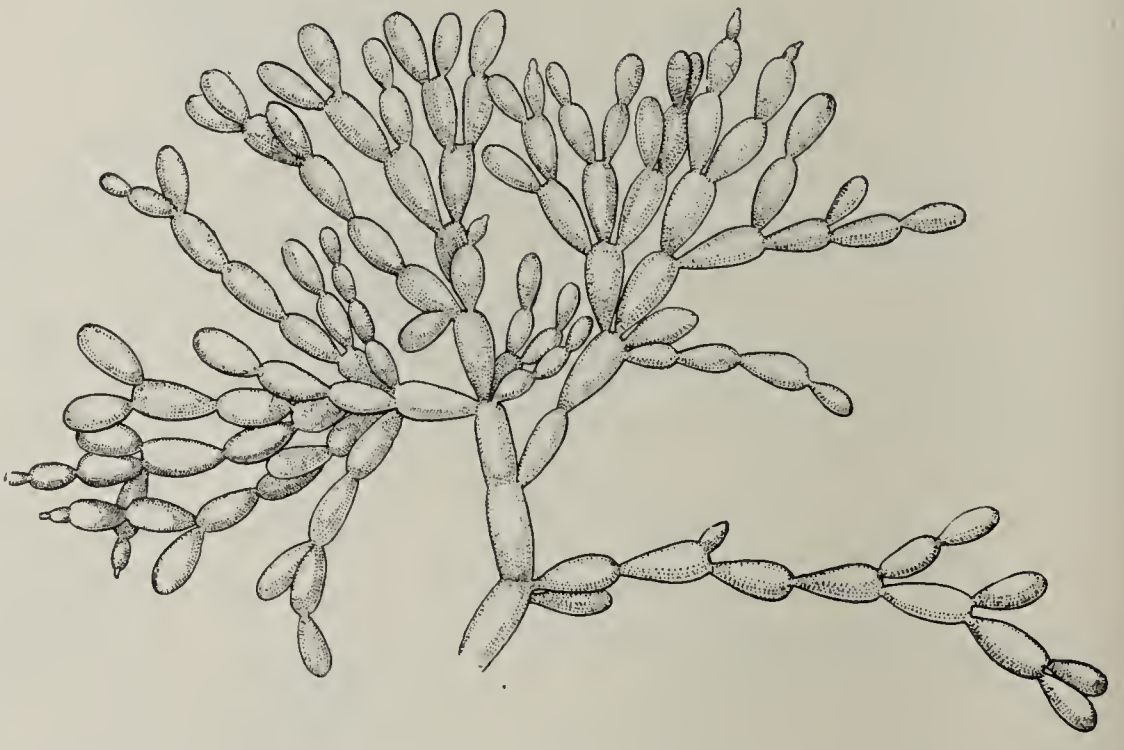


Fig. 17. Erythroclonium Muelleri. Habitusbild eines Zweiges.

Über das Scheitelwachstum kann ich leider wegen des Zustandes des Materiales nicht genau berichten. Die Scheitelzellen waren meist

abgebrochen, und auf Grund von Herbarmaterial konnte ich nichts Sicheres feststellen. Die erste Zelle der Zentralachse war durch eine Längswand senkrecht zur Wachstumsrichtung ausgeschnitten, so daß die Wachstumsvorgänge etwas abweichend von Rhabdonia sein dürften.

Die Seitenzweige, die von der Zentralachse ausgehen und sich zu einer Rinde zusammenschließen, stehen vierzeilig. Harvey's Abbildung (Phyc. Austr., Vol. V, Taf. 298) gibt ein Bild, wie man es allerdings bei oberflächlicher Betrachtung häufig sehen kann. Wenn man aber etwas näher zusieht, findet man, daß von jedem Segment der Zentralachse nicht nur ein Seitenast, der mit dem Seitenast des Nachbarsegments alternierend entsteht, sich bildet, sondern daß von allen Gliedern der Zentralachse je zwei Seitenäste entstehen, die annähernd 90° voneinander entfernt sind.

Diese zwei Seitenäste alternieren mit den zwei Seitenästen des nächsten Segments, so daß ein vierzeiliges Zweigsystem zustande kommt. Bei der gleichen mikroskopischen Einstellung sieht man freilich nur die zweizeiligen Seitenäste, die rechts und links auf derselben Ebene stehen. Das ist eben das, was man erwarten muß. Die zweizeilig angeordneten Seitenzweige der Zentralachsen kommen bei den abgeflachten Arten vor, während bei den zylindrisch gebauten Formen, wie bei Erythroclonium, die vier- oder mehrzeiligen Verzweigungen herrschen. Harvey hat scheinbar nur die Seitenzweige, die links und rechts auf derselben Seite wachsen, gesehen; jene Zweige, die oben dem Beschauer senkrecht zugewendet sind und diejenigen, die vom Beschauer sich nach unten abwenden, hat er übersehen. Wo die Zentralachse ganz mit Hyphen umhüllt ist, ist ein derartiger Beobachtungsfehler leicht verständlich. Aber auch in solchen Fällen kann man sich von dem Vorhandensein zweier Seitenzweige in jedem Segment durch die großen primären Tüpfel überzeugen, durch welche die Seitenäste mit der Zentralachse in Verbindung stehen.

Die Rinde in den ganz jungen Sprossen ist nur eine oder zwei Zellen dick. Hier zwischen der Rinde und der Zentralachse ist ein verhältnismäßig großer Hohlraum vorhanden, durch welchen die Seitenäste verlaufen. Dieser Hohlraum ist mit einer schleimigen Flüssigkeit gefüllt.

Die Knoten sind solid und zeigen spindelartige Anordnung der Zellreihen, die von der Mitte nach außen laufen.

Die Querwände der Zentralachse haben auf ihrer unteren Seite große Anhäufungen von Plasma, die sehr an die Kallusplatte der Laminarien erinnern. Die Querwand hat auf ihrem äußernn Rande einen

verdickten Ring. Angaben, die von solchen Ringen in der Querwand berichten, sind nach Oltmanns häufig, er verzichtet aber auf eine Erklärung. Von der Mitte verlaufen auswärts nach dem Ring Strahlen. Diese Strahlen sind nur etwas differenziertes Protoplasma, und verschwinden allmählich, wenn sie mit Eau de Javelle behandelt werden.

An der Stelle, wo zwei Segmente der Zentralachse angrenzen, findet eine Verdickung außerhalb der äußeren Schicht statt, die dazu beiträgt, der Zentralachse Festigkeit zu geben. Wenn wir eine Serie von Schnitten längs und quer durch die jungen Sprosse von der Spitze bis zur Basis machen, bekommen wir ein allmählich sich veränderndes Bild. Die Rinde wird mehrschichtig und der Hohlraum vollständig mit Fäden ausgefüllt. Um die Zentralachse sind die Hyphen so dicht gedrängt, daß sie im Querschnitt das Aussehen von parenchymatischem Gewebe haben. Der Beginn dieser Umhüllung der Zentralachse ist schon an dem zweitjüngsten Sprosse zu sehen. Aus der Basis der Seitenzweige, die von der Zentralachse ausgehen, entstehen Hyphen, die, sich schlängelnd, meist abwärts wachsen und die Zentralachse dicht umhüllen (Fig. 18). Sie verzweigen sich sehr rasch, durchziehen den freien Raum zwischen den Seitenästen und füllen bald den Hohlraum zwischen Zentralachse und Rinde aus.

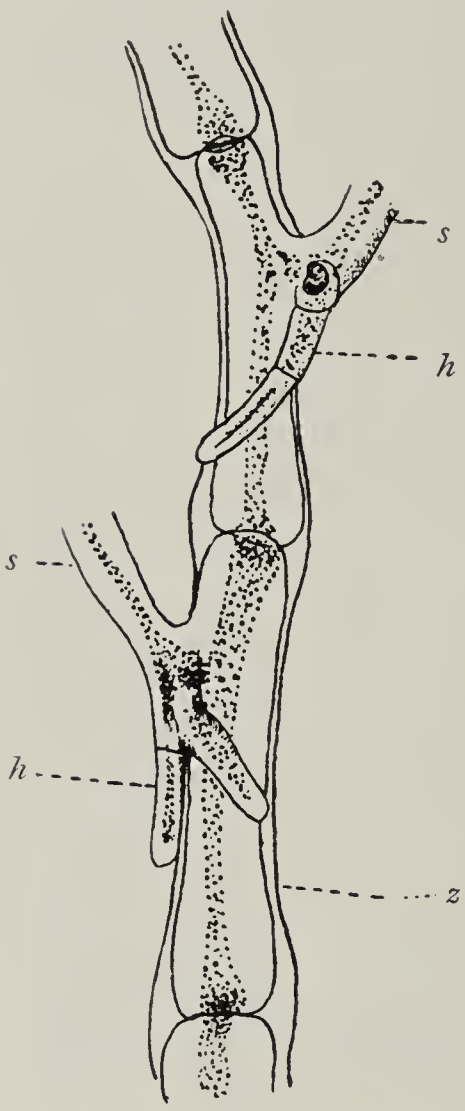


Fig. 18. *z* Zentralachse, *s* Seitenzweig, *h* Hyphen.

Sekundäres Dickenwachstum.

Der ganze vegetative Aufbau des Erythroclonium Muelleri von der Basis bis zur Scheitelspitze dient als ein hübsches Beispiel des mechanischen Prinzips, nach welchem die Pflanze eine gewisse Biegungsfestigkeit erlangt. Die verdickte äußere Schicht an der Grenzstelle zweier Segmente der Zentralachse, die später erscheinenden Hyphen, die die Zentralachse ganz umhüllen und verstärken, die stark verdickten Knoten, die die perlschnurartige Kette von Sprossen trennen, all dies dient als Verstärkungsmittel für diese sonst zarte Pflanze. Wir haben endlich in Erythroclonium ein sekundäres Dickenwachstum, das stark an die Korkzellen höherer Pflanzen erinnert.

Das Vorhandensein von konzentrischen Ringen in den Sprossen der Laminarien ist seit Jahren bekannt. Jönsson hat später gezeigt, daß dieser Zuwachs auch bei den Rhodophyceen vorhanden ist, und daß diese Schichtung als der Schichtbildung der Laminarien gleichkommend zu betrachten ist.

Harvey spricht von einer Verdickung in älteren Teilen von Erythroclonium, die schon bei äußerlicher Betrachtung zu sehen ist, deren Bedeutung er aber nicht weiter zu erklären versucht.

Ich habe schon bemerkt, daß bei ganz jungen Sprossen die Rinde nur ein oder zwei Zellen dick ist, daß aber, wenn wir einen Schnitt weiter unten durch die Sprosse machen, wir eine vielzellige Rinde sehen. Wenn wir einen Schnitt durch den verdickten Stamm selbst machen, wo die Einschnürung ganz verwischt ist, zeigt sich, daß die Rinde sich mächtig vergrößert hat, so daß sie einen verhältnismäßig sehr großen Teil der ganzen Stammdicke in Anspruch nimmt (Fig. 19). Die Zellen sind in radialer Reihe angeordnet, und man kann diese Zellreihen vom Mark bis zur Peripherie ununterbrochen verfolgen. Diese Tatsache deutet darauf hin, daß sämtliche Zellen der Reihe vom Mark bis zur Außengrenze des Stammes einen gemeinsamen Ursprung haben.



Fig. 19. Querschnitt durch den Hauptsproß.

Die Zellen sind in der Richtung des Radius langgestreckt. In seiner Besprechung von Ahnfeltia glaubt Jönsson in dieser Streckung der Zellen eine assimilatorische Funktion erblicken zu

können, und er vergleicht die Zellen mit den Palisadenzellen der Phanerogamen.

Die neue Zellbildung findet in der Peripherie statt, wie Jönsson betont, nicht, wie von anderen Autoren behauptet wird, am inneren Teil nächst dem Mark. Das ist leicht zu konstatieren, weil man hier bemerkt, daß die Zellen viel kürzer und ihre Wände viel dünner sind, als weiter innen. Auch die Tatsache, daß hier an der Peripherie Längsteilung in radialer Richtung stattfindet, durch welche eine neue Reihe von Zellen entsteht, zeigt, daß das Meristemgewebe am äußeren Teil der Rinde liegt.

Dieses Dickenwachstum ist, wie Jönsson zeigt, nicht wie bei anderen Florideen verursacht durch Hyphen vom oberen Teil des Thallus, die nach unten wachsen und zwischen anderen Grundgewebeelementen auftreten, sich teilen und neue Gewebe zustande bringen. Es genügt, die regelmäßige Reihenfolge der Zellen vom Mark bis zur äußeren Grenze des Thallus zu betrachten, um diese Ansicht zu widerlegen.

Dieser Zuwachs von Hyphen, die zwischen anderen Gewebeelementen laufen, ist auch bei Erythroclonium vorhanden. Ein solcher Zuwachs von Hyphen, die im Grundgewebe des Thallus auftreten, war von Agardh als akzessorisches Gewebe bezeichnet worden. Im Gegensatz zu dem letzteren Zuwachs, der als basipetal bezeichnet worden ist, spricht Reinke von einem Dickenwachstum, das Jönsson als akropetal bezeichnet. Die inneren Rindenzellen teilen sich durch tangentiale Wände und bilden so radial verlaufende Zellreihen. Reinke nennt diese so entstandene Schicht sekundäre Rinde, im Gegensatz zur primären Rinde, die aus der Epidermis hervorgeht.

Bei Erythroclonium Muelleri dagegen ist die Entstehung neuer Zellen in der Peripherie zu suchen.

Die Rinde von Ahnfeltia plicata weist Schichtungen auf wie bei Laminarien. Nach Jönsson stehen diese Schichtungen mit den Wachstumsperioden in Beziehung. Er trennt scharf zwischen Fällen, wo diese Schichtungen auftreten und solchen, wo ein einfacher Zuwachs ohne Schichtung stattfindet.

Es mag hier zuerst bemerkt werden, daß kein positiver Beweis dafür vorliegt, daß diese Schichtungen mit den Wachstumsperioden in Beziehung stehen oder daß sie als Jahresringe aufgefaßt werden können.

Ein Querschnitt durch die Basis des Hauptsprosses zeigt Schichtungen. Diese Schichtung ist durch eine Zone kleiner, englumiger Zellen verursacht. Die an diese nach außen hin sich anschließenden Nachbarzellen sind größer und wieder in radialer Richtung langgestreckt.

Ein Querschnitt durch den Hauptsproß an der Ansatzstelle eines Seitenzweiges (Fig. 20) zeigt dasselbe Bild. Querschnitte an anderen Teilen des Hauptsprosses zeigten entweder gar keine Schichtungen oder nur schildförmige Erhebungen. Die Verdickung ist demnach nur eine lokale und hat mit Wachstumsperioden der Pflanzen aller Wahrscheinlichkeit nach nichts zu tun. Wir müssen die Schichtung in Erythroclonium Muelleri als Festigungsgewebe auffassen, wie Darbishire es für Phyllophora tut. Es handelt sich hier aber um ein echtes sekundäres Dickenwachstum in demselben Sinne wie bei Jönsson. Die Zellreihen der äußeren Schicht stehen in genetischem Zusammenhang mit der inneren Schicht; man kann die Zellreihen einer Schicht, kontinuierlich verlaufend, mit denen der zweiten Schicht verfolgen, so daß die innere Schicht die äußere erzeugt.



Fig. 20. Querschnitt durch einen Sproß an der Ansatzstelle eines Zweigen, sekundäres Wickenwachstum zeigend.

Rhabdonia globifera.

Sehr häufig hat man mit der Rhabdonia globifera von Agardh die Chrysymenia obovata verwechselt. Mein Exemplar war etwas beschädigt, so daß ich nach dem Habitus nicht entscheiden konnte, ob es eine Chrysymenia oder eine Rhabdonia war. Herr Major a. D. Reinbold hatte die Güte, mein Exemplar zu untersuchen und er bezeichnete es als die richtige Rhabdonia globifera. Fig. 21 gibt ein Habitusbild eines jungen Zweiges.

Wachstum.

Das Wachstum von Rhabdonia globifera folgt einem ganz anderen Typus als das von Rhabdonia verticillata. Während die letztere mit

einer einzigen Scheitelzelle in die Länge wächst, folgt das Wachstum von Rhabdonia dem Springbrunnentypus. Der Sproß ist nämlich in jungen Stadien durch tiefe Einschnürungen gegliedert (später wird die Gliederung undeutlich) und verlängert sich in der Weise, daß an der Spitze des letzten Gliedes eine Gruppe von Rindenzellen zu einem schmalen, deutlich abgesetzten Höcker auswächst (Fig. 22). In einem Falle waren zwei solche Höcker an der Spitze eines Sprosses zu beobachten. Die ganz jungen höckerförmigen Sproßglieder sind zunächst solid. Bald aber beginnt eine Lockerung der inneren Gewebe, während die Rinde stark in die Fläche wächst und eine weite Blase bildet. Die



Fig. 21. Rhabdonia globifera. Habitusbild eines Zweiges.



Fig. 22. Längsschnitt durch den Hauptsproß von Rhabdonia globifera.

sich streckenden inneren Zellen werden zu Fäden, die den Hohlraum der Blase kreuz und quer durchziehen.

Seitensprosse entstehen auf dieselbe Weise nahe an der Spitze der Glieder.

In diesem Wachstumsmodus finden wir eine Erklärung des Vorhandenseins großer sternförmiger Zellen, die gleichmäßig in dem ganzen Hohlraum verbreitet sind, und der Beschränktheit des Wachstums der Seitensprosse. Die Seitensprosse (Kurztriebe) entstehen fast wagrecht aus dem Stammsproß ohne bestimmte Anordnung und die Spross-

ketten haben höchstens vier Glieder. Zugleich erklärt sich aus dieser Wachstumsart das Fehlen einer Zentralachse.

Harvey meint, daß Rhabdonia globifera sich im Habitus mehr Erythroclonium als Rhabdonia nähere, nur daß die Zentralachse fehle, die charakteristisch für Erythroclonium ist. Wir haben aber oben schon gesehen, daß Rhabdonia verticillata ebenso wie Erythroclonium eine Zentralachse hat.

Soweit das Vorhandensein oder Nichtvorhandensein einer Zentralachse, auf die Harvey Gewicht gelegt hat, in Betracht gezogen wird, ist Rhabdonia verticillata näher mit Erythroclonium als mit Rhabdonia globifera verwandt. Auch das Wachstum mittels einer einzigen Scheitelzelle und das Verzweigungssystem der beiden erstgenannten Arten unterstützt diese Ansicht.

Man ist demnach zu dem Schluß berechtigt, daß Rhabdonia globifera aus der Gattung Rhabdonia auszuscheiden ist. Schon Harvey hat auf den von anderen Rhabdonia-Arten abweichenden Habitus von Rhabdonia globifera aufmerksam gemacht und er bemerkt dazu folgendes: „It may be a matter of future decision, whether the genera Areschougia, Rhabdonia, and Erythroclonium, ought not to be united under a common name and character". (Unter Taf. 129 Vol. III.)

Vielleicht wäre dieser „common character" in der Entwicklung des Cystocarps zu finden, das von Rhabdonia verticillata bisher nicht bekannt war und von Rhabdonia globifera auch jetzt noch nicht bekannt ist.

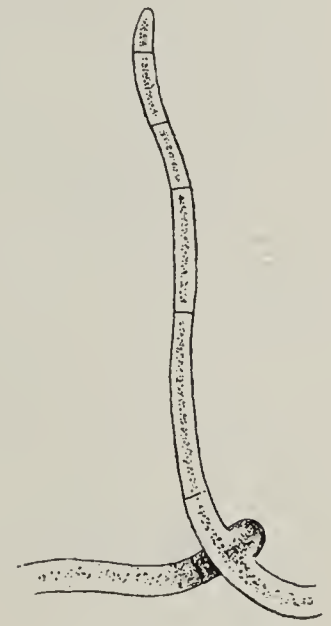


Fig. 23. Zwei sekundäre Hyphen in Verbindung.

Wenn die Blasensprosse eine Länge von etwa der Hälfte ihrer ausgewachsenen Hälfte erreicht haben, entstehen sekundäre Hyphen.

Die sekundären Hyphen entstehen als Fortsätze der sternförmigen Zellen. Sie erreichen manchmal eine gleiche Länge wie die primären, und in älteren Sprossen kann man zwischen primären und sekundären Hyphen nicht unterscheiden. Die sekundären Hyphen treten bald mit den primären in Verbindung. Fig. 23 zeigt, wie eine sekundäre Hyphe sich mit einer zweiten sekundären verbindet, indem sie sich hakenförmig um sie herumwindet. An den Verbindungsstellen war keine Wand zu beobachten, so daß hier eine Fusion, nicht eine einfache Ansaugung stattgefunden hat. Daß es sich hier nicht um normal verzweigte primäre Fäden handelt, in welchem Falle auch keine Wand an der Verzweigungs-

stelle zu erwarten wäre, ist aus unserer Figur leicht zu ersehen, in der das freiliegende Ende eines sekundären Fadens zu bemerken ist.

Kontinuität des Plasmas.

„Alle Zellen besitzen Poren nach anderen Zellen", sagt Nägeli 1846 in seiner Arbeit über Polysiphonia. Julius Klein hat später (1877) diese Poren als geschlossene bezeichnet, während Bornet sie als offene Kanäle aufgefaßt hat.

Seit diesen ersten Angaben über Plasmakontinuität bei den Florideen sind zahlreiche Arbeiten erschienen, die von einer direkten Plasmaverbindung, d. h. einer solchen ohne Scheidewand, berichten. Doch Falkenberg schreibt 1901: „Ich glaube nach meinen Beobachtungen es mit Bestimmtheit aussprechen zu dürfen, eine sogenannte direkte Plasmakontinuität, d. h. ohne dazwischen liegende Tüpfelschließmembran, existiert bei den Florideen nicht, mit Ausnahme der durch Zellfusion nachträglich entstandenen Löcher bei Korallineen." Er meint, daß sämtliche Angaben über direkte Plasmakontinuität auf groben Beobachtungsfehlern beruhen, indem die Autoren die Tüpfelschließmembran gar nicht gesehen hätten.

Wir können hier die Frage nach der indirekten Plamasverbindung unberücksichtigt lassen. Daß feine Fäden die Schließmembran wirklich durchsetzen, ist fast allgemein anerkannt.

In den jungen Fäden von Rhabdonia globifera stehen beiderseits der Querwand lichtbrechende Pfropfen. In älteren Fäden finden wir, daß der Pfropfen auf einer Seite stärker als auf der anderen entwickelt und becherförmig mit der konkaven Seite zur Querwand gerichtet ist, während der auf der anderen Seite zylindrische Form hat. Diese becherförmigen Pfropfen waren auf der unteren Seite. Im allgemeinen aber ist es bei einem Netz von Fäden kaum möglich, von einer unteren oder oberen Seite zu sprechen. Diese Pfropfen werden von einigen Autoren als aus der zellulosen Querwand entstanden betrachtet, während andere behaupten, daß sie aus Protoplasma entstehen. Bei Rhabdonia entstehen diese Pfropfen aus Protoplasma, und alle Übergänge zwischen diesen stark lichtbrechenden Pfropfen und dem normalen Plasma sind vorhanden.

Dort, wo die Längswände der Fäden sich an die Querwände ansetzen, befindet sich eine nach oben und nach unten auslaufende Verdickung, welche in der flachen Ansicht als ringförmige Zone oberhalb und unterhalb der Querwand erschien (Fig. 24 *b*).

In der großen Mehrzahl der Fälle war durch Plasmolyse die Hauptmasse des Protoplasmas von den Pfropfen getrennt; die letzteren

blieben mit der Querwand in Berührung. Wo aber die Pfropfen nicht stark von dem normalen Plasma differenziert waren, hatten sie sich mit dem Plasma von der Querwand weggerissen. Die Pfropfen sind in Eau de Javelle löslich, aber viel widerstandsfähiger als normales Protoplasma.

Wegen starker Plasmolyse war im allgemeinen ein Versuch, Plasmaverbindung festzustellen, nicht angängig. Dieser Trennung des Plasma von der Scheidewand wegen ist man leicht geneigt, eine direkte Plasmakontinuität in Abrede zu stellen. Das Plasma aber hat sich meistens von den Pfropfen getrennt, während die letzteren an der Querwand angeheftet waren. Es besteht daher immer noch die Möglichkeit, daß zwischen dem Pfropfen eine direkte Plasmaverbindung durch eine Pore in der Scheidewand stattfindet. Eine solche direkte Verbindung hat Lewis neulich für Griffithsia Bornetiana behauptet. Diese direkte Verbindung soll schon in der neu entstandenen Wand vorhanden sein. Das lichtbrechende „proteid matter“ in der Mitte des Plasmastranges, von welchem er berichtet, ist vielleicht identisch mit den häufig beobachteten Knötchen.

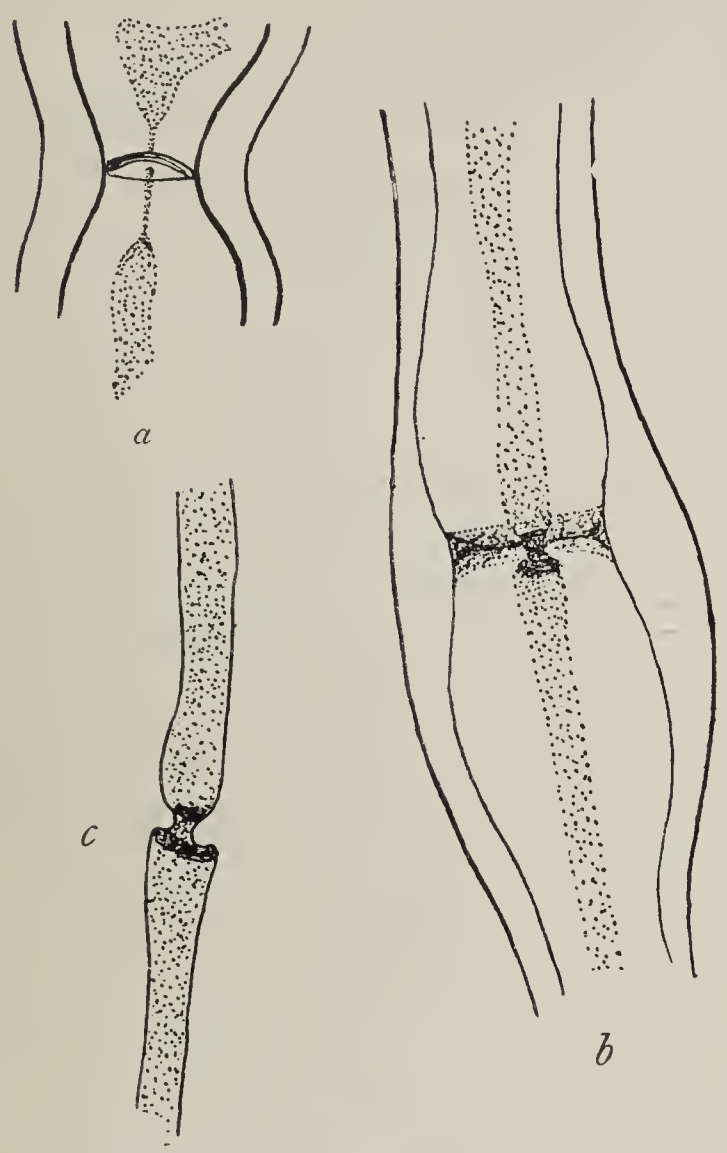


Fig. 24 *a*, *b*, *c*. Erklärung im Text.

Ein solches Bild war auch bei Rhabdonia zu beobachten. Fig. 24 *a* zeigt ein Beispiel: Die gröberen Plasmamassen stehen durch einen sehr dünnen Strang in Verbindung mit einander. Wo aber der dünne Strang die Querwand durchsetzt, sind äußerst kleine lichtbrechende Knötchen vorhanden.

In den vielen Angaben über eine direkte Plasmaverbindung kehrt immer eine Erwähnung von Knötchen am Plasmastrang, wo er die Wand durchsetzt, wieder. Falkenberg behauptet, daß das Vorhandensein von diesen Knötchen oder von abweichendem Habitus des Plasmas immer auf eine Tüpfelschließmembran zurückzuführen sei, indem die durch Quellung herbeigeführte Verengerung des Tüpfelkanals

dort, wo die Schließmembran liegt, nicht in demselben Maße wie in anderen Teilen des Kanals stattfinden kann. Es besteht kaum ein Zweifel, daß solche Angaben, die eine direkte Plasmaverbindung überall in jungen Stadien als vorhanden berichten, und bezüglich der älteren Stadien mitteilen, daß eine Scheidewand angelegt sei, welche die Kontinuität unterbricht, auf einer Verkennung der Schließmembran in den jungen Stadien beruhen.

In dem Präparat, das in Fig. 24*a* gezeichnet ist, war auch mit der stärksten Vergrößerung eine Schliesmembran, die die Kontinuität des Plasmas unterbrochen hätte, nicht zu beobachten. Die Knötchen verschwinden nach Behandlung mit Eau de Javelle. Ich habe diese Knötchen demnach als von Plasmanatur, und als gleichbedeutend mit den später stärker entwickelten Pfropfen betrachtet. Durch Behandlung mit Jod und Schwefelsäure war es mir nicht gelungen, festzustellen, ob die äußerst kleinen Fäden wirklich ununterbrochen sind.

In einigen älteren Fäden, wo Plasma sowie die Pfropfen nicht von der Querwand getrennt wurden, habe ich nachgewiesen, daß eine direkte Plasmaverbindung vorkommt. Meine Aufmerksamkeit war zuerst auf einige Fälle gelenkt, in welchen zwischen beiden Pfropfen ein einziger glatter Plasmastrang vorhanden war (Fig. 24*b*). Dieser Strang war fast ebenso breit wie die Pfropfen, und von einer Unterbrechung durch eine Scheidewand war keine Spur zu bemerken. Ich habe die Präparate zuerst mit Jod und Schwefelsäure behandelt und nachher mit konzentrierter Schwefelsäure, bis die zellulosen Wände ganz aufgelöst waren. Die Plasmamassen bei den Nachbarzellen bleiben mit einander in Verbindung (Fig. 24*c*). Ich habe die Präparate mit Schwefelsäure noch einige Tage behandelt und versucht, durch Bewegungen des Wassers unter dem Deckglas eine Trennung der beiden Plasmamassen herbeizuführen, doch ohne Erfolg, so daß ich auf eine direkte Plasmaverbindung schließen mußte. In einem anderen Präparate habe ich das Protoplasma durch Eau de Javelle vollständig aufgelöst und die Zellwände mit Chlorzinkjod behandelt. Die innere Schicht, welche dem so aufgelösten Plasma zunächst lag, war als ein kontinuierlicher Schlauch zu sehen, der durch die Querwand läuft. Wo er die Querwand durchsetzt, war sie verengt, aber deutlich habe ich gesehen, daß keine Schließhaut die Poren unterbrochen hat.

Ob diese direkte Verbindung von Anfang an vorhanden war, kann ich nicht mit Sicherheit sagen, da ich bei dem jugendlichen Stadium der Fäden keinen positiven Beweis erbringen konnte. Angenommen, daß in den jungen Fäden keine Unterbrechung des Plasma-

stranges vorliegt (Fig. 24), haben wir in den älteren Stadien nur eine Erweiterung des Kanals, der die Querwand durchläuft. Wenn eine Unterbrechung durch eine dünne Schließhaut in jugendlichem Stadium stattfindet, muß die Schließhaut in den beobachteten Fällen sich später aufgelöst haben.

Während Meyer, Falkenberg, Kienitz-Gerloff alle Angaben über die direkte Plasmaverbindung bei den Florideen bezweifeln, glaubt Oltmanns, daß eine solche möglich sei, indem „die Schließhäute von Tüpfeln fast ganz aufgelöst werden, um relativ derben Plasmasträngen Platz zu machen".

Zusammenfassung der Resultate.

Polysiphonia decipiens.

1. Seitenzweige entstehen aus der Basis der monosiphonen Blätter ohne bestimmte Divergenz.

2. Die weiblichen Geschlechtsorgane entstehen am zweiten Segment der Blätter.

3. Das Procarp besteht aus folgenden Bestandteilen:
   a) einem vierzelligen Karpogonast,
   b) einem einzelligen inferioren akzessorischen Ast,
   c) einem zweizelligen lateralen akzessorischen Ast,

die alle aus der Perizentralzelle entstehen.

4. Infolge der Befruchtung schneidet diese Perizentralzelle oben eine spezielle Auxiliarzelle ab, und die akzessorischen Äste teilen sich weiter.

5. Das Karpogon schneidet an seiner Basis eine Zelle ab, die als Trägerin des Fusionskerns zur Auxiliarzelle zu betrachten ist.

Asparagopsis armata.

6. Primanäste entstehen mit $^1/_4$ Divergenz. Sie wachsen alle zu Kurztrieben aus. Sekundanäste entstehen den Primanästen schräg gegenüber und wachsen zu Langtrieben bzw. verzweigten Kurztrieben aus.

7. Die Anordnung der Seitenzweige kann nicht durch Schwendener's Kontakttheorie erklärt werden, sondern ist auf innere Ursachen zurückzuführen.

8. Eine indirekte, aber keine direkte Plasmaverbindung existiert zwischen den Nachbarzellen der Zentralachsen.

9. Die seitlich gelagerten Tüpfel der Zentralachse, die sich sonst am oberen Teil des Segments befinden, kommen in den Cystocarpzweigen um so tiefer in den Segmenten zu liegen, je weiter nach der Spitze zu sie sich finden.

10. Die Auxiliarzelle, vor der Befruchtung nicht besonders ausgezeichnet, ist die Zelle nächst der Tragzelle, d. h. die zweite Zelle von der Axilzelle aus. Sie ist wahrscheinlich identisch mit der dritten Zelle des Astes vom Karpogon aus gerechnet, und demnach der Karpogonast nur zweizellig.

11. Die Auxiliarzelle fusioniert mit der Tragzelle; der Fusionsprozeß dehnt sich derart aus, daß das umgebende Gewebe resorbiert wird, und reicht bis zur dritten Zelle der Zentralachse.

12. Die Haftorgane sind kurze, verdickte Kurztriebe. Die Langtriebe, die normal den Kurztrieben gegenüberstehen, verkümmern hier.

Euzoniella incisa.

13. Die Cystocarpien entstehen gewöhnlich am untersten Seitensproß eines Kurztriebes; auch können sie am zweituntersten Seitensproß entstehen.

14. Die Procarpien entstehen am zweiten Segment des Kurztriebseitensprosses.

Rhabdonia verticillata.

15. Rhabdonia verticillata wächst mittelst einer dreiseitigen Scheitelzelle.

16. Das Cystocarp ist gefunden, und zwar befinden sich die Cystocarpien im Thallus eingelagert.

17. Einzellige farblose Haare treten auf. Sie sind nur als ein sekundärer vorübergehender Charakter zu betrachten.

Erythroclonium Muelleri.

18. Die Zweige, die von der Zentralachse ausgehen, sind nicht zweizeilig, wie Harvey berichtet, sondern vierzeilig.

19. Ein sekundäres Dickenwachstum ist vorhanden, an der Basis der Hauptsprosse und der Ansatzstelle der stärkeren Zweige. Die Schichtungen sind nicht als Jahresringe, sondern als Festigungselemente zu betrachten.

Rhabdonia globifera.

20. Das Wachstum von Rhabdonia globifera vollzieht sich im Gegensatz zu dem von Rhabdonia verticillata nicht mittels einer einzigen Scheitelzelle, sondern folgt dem Springbrunnentypus. Ihre Zuweisung zu der Gattung Rhabdonia ist demnach kaum statthaft.

21. Obwohl im allgemeinen die Versuche, eine direkte Plasmaverbindung nachzuweisen, nur negative Resultate ergaben, habe ich doch einige derartige Verbindungen festgestellt.

Die vorliegende Arbeit wurde in den Jahren 1909 und 1910 im Königl. pflanzenphysiologischen Institut München ausgeführt.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, auch an dieser Stelle meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geheimrat Prof. Dr. von Goebel, für die Überlassung des wertvollen Materials, sowie für seine vielfachen liebenswürdigen Anregungen und Unterstützungen meinen verbindlichsten Dank auszusprechen.

Herrn Major a. D. Reinbold, Itzehoe, möchte ich hier für seine freundliche Bestimmung mehrerer Arten gleichfalls meinen besten Dank sagen.

Literaturverzeichnis.

Berthold, Beitrag zur Morphologie und Physiologie der Meeresalgen. Pringsheim's Jahrb. 1882, pag. 569.

Ders., Über Spiralstellung bei Florideen. Bot. Ztg. 1883.

Bornet et Thuret, Recherches sur la fécondation des Floridées. Ann. des sc. nat. bot. 1867, Ser. 6, Tome V, pag. 137.

Cramer, C., Physiologisch-systematische Untersuchungen über die Ceramiaceen, Heft 1. Neue Denkschrift der schweizerischen Gesellschaft für die gesamten Naturwissenschaften, Bd. XX. Zürich 1864.

Falkenberg, P., Die Rhodomelaceen des Golfs von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte. Fauna und Flora des Golfs von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte. 26. Monographie. Berlin 1901.

Harvey, Phycologia Australica, Bd. I—V. London 1860.

Henckel, A., Über den Bau der vegetativen Organe von Cystoclonium purpuracens Kutzing. Nyt. Magazin Naturvidenskab. 1901, Bd. XXXIX, pag. 355.

Janczweski, D., Notes sur le développement du Cystocarp dans les Floridées. Mém. Soc. Nat. de Cherbourg 1876, Tome XX, pag. 109.

Jönsson, B., Beitrag zur Kenntnis des Dickenwachstums der Rhodophyceen. Acta Universit. Lund. 1890/91.

Kienitz-Gerloff, Neue Studien über Plasmodesmen. Ber. d. Deutsch. bot. Ges. 1902.

Kny, Über Axillarknospen bei Florideen. Festschrift zur Feier des hunderjährigen Bestehens der Gesellschaft Naturfreunde zu Berlin 1873.

Lewis, F., The Life History of Griffithsia Bornetiana. Annals of Botany 1909, Vol. XXIII, pag. 639.

Oltmanns, Morphologie und Biologie der Algen, Bd. I u. II. Jena 1905.

Ders., Zur Entwicklungsgeschichte der Florideen. Bot. Ztg. 1898, Bd. LVI, pag. 99.

Phillips, R. W., On the development of the cystocarp in Rhodomelaceae. Annals of Botany 1895, Vol. IX, pag. 289 und 1896, Vol. X, pag. 185.

Ders., On the development of the cystocarp in Rhodymeniales. Annals of Botany 1897, Vol. XI, pag. 347 und 1898, Vol. XII, pag. 173.

Reinke, J., Beiträge zur Kenntnis der Tange. Jahrb. f. wissenschaftl. Bot. 1876, Bd. X.

Rosenvinge, Z. K., Sur la disposition des feuilles chez les Polysiphonia. Journal Botanique, Tome XVII. Copenhage 1888.

Ders., Über die Spiralstellung der Rhodomelaceen. Jahrb. f. wissenschaftl. Bot., Bd. XXXVI, Heft 2.

Schmitz, Fr., Untersuchungen über die Befruchtung der Florideen. Sitzungsber. d. Akad. d. Wissensch. zu Berlin 1883, pag. 215.
Schwendener, Über Spiralstellung bei Florideen. Aus den Monatsber. d. Kgl. Akad. d. Wissensch. zu Berlin 1880.
Ders., Über Spiralstellung bei Florideen. Ber. d. Deutsch. bot. Ges. 1902.
Yamanouchi, S., The Life history of Polysiphonia violacea. Bot. Gazette 1906, Vol. XLII, pag. 401.

Figurenerklärung zu Tafel I u. II.

Tafel I.

Polysiphonia decipiens.

Fig. 1—7: Zeiss Homog. Im.-Oc. 6. Fig. 8, 9 u. 10: Zeiss Homog. Im. u. Oc. 2. Gezeichnet mit dem Abbe'schen Zeichnungsapparat.

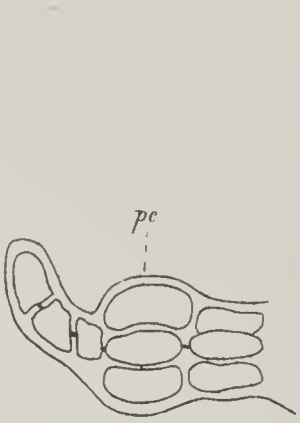
Fig. 1. Procarpanlage. *p. c.* die fünfte Perizentralzelle, aus welcher das Procarp entsteht.
Fig. 2. Die erste Zelle des Karpogonastes (*c. p. a.*) gebildet.
Fig. 3. Eine inferiore sterile Zelle (*inf. st. z.*) ist abgeschnitten. Der Karpogonast besteht jetzt aus drei Zellen.
Fig. 4. Ein zweizelliger lateraler steriler Ast (*lat. st. z.*) gebildet. Der Karpogonast besteht aus vier Zellen; die letztgebildete streckt sich zur Trichogyne aus (*Tr.*).
Fig. 5. Reifes Procarp von außen gesehen.
Fig. 6. Reifes Procarp vor der Befruchtung im optischen Längsschnitte.
Fig. 7. Ventralansicht eines reifen Procarps.
Fig. 8. Nach der Befruchtung. Die Auxiliarmutterzelle schneidet oben eine Auxiliarzelle ab. *a. z.* Auxiliarzelle, *tr. z.* Tragzelle. Das Karpogon schneidet unten eine kleine Zelle ab.
Fig. 9. Die sterilen akzessorischen Ästchen haben sich weiter geteilt.
Fig. 10. Cystocarp im optischen Längsschnitt. *sp. f.* sporogene Fäden, *F* Fusionszelle.
Fig. 11, 12 u. 13: Zeiss Homog. Im. u. Oc. 6. Fig. 14 u. 15: Zeiss Homog. Im. u. Oc. 12. Fig. 16, 17, 18 u. 19: Obj. 7 u. Oc. 6.
Fig. 11 u. 12. Junger Zweig im Begriff ein Procarp zu bilden.
Fig. 13. Karpogonast gebildet (*1, 2, 3, 4*). Sehr junges Karpogon (*c. p. g.*).
Fig. 14 u. 15. Etwas ältere Stadien. Stärker vergrößert.

Tafel II.

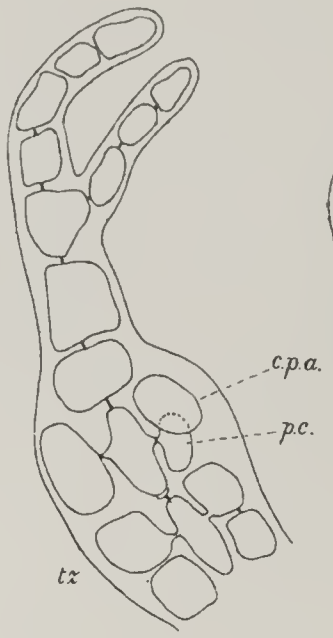
Asparagopsis armata.

Fig. 16. Entstehung der sterilen Fäden (*st. f.*) aus der zweiten Zelle des Karpogonastes (*2*).
Fig. 17. Auxiliarzelle (*az*) nächst der Tragzelle. Die sterilen Fäden (*st. f.*) gehen zugrunde.
Fig. 18. Die Auxiliarzelle hat mit der Tragzelle fusioniert.
Fig. 19. Cystocarp. Bildung von sporogenen Fäden (*sp. f.*). Zentralachse und äußerer Umriß des Cystocarps gezeichnet.

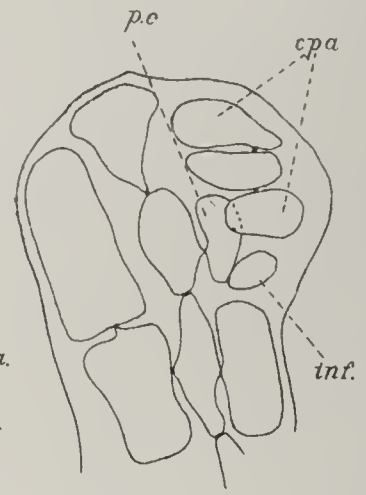
Druck von Ant. Kämpfe in Jena.


pc

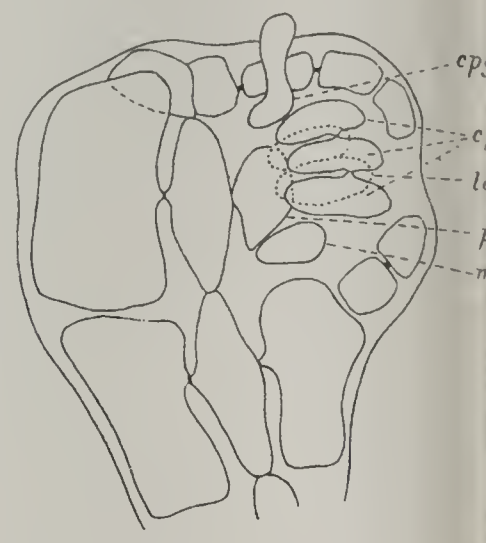
1.


cpa.
pc.
tx

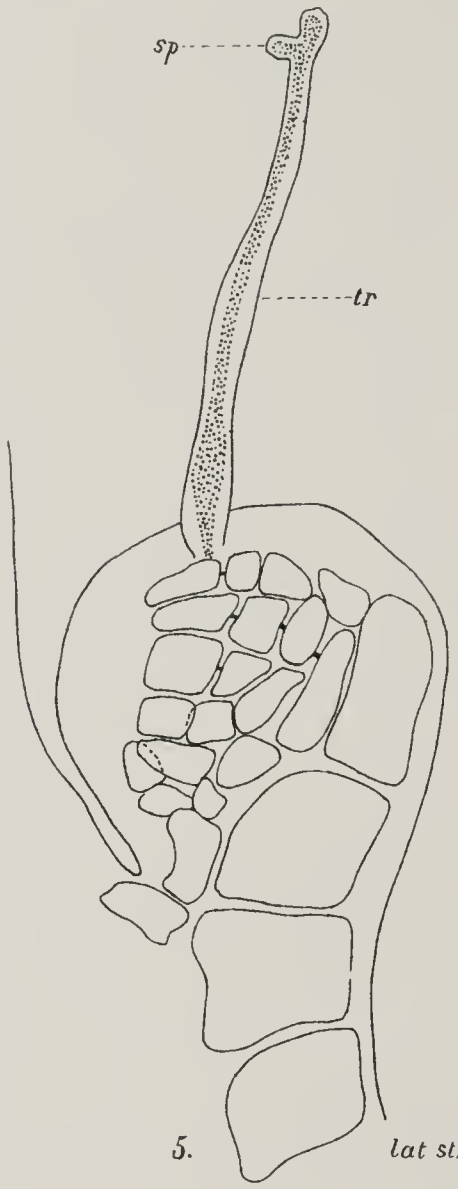
2.


pc
cpa
inf.

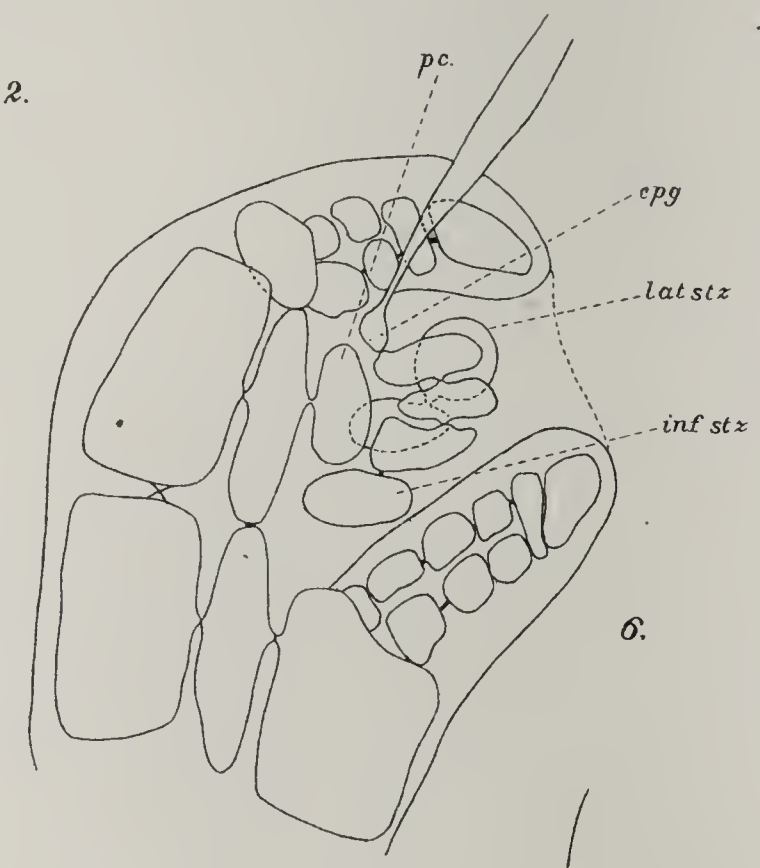
3.



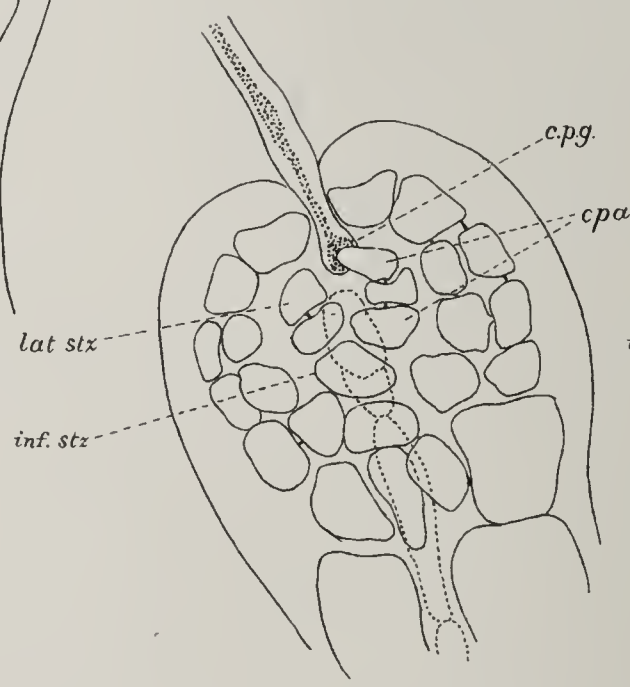
4.


sp
tr

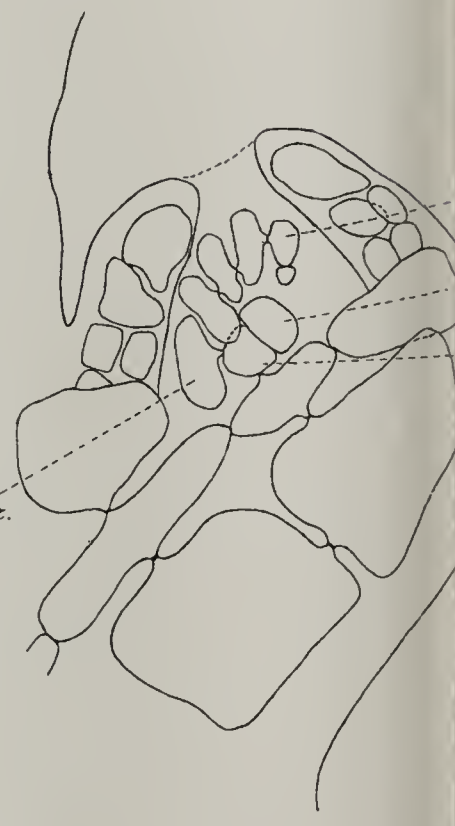
5.


pc.
cpg
lat stx
inf stx

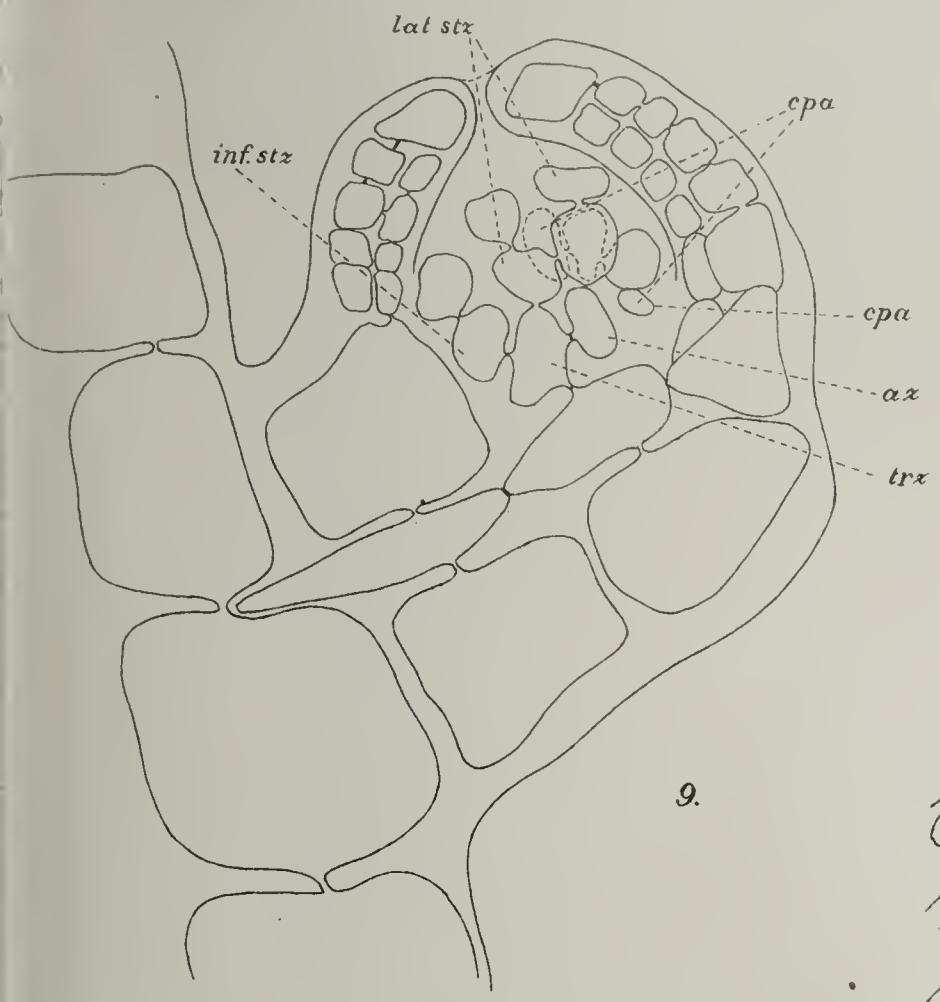
6.


cpg.
cpa
lat stx
inf. stx

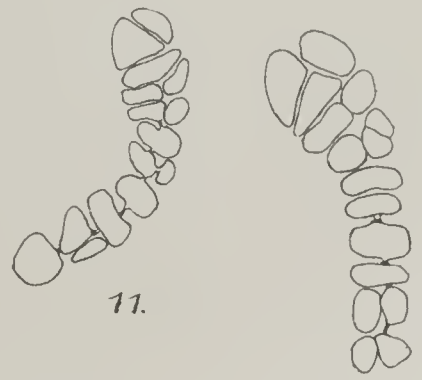
7.


inf. stx.

8.

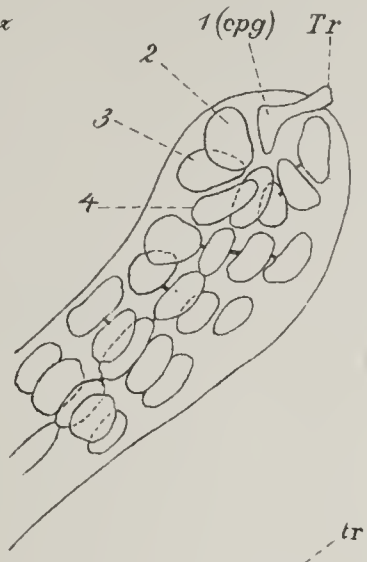


9.

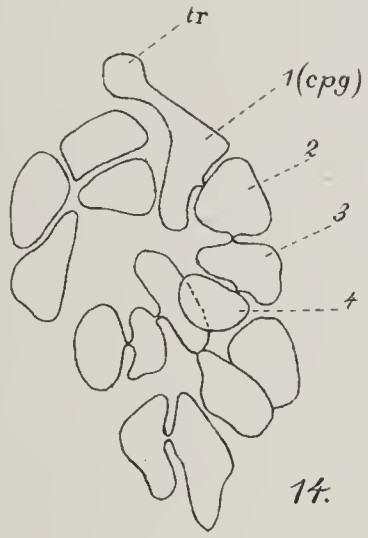


11.

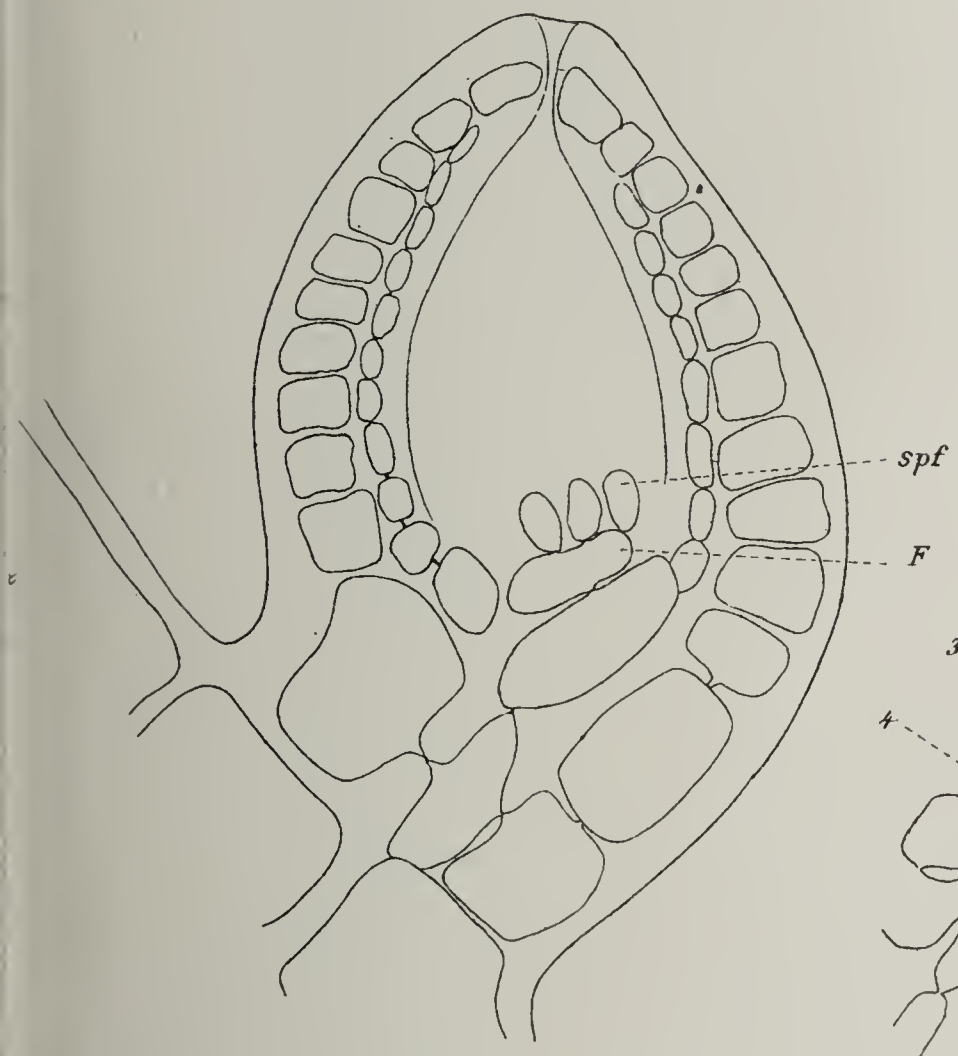
12.



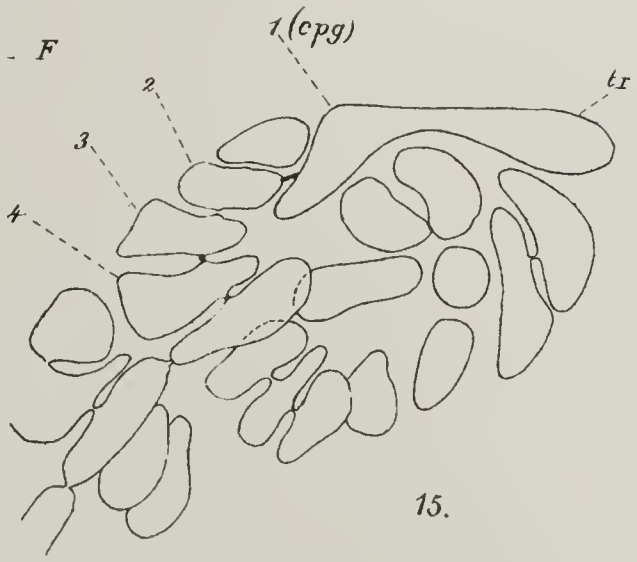
13.



14.



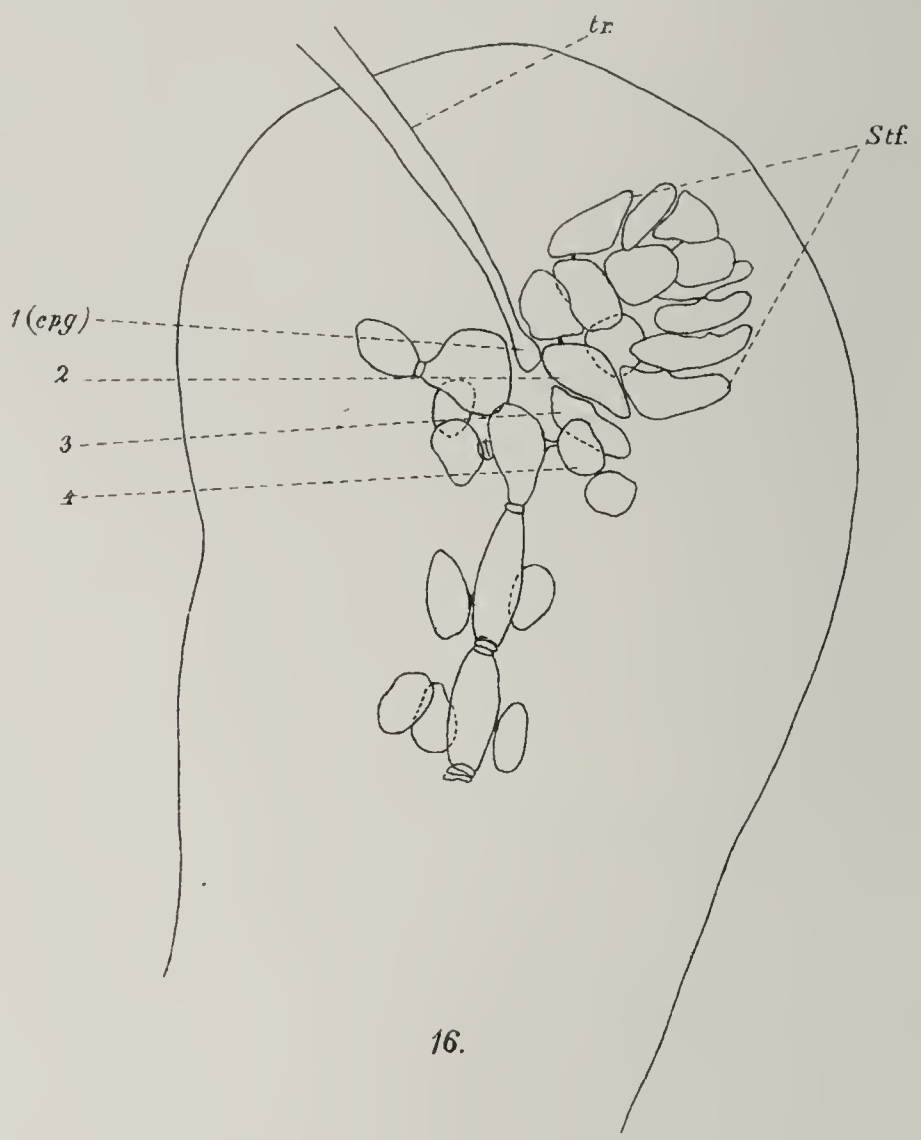
10.



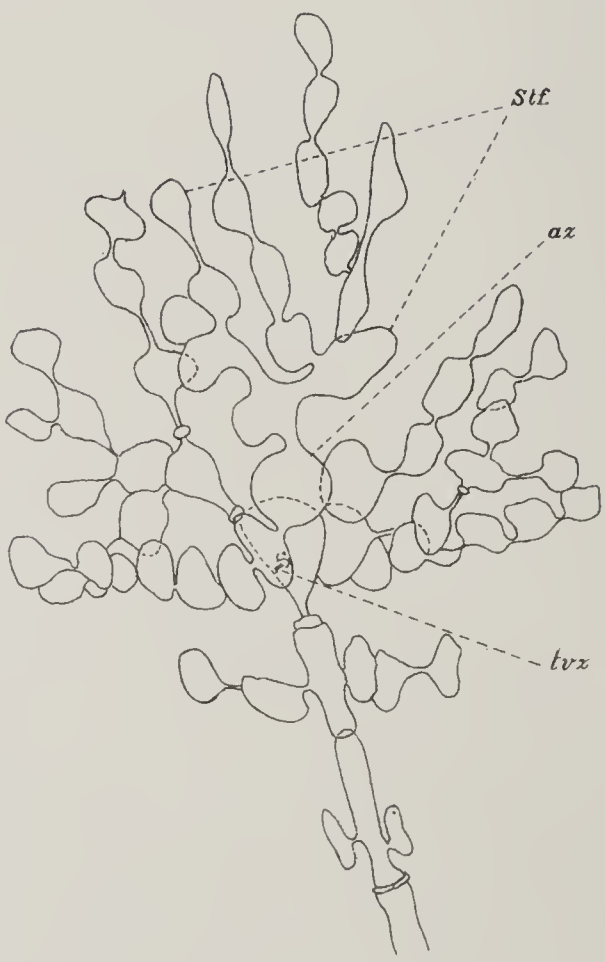
15.

in Jena.

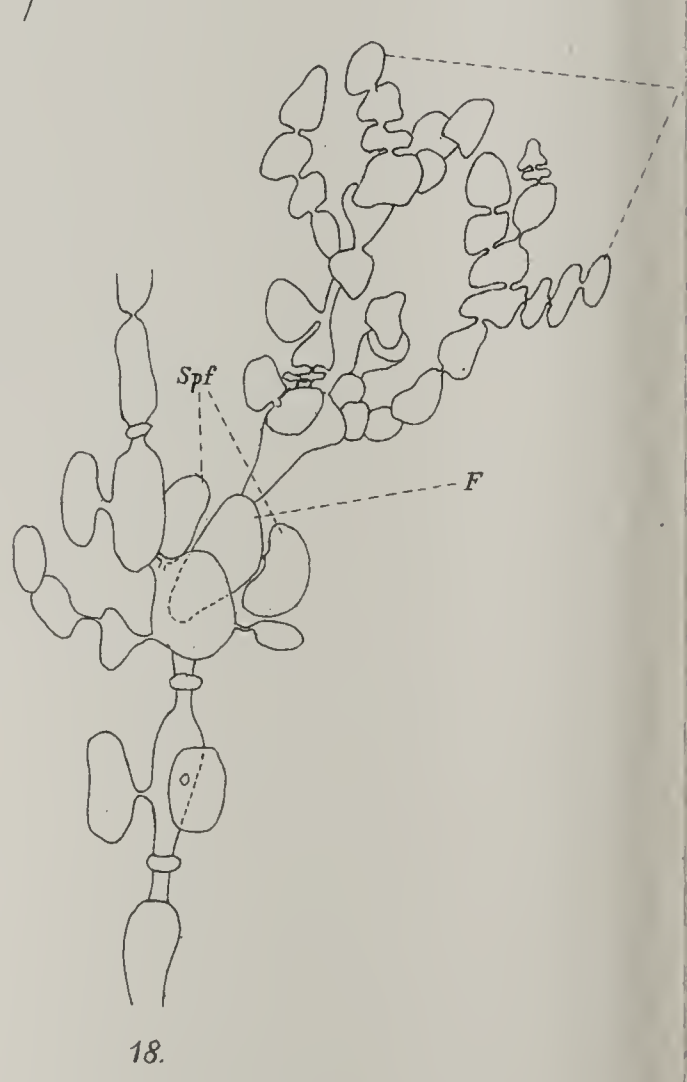
Lith.Anst.v.M.Hunger, Jena.



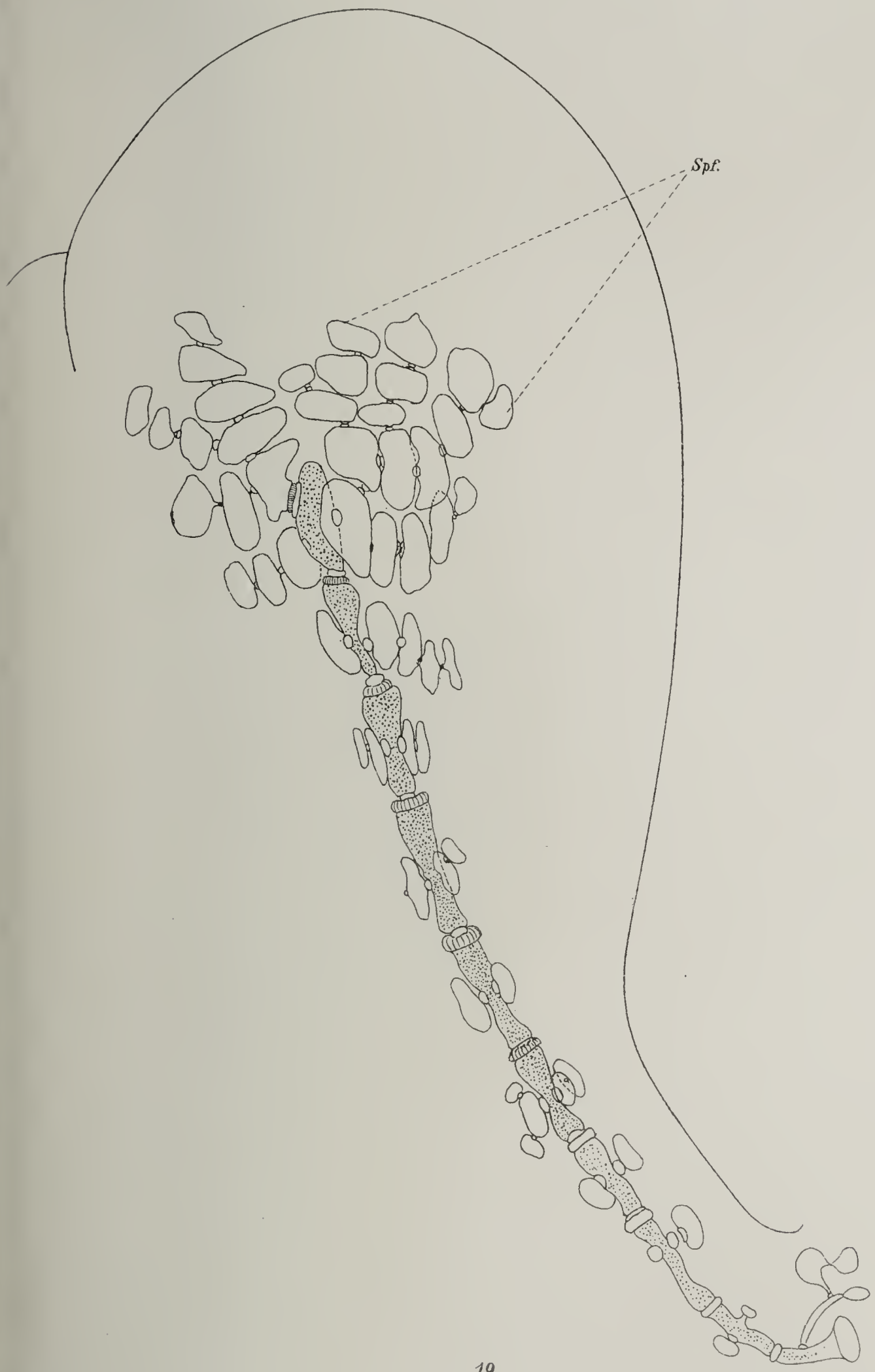
16.



17.



18.



19.

in Jena.

Lith. Anst. v M. Hunger, Jena.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1911

Band/Volume: 103

Autor(en)/Author(s): Connolly C.J.

Artikel/Article: Beiträge zur Kenntnis einiger Florideen. 125-170